



ORNIS SVECICA

Vol 2 No 2 1992
Swedish Ornithological Society



ORNIS SVECICA utges av Sveriges Ornitologiska Förening. Tidskriftens mål och inriktning är att skapa ett forum för primära forskningsrapporter, idéutbyte, debatt och brev rörande Sveriges fågelfauna och svensk ornitologi. Bidrag som inte baserar sig på svenskt material kan publiceras om de eljest är viktiga ur ett svenskt perspektiv. Rapporter från ornitologins alla områden beaktas. Vi vill särskilt uppmantra icke professionella ornitologer att sända in sina resultat och idéer men välkomnar givetvis bidrag från professionella forskare. Språket är svenska eller engelska med en utförlig sammanfattning på det andra språket.

ORNIS SVECICA is issued by the Swedish Ornithological Society. The aims and scope of the journal are to provide a forum for original research reports, communications, debate and letters concerning the Swedish bird fauna and Swedish ornithology. Contributions based on material that does not originate in Sweden may be published if they otherwise are of particular interest from a Swedish perspective. Reports from all fields of ornithology will be considered. We particularly encourage nonprofessional ornithologists to submit their results and ideas but of course welcome submissions from professional scientists. The language will be English or Swedish with a comprehensive summary in the other language.

Redaktion Editorial office

Samordnande redaktör Sören Svensson
Co-ordinating editor Ekologiska inst.
 Ekologihuset
 223 62 Lund

Redaktörer Editors Staffan Bensch
 Mats Grahn
 Adresser samma som Dennis Hasselquist
 till samordnande Anders Hedenström
 redaktören Noël Holmgren
Addresses the same Hans Källander
as to the co-ordinating Åke Lindström
editor Jan-Åke Nilsson
 Roland Sandberg
 Henrik Smith
 Susanne Åkesson

Korrespondens Correspondence

Manuskript skall första gången sändas till den samordnande redaktören. Varje bidrag tilldelas en av redaktörerna. Utomstående bedömare kommer att utnyttjas när det behövs. Redaktören bestämmer om och i vilken form bidraget skall accepteras. Under denna process korresponderar författaren med redaktören.

Manuscripts when first submitted should be sent to the coordinating editor. Each contribution will be given to one of the editors. External reviewers will be used if necessary. The editor decides whether and in what form to accept the paper. During this process the author(s) will correspond directly with the editor.

Prenumeration Subscription

ORNIS SVECICA distribueras gratis till alla fullbetalande medlemmar. Medlemskap 1992 kostar 230 SEK, varvid man också erhåller tidskriften Vår Fågelvärld. Separat prenumeration på ORNIS SVECICA kostar 200 SEK.

ORNIS SVECICA will be distributed free of charge to all full members in 1992. Members will also receive the other journal of the Society, Vår Fågelvärld. Membership for 1992 is 230 SEK. Separate subscription to ORNIS SVECICA is 200 SEK in 1992.

Betala till postgiro 19 94 99-5, Sveriges Ornitologiska Förening. Ange noga vad betalningen avser. Glöm inte namn och adress!

Pay to Swedish Postal Giro Account 19 94 99-5, Swedish Ornithological Society, Stockholm or by bank cheque (no personal cheques). Indicate carefully what you are paying for and do not forget to include your name and address!

Adresser Addresses

Föreningens kontor *Office of the Society*: Sveriges Ornitologiska Förening, Box 14219, S-104 40 Stockholm.
 Vår Fågelvärlds redaktion *Editor of Vår Fågelvärld*: Anders Wirdheim, Genvägen 4, S-302 40 Halmstad.
 Ornis Svecicas redaktion *Editors of Ornis Svecica*: c/o Sören Svensson, Ekologihuset, S-223 62 Lund.

Blodparasiter och deras spridningsvägar inom fågelfaunan

KARL BORG

Abstract

The occurrence of blood parasites (*Leucocytozoon*, *Haemoproteus*, *Plasmodium*, *Trypanosoma*, and microfilaria) was determined in 774 birds of 50 different species, collected in 1948-1960. The incidence varied considerably, being high in e.g. gallinaceous birds and zero in waders. Usually, birds carrying parasites showed no signs of being detrimentally affected. Only a few fatal infections are reported: *Leucocytozoon* in *Tetrao urogallus* and *Anas platyrhynchos*, *Plasmodium* in *T. urogallus* and *Pica pica*, and *Haemoproteus* in *Strix aluco*. The sample includes a special study of 299

waders of 12 species on autumn migration. None of them carried any blood parasites. There is little that suggests that long distance transport of blood parasites should be important for the level of infection among birds in Sweden. High incidence in several resident species rather shows that the parasites are well established in the country, and the short incubation time for at least some parasites in relation to the period of spring migration supports the same view.

Karl Borg, Mörbydalen 1 V, S-182 32 Danderyd, Sweden

Inledning

I Sverige gjordes de första observationerna av blodparasiter hos fåglar redan i slutet av 1800-talet. Några sparvar från trakten av Säfstaholm i Södermanland befanns vara bärare av "Trypanosoma"-parasiter (Sjöbring 1897). Närmare informationer om fynden gavs inte.

Det dröjde därefter ända till 1940-talet innan ytterligare rapporter av detta slag lämnades från vårt land. Hülphers m. fl. (1943, 1944) påträffade mikrofilariier i blodet från ett par tjädrrar. Vid sina undersökningar av fågelhypofyser fann vidare Wingstrand (1947, 1948) *Leucocytozoon*-parasiter hos två kråkor. Fynden föranledde utökade undersökningar över förekomsten av blodparasiter hos fåglar, varvid utöver *Leucocytozoon* även påträffades *Haemoproteus* och mikrofilariier, bl.a. hos skogshöns. Detta gav Wingstrand anledning till den förmodan, att blodparasiter kunde vara orsak till den vid denna tid observerade tillbakagången av våra skogsfågelstammar. Ett par år senare beskrev Wingstrand (1950) också ett fall av äkta malaria, *Plasmodium*, hos en koltrast från Lund.

Omfattande undersökningar av blodparasitförekomsten och dessa parasiters betydelse för värdfågelnas utfördes de närmaste åren därefter vid Statens Veteri-

närmedicinska Anstalts (SVA) viltundersökningar (Borg 1953). I ett material bestående av blod och organ från c:a 600 tjädrrar, orrar och järpar, en del skjutna, en del påträffade som fallvilt, påvisades därvid en hög frekvens av *Leucocytozoon*, *Haemoproteus*, *Trypanosoma* och mikrofilariier, dock utan att någon skadlig inverkan på värdfågeln kunde fastställas. Bland de undersökta tjädrrarna fanns dock en, som uppenbarligen dött i en *Plasmodium*-infektion.

Något samband mellan blodparasitförekomsten och våra skogshönsstammars tillbakagång kunde alltså inte spåras i materialet.

I den då föreliggande och ganska omfattande amerikanska litteraturen på området sattes ofta likhetstecken mellan fynd av blodparasiter och sjukdomstillstånd. En närmare genomgång av denna litteratur visade emellertid, att några tecken på sjukdom i form av organskador eller förstöring av ett större antal blodkroppar ofta inte förelåg. Värdfågelnas var alltså endast bärare av parasiterna. Detta har också bestyrkts av Erickson (1954). Undantag utgjorde bl.a. vissa simfåglar, bland vilka lokalt ganska omfattande dödlighet efter angrepp av *Leucocytozoon* finns belagda. Dödsfall bland knölsvanungar i Sverige har senare beskrivits av Mörner &

Wahlström (1983). Under de senaste åren har därjämte omfattande undersökningar utförts i Sverige av blodparasitförekomsten och dess eventuella inverkan hos en del tättingar, vitkindade gäss och brushanar (R. Dufva in litt.) samt hos orrar (Höglund m.fl. 1992).

Vidare undersökningar vid SVA

SVA-undersökningarna av blodparasitförekomsten inom den svenska fågelfaunan fortsatte under åren fram till 1960, varvid ytterligare omkring 770 fåglar av ett flertal olika arter undersöktes. Tidsbrist till följd av SVA:s engagemang i miljöföröreningsproblem gjorde emellertid, att en sammanställning av resultaten för publicering kunnat genomföras först nu.

Material och metodik

Ett stort antal blodprov uttogs från levande fåglar, som fångats för märkning vid Ölands södra udde. Prov från dessa fåglar erhöles genom ett stick med en fin nål i ena vingvenen, varvid eftersträvades att blott en enda bloddroppe skulle tränga ut ur venen. Med speciell teknik ströks droppen ut i en tunn hinna på ett objektglas, lufttorkades, fixerades (metanol), färgades (Giemsa) och undersöktes därefter i mikroskop. Undersökningsmaterial erhöles vidare från ripor, som skjutits i övre Norrland (Höglund 1948), samt från fallvilt som under samma tid inkom till SVA. Detta senare material underkastades sedvanlig obduktion och organ preparerades för mikroskopisk undersökning. Användbara blodprov kunde av naturliga skäl inte alltid erhållas från fallvilt.

Blodparasiters artnamn har ofta angetts efter den fågelart, hos vilken parasiten ifråga påträffats. Detta torde inte alltid vara vetenskapligt välgrundat. Samma parasit kan t.ex. förekomma hos olika djurarter, utan att ha helt identisk utformning. I föreliggande framställning har därför artnamn på parasiterna oftast undvikits.

Leucocytozoon sp.

Livscykel och utseende

Huvudvärd för *Leucocytozoon* är knott (*Simulium* sp.), hos vilka parasitens könliga förökning sker. Vid bett och blodsugning överförs sporozoiter från knottens spottkörtlar till mellanvärden, fåglarna, hos vilka den könlösa förökningen äger rum. Sporozoiterna invaderar organceller och utbildas till schizonter, vilka vanligen är ganska små, men som ibland kan anta väldiga proportioner och benämnas då megaloschizonter. I dessa produceras ett otal merozoiter, vilka vid schizonternas bristning kommer ut i blodbanorna. De kan nu antingen angripa nya organceller och utbildas till nya schizonter, eller också invadera blodkroppar och utbildas till gametocyter. För *Leucocytozoons* vidarekommande syns det vanligen vara vita blodkroppar som angrips.

Schizogonin, delningsprocessen, försiggår sålunda inte i blodkroppar, varför andra fåglar inte kan smittas med infekterat blod. En passage genom knott måste ske.

Gametocyterna är av två slag, nämligen dels hanliga eller mikrogametocyter, dels honliga eller makrogametocyter. Vid angiven färgningsmetod färgas de förra svagt röda, de senare klart blå. Parasiterna orsakar en stark deformation av värdcellerna och pressar dessas kärna åt sidan (Fig. 1). Gametocyterna kan vara runda, ovala eller långsträckt, och synbarligen genom rotation formas av värdcellens protoplasma spetsiga utskott i båda celländarna (Fig. 2). Dessa utskott är inte alltid synliga i blodutstryken.

Vid blodsugning upptas gametocyterna av knott, i vars mage en vidare utveckling till hanliga, respektive honliga gameter sker. Efter förening, kopulation, formas en zygot, som i sin tur ombildas till en maskliknande, aktivt rörlig ookinet. Denna genomtränger knottets magvägg och ombildas till en oocysta, i vilken bildas tusentals stavformiga sporozoiter. Dessa tar sig till knottens spottkörtlar och förs därifrån vidare till fåglarnas blodbanor och därmed är livscykeln sluten. Den beskrivna utvecklingen sker på ett par veckor eller något mer.

Utbredning och sjukdomsframkallande förmåga

Leucocytozoon förekommer hos ett stort antal fågelarter världen över och så även i Sverige. I föreliggande undersökningsmaterial har parasiten ifråga påvisats hos en del tättingar (Tabell 1), men inte i särskilt hög frekvens. Nämnas kan, att förekomsten av *Leucocytozoon* hos en gulärta från Ölands södra udde den 23.8.1955 syns ha varit det första kända fallet hos denna fågelart. Blott ett mindre antal rovfåglar ingår i materialet, men resultatet antyder, att blodparasiter skulle vara vanliga hos denna grupp av fåglar (Tabell 1). Bland undersökta simfåglar påträffades *Leucocytozoon* blott i ett fall, nämligen hos en gräsand (Tabell 1). Som inledningsvis nämnts, har denna parasit senare setts hos svanar i vårt land. Beträffande den i tabellen upptagna sjöörren, insänd från Oxelösund den 1.12.1949, kan nämnas, att i tårnas simhud påträffades en svulst, nämligen en basallcellscancer. Denna cancerform har under senare år blivit vanlig hos människor som en följd av mycket solbadande.

Anmärkningsvärt är måhända, att de undersökta vadarefåglarna befunnits helt fria från blodparasiter (Tabell 2). Ganska stora material föreligger från grönbena och drillsnäppa, båda långflyttare som kan tillbringa vintern så långt söderut som i Afrika. Detta kunde eventuellt leda till den förmodan, att de skulle löpa större risk att utsättas för smitta. Hos vilda hönsfåglar har *Leucocytozoon* varit vanlig (Tabell 1).

Tabell 1. Blodparasiter hos fåglar åren 1948-1960. Ofta påträffades flera olika blodparasiter hos en och samma fågel.*= Ej redovisade i Borg (1953).

Blood parasites among birds. Often, several different blood parasites were found in the same individual.= Not included in Borg (1953).*

L = *Leucocytozoon*, H = *Haemoproteus*, P = *Plasmodium*, T = *Trypanosoma*, M = mikrofilaria. N = Antal undersökta fåglar. Number of examined birds.

	N	L	H	P	T	M
Tättingar <i>Passerines</i>						
Kräka <i>Corvus corone</i>	39	3				
Skata <i>Pica pica</i>	12	2	1	1		4
Nötskrika <i>Garrulus glandarius</i>	5	2				2
Tallbit <i>Pinicola enucleator</i>	1	1	1		1	
Gråsparv <i>Passer domesticus</i>	4					1
Gulärla <i>Motacilla flava</i>	48	1				
Sädesärla <i>M. alba</i>	9		1			
Törnskata <i>Lanius collurio</i>	44		5			
Stare <i>Sturnus vulgaris</i>	19					
Domherre <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	2					
Gulspurv <i>Emberiza citrinella</i>	3					
Grå flugsnappare <i>Muscicapa striata</i>	1					
Svartvit flugsnappare						
<i>Ficedula hypoleuca</i>	2					
Törnsångare <i>Sylvia communis</i>	4					
Koltrast <i>Turdus merula</i>	1					
Rödstjärt <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	1					
Rödhake <i>Erithacus rubecula</i>	1					
Järnsparv <i>Prunella modularis</i>	2					
Strömstare <i>Cinclus cinclus</i>	1					
Nattskärra <i>Caprimulgus europaeus</i>	2					
Gröngöling <i>Picus viridis</i>	1					
Dagrovfåglar och ugglor <i>Raptors and owls</i>						
Duvhök <i>Accipiter gentilis</i>	1	1	1			
Ornvråk <i>Buteo buteo</i>	2	1				
Kattuggla <i>Strix aluco</i>	4	3	3			1
Kungsörn <i>Aquila chrysaetos</i>	2					
Fiskgäse <i>Pandion haliaetus</i>	1					
Berguv <i>Bubo bubo</i>	1					
Simfåglar <i>Water birds</i>						
Gräsand <i>Anas platyrhynchos</i>	4	1	1			
Knölsvan <i>Cygnus olor</i>	6					
Sjöorre <i>Melanitta nigra</i>	1					
Fjälllabb <i>Stercorarius longicaudus</i>	2					
Skrattmås <i>Larus ridibundus</i>	1					
Gråtrut <i>L. argentatus</i>	21					
Hönsfåglar <i>Gallinaceous birds</i>						
Tjäder <i>Tetrao urogallus</i> *	20	10		1		8
Orre <i>Lyrurus tetrix</i> *	5	2	1			
Dalripa <i>Lagopus lagopus</i>	145	97	4		27	48
Rapphöna <i>Perdix perdix</i>	7					
Fasan <i>Phasianus colchicus</i>	44					

Tabell 2. Undersökta vadarfåglar från Ölands södra udde den 28.7-4.8 och 20-24.8 1955. Inga blodparasiter påträffades i någon av dem. (Skärfläcken är från Falsterbo.)

Examined waders from the southern tip of Öland, 28 July - 4 August and 20-24 August 1955. No blood parasites were found in any of them. (The Avocet came from Falsterbo.)

	Antal undersökta No. examined		
	juv	ad	S:a
Strandskata <i>Haematopus ostralegus</i>	2		2
Större strandpipare <i>Charadrius hiaticula</i>	11	5	16
Roskär <i>Arenaria interpres</i>	1		1
Kärrensäppa <i>Calidris alpina</i>	17	1	18
Kustsnäppa <i>C. canutus</i>	1		1
Brushane <i>Philomachus pugnax</i> ♂	11		
" " ♀	17		28
Rödbena <i>Tringa totanus</i>	55	1	56
Skogssnäppa <i>Tringa ochropus</i>	2		2
Grönbena <i>Tringa glareola</i>	106	11	117
Drillsnäppa <i>Actitis hypoleucos</i>	50	5	55
Enkelbeckasin <i>Gallinago gallinago</i>	2		2
Skärfläcka <i>Recurvirostra avosetta</i>	1		1
S:a Total	276	23	299

De undersökta fåglarna härrörde från olika delar av Sverige från Norrbotten i norr till Skåne i söder. Samtliga våra län finns representerade i materialet. Som redan anförts, härrörde flertalet av proven från vadare och tättingar från Ölands södra udde. Den i Tabell 1 omnämnda tallbiten hade insänts från Palovaara i Norrbotten den 30.6.1949.

För flertalet fåglar syns *Leucocytozoon* inte vara särskilt starkt sjukdomsframkallande, patogen. Detta är på intet sätt något unikt för denna parasit. Många parasiter är i sig inte särskilt patogena.

Generellt anges för många blodparasiter, att skadlig inverkan på värdjuren blir uppenbar först när omkring 10-40% av blodkropparna invaderats. Lindriga infektioner med angrepp endast på ett fåtal blodkroppar kan sålunda knappast förväntas ha någon mera allvarlig inverkan på värdjurens hälsotillstånd; dessa blir endast bärare av parasiterna ifråga.

I likhet med en del mindre giftiga ämnen såsom DDT kan lågpatogena blodparasiter eventuellt ge upphov till subletala effekter. Höglund m.fl. (1992) har fått en antydning därom, i det att de vid orrspelen mest framgångsrika tupparna mera sällan var infekterade med *Leucocytozoon*. Någon inverkan på överlevnad förelåg inte.

Vid allvarliga angrepp av *Leucocytozoon* har hos fåglar observerats svaghet, avmagring och kramper. I blodstryk finner man ett stort antal blodkroppar, som

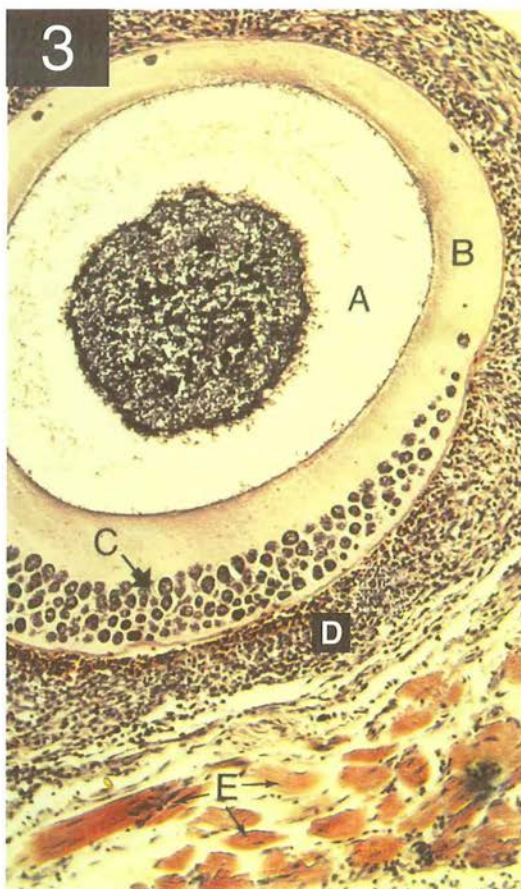
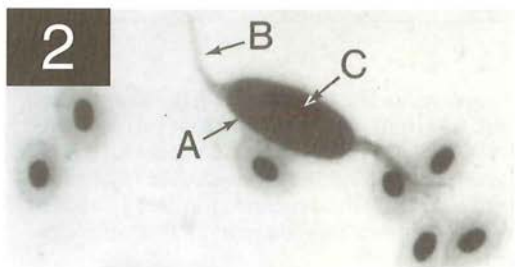
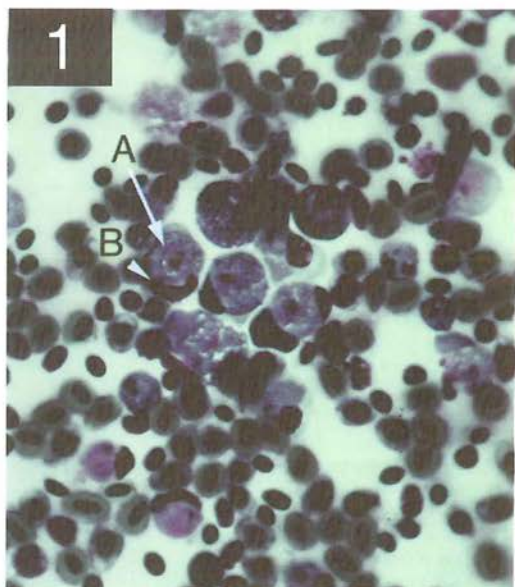


Fig. 1. *Leucocytozoon*-gametocyter i blodutstryk från knölsvanunge, 4 juli 1980. A: makrogametocyt, B: värdcellskärna.

Leucocytozoon gametocytes in a blood smear from a juvenile Mute Swan Cygnus olor, 4 July 1980. A: macrogametocyte, B: host cell nucleus.

Fig. 2. Oval *Leucocytozoon*-gametocyt med protoplasmautskott. A: makrogametocyt, B: protoplasmautskott, C: värdcellskärna.

Elongated Leucocytozoon gametocyte with protoplasmic protuberances. A: macrogametocyte, B: protoplasmic protuberances, C: host cell nucleus.

Fig. 3. *Leucocytozoon*-megaschizont från tjäder, 7 november 1959. Upp till den enormt förstörade värdcellen med sin kärna (A) och protoplasma (B) samt halvt i ring därunder parasitens cytomeres (C). Därutöver ett inflammatoriskt cellager (D) med lymfocyter, plasmaceller och fibroblaster. Nederst (E) snett skuren, brunfärgad muskulatur.

Megaschizont of Leucocytozoon from a Capercaillie Tetrao urogallus, 7 November 1959. At the top the enormously enlarged host cell with its nucleus (A) and protoplasma (B)

and at the bottom of the cell a crescent of parasite cytomeres (C). D: An inflammatory cell layer with lymphocytes, plasma cells and fibroblasts. E: Brown coloured, obliquely cut muscle tissue.

Fig 4. *Haemoproteus* från kattuggla, Stockholmstrakten, 10 juni 1949. A: normal röd blodkropp med kärna (B), C: makrogametocyt, D: mikrogametocyt.

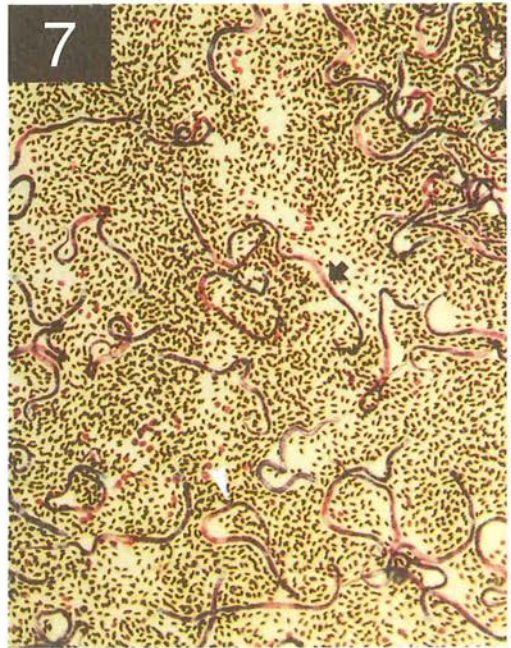
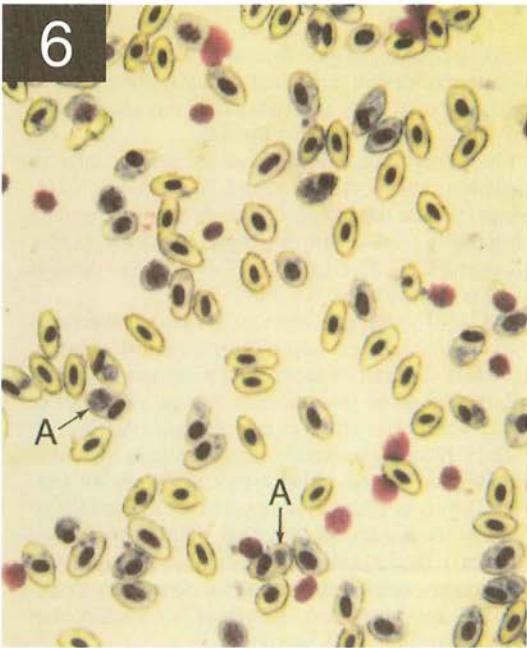
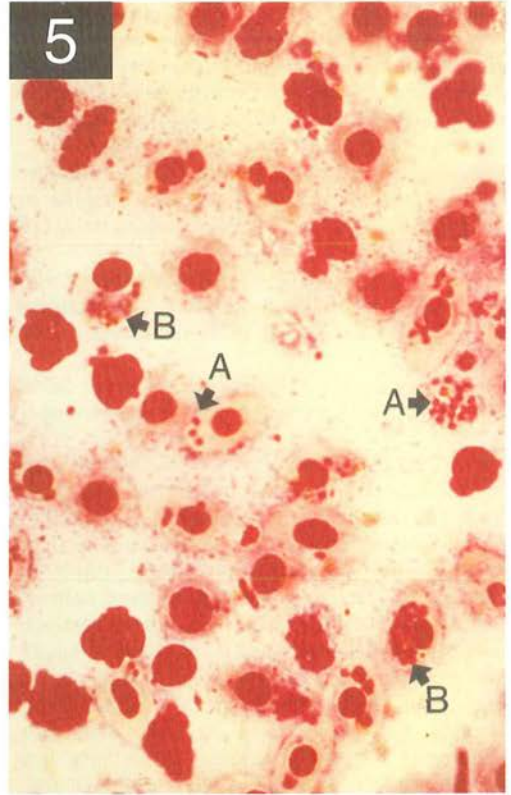
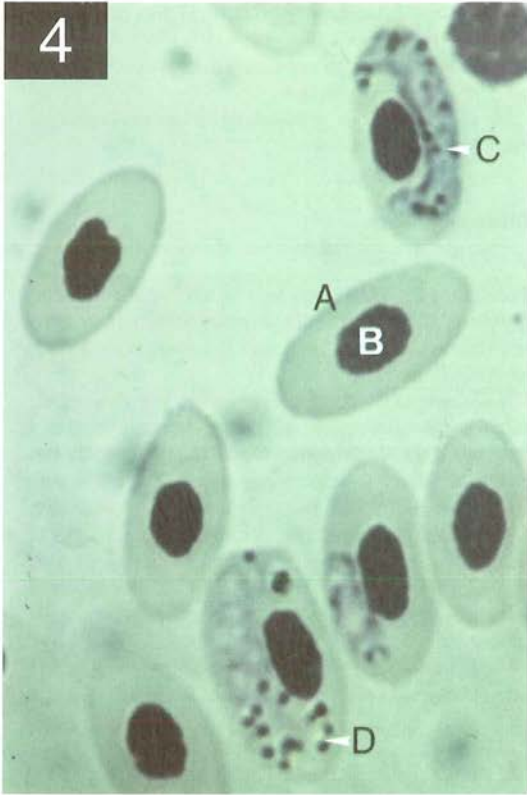
Haemoproteus from a Tawny Owl Strix aluco, vicinity of Stockholm, 10 June 1949. A: Normal erythrocyte with nucleus (B), C: macrogametocyte, D: microgametocyte.

Fig. 5. *Plasmodium*-gametocyter och schizonter i blodutstryk från tjäder, 6 oktober 1949. A: schizonter, B: gametocyter.

Gametocytes and schizonts of Plasmodium in a blood smear from a Capercaillie Tetrao urogallus, 6 October 1949. A: schizonts, B: gametocytes.

Legends to Fig. 6 and 7 on p. 50

Texter till Fig. 6 och 7 på s. 50



invaderats av gametocyter. Vidare föreligger en mer eller mindre stark förstoring av organ, såsom lever och mjälte. Någon missfärgning av organ och kroppsvävnader brukar emellertid inte föreligga som fallet är vid *Plasmodium*-infektioner. Huvudsakligen vita blodkroppar syns invaderade.

I föreliggande undersökningsmaterial ingår en tjäder och en gräsand, vilka uppenbarligen dukat under för en *Leucocytozoon*-infektion. En beskrivning av dessa fall följer.

06320/59 tjäder, hane, c:a 5 månader gammal, vikt 1,90 kg. Fågeln levde då den påträffades vid Trainingshult, Älvsborgs län den 7.11.1959, men den dog strax därefter.

Tjädertuppen var mycket mager och blek. Såväl levern som mjälten befanns måttligt förstörade, men ej missfärgade. Knappnålshuvudstora eller något större gulvita till mörkröda härdar fanns i bindväven längs halsen på båda sidor om luftstrupen samt över främre delen av bröstet. Mikroskopiskt visade sig dessa härdar utgöras av megaloschizonter av *Leucocytozoon* (Fig. 3.) Härden innehöll ibland ett ljust, ibland ett blodrött, centralt parti. De invaderade värdcellerna befanns enormt förstörade, deras kärnor centralt belägna och innehållande rikligt med kromatin (värdcellerna hos de av Wingstrand beskrivna megaloschizonterna hos kråka hade kärnor innehållande endast sparsamt med kromatin; skillnaden syns kunna bero på olika ålder hos schizonterna). Närmast värdcellens kärna fanns dess protoplasma och halvt i en ring däromkring en zon, uppbyggd av små parasit-kroppar, cytomerer, innehållande ett otal merozoiter.

Parasiten och dess värdcell omgavs av en zon av inflammatoriska celler (lymfocyter, plasmaceller, fibroblaster), ett uttryck för värdjurets reaktion mot den invaderande parasiten. Snett skuren, rödbrunfärgad muskulatur ses längst ner på bilden.

Som nämnts har något dödsfall hos skogshöns till följd av en *Leucocytozoon*-infektion inte tidigare påvisats, trots att omkring 600 sådana fåglar undersökts. I sällsynta fall är det dock tydligt, att denna blodparasit kan föröka sig kraftigt även hos tjäder och framkalla allvarliga sjukdomstillstånd.

Fig. 6. Blodutstryk från skata med *Plasmodium*-parasiter, 9 augusti 1957. Gametocyter dominerar i utstryket, men även schizonter finns. A: gametocyter.

Plasmodium parasites in a blood smear from a Magpie Pica pica, 9 August 1957. A: gametocytes.

Fig. 7. Mikrofilariier i blodutstryk från dalripa, Soppero, juni 1948.

Microfilarians in a blood smear from a Willow Grouse Lagopus lagopus, Soppero, north of Sweden, June 1948.

03804/60 gräsandunge, hona, 0,37 kg, inkommen från Borgviksbruk i Värmland den 11.6.1960. Andungen befanns blek och mager och rikligt med *Leucocytozoon*-gametocyter fanns i blodet.

Såväl tjädern som gräsandungen har otvivelaktigt blivit smittade i Sverige.

Haemoproteus sp.

Livscykel och utseende

Huvudvärd för *Haemoproteus* är lusflugor av släktet *Pupipara*, men även andra insekter torde kunna tjäna som vektorer, t.ex. svallusfluga (*Stenopteryx*) och svidknott (*Culicoides*).

Haemoproteus' livscykel är i stort sett densamma som för *Leucocytozoon*. Gametocyterna utvecklas i fåglarnas röda blodkroppar. Dessa gametocyter är betydligt mindre än *Leucocytozoon*'s och medför inte någon större deformation av värdcellerna, blott en viss förskjutning av deras kärna (Fig. 4). *Haemoproteus* gametocyter är för övrigt ganska lika dem hos *Plasmodium*. (Det bör kanske nämnas, att fåglarnas röda blodkroppar till skillnad från däggdjurens är kärnförande.)

Vid Giemsa-färgning färgas gametocyterna liksom i förra fallet ljust röda respektive klart blå.

Utbredning och patogenitet

Haemoproteus har påträffats hos ett stort antal olika fågelarter, och i föreliggande undersökningsmaterial kan kanske främst framhållas dess förekomst hos törnskator och kattugglor. Den är otvivelaktigt potentiellt patogen, särskilt hos boungar, men talrika fynd hos vuxna fåglar talar för att den hos dem inte särskilt ofta framkallar några sjukdomstillstånd.

I blodutstryk kan man finna ett varierande antal av parasitens gametocyter invaderade blodkroppar. Några mer påfallande organförändringar brukar i övrigt inte föreligga. I SVA-materialet ingår en kattuggla, för vilken misstanke föreligger, att *Haemoproteus* menligt inverkat på dess hälsotillstånd.

04434/49 kattuggla, hona, 0,4 kg, omhändertogs svårt trafikskadad på norra Djurgården, Stockholm, den 9.6.1949. Efter undersökning placerades ugglan i en bur, men avled strax därefter. Utöver skador efter trafikolyckan, bl.a. i form av brott på båda vingarna och invärtes blödningar, kunde inga speciella vävnadsförändringar påvisas. Blodutstryk avslöjade att omkring 25% av de röda blodkropparna var invaderade av *Haemoproteus*-gametocyter. Den rikliga parasitförekomsten i blodet antydde, att ugglan påverkats av infektionen – och kanske just därför råkat ut för trafikolyckan. Som utpräglad stannfågel har ugglan utan minsta tvivel smittats i Sverige.

Plasmodium sp.

Livscykel och utseende

Huvudvärd för malaria-parasiterna, *Plasmodium*, är vad gäller däggdjur myggor av släktet *Anopheles* och för fåglar myggor av släktet *Culex*. Surret från *Anopheles*-myggor är mycket svagt och kan knappast uppfattas av oss människor. Någon förvarning om ett angrepp kan därför vara svårt att förnimma.

Plasmodium-parasiternas livscykel är likartad den hos de båda tidigare omnämnda blodparasiterna, men skiljer sig därifrån på en väsentlig punkt, nämligen den att schizogonin försiggår i blodkroppar i det cirkulerande blodet. Detta innebär, att malaria kan överföras genom infekterat blod utan passage genom myggor. Malariaparasiternas gametocyter i de röda blodkropparna är som nämnts ganska lika dem hos *Haemoproteus* och färgas på samma sätt. Schizonerna kan ha lite olika utseende och man talar om signetring-, band- eller rosettförmade sådana.

Hos människa förekommer tre huvudformer av malaria, nämligen varannandagsfrossa *Plasmodium vivax*, vartredjedagsfrossa *P. malariae* och en form med mera oregelbundna frossa- eller feberanfall *P. falciparum*. Anledningen härtill är att schizonerna mognar och brister med vissa bestämda intervaller, varvid ett otal merozoiter frigöres och kommer ut i blodbanorna, och samtidigt härmed utlöses feberanfallen.

Som lite av en kuriositet kan nämnas, att besvären vid vissa av syfilis-smittans följdskjudomar befunnits lindrade vid febertillstånd. Detta föranledde den österrikiske läkaren W. von Jauregg att inte utan framgång infektera patienter med denna sjukdom med malaria-parasiter.

Utbredning och patogenitet

Malaria hos människa förekommer väsentligen inom varmare klimatzoner. Parasiterna kan nämligen inte genomgå utveckling i myggorna vid alltför låg temperatur. Gränsen anges ligga vid omkring 15° C. Förekomsten av *Plasmodium* hos en del i vårt land inhemska, inte flyttande fågelarter antyder, att utvecklingen i vektorerna kan ske vid något lägre temperatur.

Inom fågelfaunan är *Plasmodium* ganska starkt spridd, inte blott i tropikerna, utan även i länder med mera tempererat klimat. I Mellaneuropa är sålunda *Plasmodium*-infektioner hos fåglar ganska vanliga (Böing 1925), men allvarliga sjukdomstillstånd till följd av sådana infektioner förekommer däremot inte så ofta (Krause 1939). I Sverige har tidigare denna infektion syntts mera sällsynt och blott tre fall varit kända, nämligen det tidigare omtalade fallet hos en koltrast samt två fall i föreliggande undersökningsmaterial, en skata och en tjäder (Tabell 1).

Helt nyligen har emellertid framkommit, att *Plasmodium*-infektioner förekommer ganska allmänt hos tättingar i Sverige och har sålunda påvisats hos 6 % av 369 undersökta talgoxar, 14 % av 389 undersökta svartvita flugsnappare samt hos 3 av 62 undersökta backsvalor (*R. Dufva in litt.*). Blodproven för undersökning uttogs ur ena vingvenen från infångade, levande fåglar och intet anges om eventuella tecken på sjukdom.

Vid malaria-infektioner förstörs ett större antal röda blodkroppar, varvid deras färgämne, det järnhaltiga hemoglobinet, frigöres. Leverns kapacitet räcker ofta inte till för att ta hand om allt detta, utan nedbrytningsprodukter därav förs ut i vävnader och organ och missfärgar dessa. Vid obduktion finner man sålunda en mer eller mindre stark förstoring av levern och mjälten och dessa kan vara brunsvart eller gråsvart missfärgade. I blodutstryk ses gametocyter och schizoner i de röda blodkropparna.

En kort beskrivning av de två fallen av fågelmalaria följer.

07041/49 tjäder, hane, c:a 4 månader gammal, vikt 1,75 kg, hittad död i markerna nära Alvesta i Kronobergs län den 6 oktober 1949. Tjädertuppen var mycket mager och blek. De mest påtagliga organförändringarna utgjordes av en måttlig förstoring av levern och mjälten och båda dessa organ befanns ha en gråsvart missfärgning. De innehöll rikligt med järnhaltigt pigment. Mer än 50 % av de röda blodkropparna var invaderade med *Plasmodium sp.* i olika utvecklingsstadier, såsom schizoner och gametocyter (Fig. 5). Fynden visar att tjädern otvivelaktigt dött i en malariainfektion.

04525/57 skata, hane, vikt 0,15 kg, påträffad på norra Djurgården, Stockholm den 9 augusti 1957. Fågelns mjälte befanns starkt förstord och blodfylld. Närmare 50 % av de röda blodkropparna var invaderade med *Plasmodium sp.* (Fig. 6). Av parasitens utvecklingsformer dominerade gametocyterna, men även andra utvecklingsformer förekom.

Såväl tjädern som skatan är stannfåglar och inget tvivel kan råda om att de smittats i Sverige.

Trypanosoma sp.

Livscykel och utseende

Trypanosoma-parasiter, flagellater, är mikroskopiska parasiter, som lever fritt i blodbanorna hos varmblodiga djur och för övrigt även förekommer som tarmparasiter hos lägre djur. De är långsträckta och försedda, dels med ett gissel, flimmerhår, i ena ändan, dels med en membran som gör dem rörliga. I varmare länder sker överföring med olika arter av tsetse-flugan (*Glossina*), i nordligare länder med bromsar (*Tabanus*, *Haematopota*).

Vid bitt och blodsugning kan *Trypanosoma*-parasiterna medfölja ner i vektorernas mage och tarm, där de förökar sig genom delning. Härifrån vandrar de så småningom till insektens spottkörtlar, varifrån de vid förnyat bitt kan föras vidare till värddjurens blodbanor.

Utbredning och patogenitet

Tsetse-flugans bitt svider ungefär som ett getingstick. *Glossina palpalis* överför *Trypanosoma gambiense* m.fl., som orsakar människans sömnsjuka. *G. morsitans* överför *T. brucei*, som framkallar sjukdomen nagan, främst hos häst. Tsetse-flugor är bundna till buskstäppen och utöver bekämpning av vektorn har man genom borttagning av buskvegetationen lyckats begränsa flugans utbredningsområde.

På grund av nämnd hästsjukdom hindrades araberna under tidigare århundraden ifrån att utbreda sitt välde och tränga alltför långt söderut i Afrika (Cloudsly-Thompson 1976). Tidigare var det också av denna anledning nästan omöjligt att hålla hästar i Östafrika. Stort behov därav uppkom under första världskriget. Transportproblemet löstes genom sebroider, en korsning mellan hästar och sebror, vilka visade sig okänsliga för nagan. Under angivet krig fanns inte mindre än 15 000 sebroider i östra Afrika.

Trypanosoma-infektioner medför inre blödningar hos djuren. Nyligen har ett fall av infektion med en annan trypanosomaart, *T. theileri*, hos en två veckor gammal tjurkalv beskrivits från Sverige (Linder m. fl. 1990).

Trypanosoma-parasiter påträffas inte sällan i blodet hos fåglar och anmärkningsvärd är den höga frekvensen hos dalripor (Tabell 1.). Intet tyder emellertid på att den skulle vara sjukdomsframkallande inom fågelfaunan.

Mikrofilarien

Med mikrofilarien avses i blodet cirkulerande larvformer till ofta inte närmare kända rundmaskar, nematoder. I delar av Asien förekommer hos människa mikrofilarien med en bestämd dygnsrytm, i det att en del cirkulerar i perifera blodkärl blott under dagtid, andra blott nattetid. Denna dygnsrytm syns gälla även för vissa andra blodparasiter och bör beaktas vid bedömning av uttagna blodprov. Vidare kan ett prov från en vingven vara negativt, under det att ett samtidigt taget blodprov från finare lungkärl kan innehålla mer eller mindre rikligt med blodparasiter.

I fågelblod finner man inte sällan mikrofilarien, men om de har någon allvarlig inverkan på fåglarnas hälsotillstånd har varit svårt att utrona. Fig. 7 visar mikrofilarien i ett blodutstryk från en dalripa, skjuten vid Soppero, Norrbotten, i juni 1948. Dess mycket rikliga parasitförekomst kan i varje fall leda till den

förmodan, att värdfågeln kanske inte var helt besvärsfri.

Mikrofilaria-infekterade orttuppar befanns ha kortare fjädrar i "lyran", men någon korrelation mellan förekomst av denna parasit och parningsframgång kunde inte spåras (Höglund m. fl. 1992).

Betydelse och spridningsvägar

Trots ett omfattande undersökningsmaterial har intet framkommit, som tyder på att blodparasiter skulle utgöra något större hot mot vår fågelfauna. Blott enstaka fall av allvarlig karaktär har kunnat konstateras. Viss lokal dödlighet har dock rapporterats bland simfåglar. Många fåglar har emellertid visats sig vara bärare av blodparasiter, vilket antyder att parasiterna ifråga skulle vara föga patogena för berörda fågelarter. Detta är för övrigt inget ovanligt och som jämförelse kan nämnas, att omkring 15% av våra rödrävar och lika stor andel av befolkningen i USA och Kanada är bärare av trikiner utan att några sjukdomstecken kunnat konstateras. Även lågpatogena parasiter kan emellertid medföra allvarliga sjukdomstillstånd, om de förekommer i osedvanligt stort antal eller hamnar i känsliga organ såsom hjärnan.

Tidigare har ansetts, att fåglar under sin vårflyttning norrut från varmare länder successivt skulle "tappa" sina ektoparasiter, ohyra, fästingar, på grund av det efter hand allt svalare klimatet. Senare tids undersökningar har emellertid visat, att flyttande fåglar vid sin ankomst till nordliga trakter varit behäftade med ett varierande antal fästingar eller andra ektoparasiter. Fästingarna har inte sällan varit bärare av för däggdjur och människa sjukdomsframkallande mikroorganismer, såsom TBE-virus och *Borrelia*-bakterier (Hoogstraal m. fl. 1961, Brinck m. fl. 1965, Svedmyr m. fl. 1965, Mehl m. fl. 1984, Weisbrod m. fl. 1989).

Införsel av blodparasiter genom flyttfåglar syns dock som framgår nedan vara mera osannolik.

Svenska häckfåglar med vinterkvarter i varmare länder skulle eventuellt kunna smittas med blodparasiter under vistelsen i dessa länder. Om det gäller mer eller mindre starkt patogena, sjukdomsframkallande, parasiter kan fåglarna nog förmodas omkomma under flyttningen norrut, varför risken för införsel till vårt land av sådana parasiter kanske inte är så stor. Ifall fåglarna skulle smittas kort före uppbrottet, är det väl möjligt att de skulle kunna lyckas ta sig till Sverige under inkubationstiden och samma gäller om de smittats med lågpatogena parasiter. Det helt negativa resultatet hos vissa långflyttare, bl.a. grönbena och drillsnäppa, antyder dock, att risken för införsel av blodparasiter till vårt land på detta sätt skulle vara liten. De av R. Dufva (in litt.) meddelade fynden av *Plasmodium* hos svartvita flugsnappare och backsvalor *Riparia riparia*, båda

flyttfåglar med vintervistelse i tropiska Afrika, kan möjligen tyda på en införsel från sydligare länder. Risken för detta torde dock knappast vara alltför stor. Sålunda meddelar Krause (1939), att inkubationstiden hos fåglar vid experimentell infektion med *Plasmodium* uppgår till 4-8 dagar och att infektionens höjdpunkt inträffar efter 8-14 dagar. Från 14:e dagen försvinner parasiterna successivt ur blodet. Detta talar emot möjligheten av i varje fall en mera allmän införsel av *Plasmodium* till Sverige med nämnda fågelarter. Dels tar flyttningen viss tid, dels torde fåglarna ifråga oftast ha vistats i Sverige en tid efter ankomsten från Afrika, innan blodproven uttagits. Sannolikt torde alltså R. Dufvas positiva resultat vara att tillskriva infektioner efter fåglarnas ankomst till Sverige.

Den rikliga förekomsten av olika blodparasiter hos en del utpräglade stannfåglar visar, att dessa parasiter otvivelaktigt finns etablerade inom den svenska fågel-faunan. Det kan måhända inte uteslutas, att en viss påspädning kan förekomma genom flyttfåglar, men inget talar för att detta skulle innebära något allvarligare hot mot våra fågelbestånd.

Referenser

- Borg, K. 1953. On Leucocytozoon in Swedish capercaillie, black grouse and hazel grouse. Lund.
- Brinck, P., Svedmyr, A. & von Zeipel, G. 1965. Migrating birds at Ottenby Sweden as carriers of ticks and possible transmitters of tick-borne encephalitis virus. *Oikos* 16: 88-99.
- Böing, W. 1925. Untersuchungen über Blutschmarotzer beim einheimischen Vogelwild. *Zbl. Bakt. I Orig.* 95(5-6):312-327.
- Cloudsley-Thompson, J.L. 1976. *Insects and history*. London.
- Erickson, A.B. 1954. Review. *J. Wildl. Mgt.* 18:142-144.
- Hoogstraal, H., Kaiser, M.M., Traylor, M.A., Gabor, S. & Guindy, E. 1961. Ticks (Ixodoidea) on birds migrating from Africa to Europe and Asia. *Bull. Org. mond. Santé* 24:197-212.
- Hülphers, G., Lilleengen, K. & Henricson, T. 1943, 1944. Meddelande. *Svensk Jakt* 81:199 och 82:279.
- Höglund, J., Alatalo, R.V. & Lundberg, A. 1992. The effects of parasites on male ornaments and female choice in the lek-breeding black grouse (*Tetrao tetrix*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30:71-76
- Krause, C. 1939. Pathologie und pathologische Anatomie des Nutz- und Raubwildes. *Ergebn. der allg. Path.* München.
- Linder, A., Bornstein, S., Carlsson, J., Salomonsson, P. & Nilsson, P.O. 1990. Trypanosoma theileri – återupptäckt parasit i Sverige. *Svensk Vet. Tidn.* 42:507-509.
- Mehl, R., Michaelsen, J. & Lid, G. 1984. Ticks acari Ixodides on migratory birds in Norway. *Fauna Norv.* Ser. 31:46-58.
- Mörner, T. & Wahlström, K. 1983. Infektion med blodparasiten Leucocytozoon simondi – en vanlig dödsorsak hos knölsvanungar *Cygnus olor*. *Vår Fågelvärld* 42:389-394.
- Sjöbring, N. 1897. Beiträge zur Kenntnis einiger Protozoen. *Centralbl. Bakt. I Orig.* 22(22-23):675.
- Svedmyr, A., von Zeipel, G., Borg, K. & Hansen, H.-j. 1965. Infections with tick-borne encephalitis virus in the Swedish population of the elk (*Alces a. alces*). *Acta path. et microbiol. scand.* 65:613-620.
- Weisbrod, A.R. & Johnson, R.C. 1989. Lyme disease and migrating birds in the St. Croix river valley Minnesota and Wisconsin USA. *Appl. Environ. Microbiol.* 55: 1921-1924.
- Wingstrand, K.G. 1947. On Leucocytozoon in Swedish birds. *Kung. Sv. Vet. Akad. Ser. 3, Bd 24, No 5, 1947.*
- Wingstrand, K.G. 1948. Further studies on Leucocytozoon sakharoffi. *Kung. Sv. Akad. Ser. 3, Bd 24, No 8, 1948.*
- Wingstrand, K.G. 1950. Äkta malaria, Plasmodium. *Fauna och Flora* 45:247-251.

Summary

Blood parasites and their modes of spread among birds

To get widened knowledge of the spread and incidence of blood parasites among free-living Swedish birds and particularly their significance for individual birds and bird populations, some 770 birds of 50 different species were examined during the years 1948-1960. The risk of migrating birds carrying such parasites and introducing them into the Swedish avifauna was also taken into consideration.

From most birds, only blood samples were obtained but in addition a number of whole bird carcasses were investigated. These were subjected to a complete post mortem examination.

Of current interest were parasites such as *Leucocytozoon*, *Haemoproteus*, *Plasmodium*, *Trypanosoma*, and *microfilaria*. Their life cycles are described. The incidence varied considerably in the different bird species (Tables 1 and 2). Blood parasites were thus common in e.g. gallinaceous birds, but waders were completely free of such parasites.

Obviously, the birds were usually only "carriers" of the parasites, signs of detrimental effects being rarely observed. In a few cases, however, the birds had no doubt succumbed from the parasite infection. Thus, a fatal *Leucocytozoon* infection was found in a five months old Capercaillie cock *Tetrao urogallus* from the southwestern part of Sweden in November 1959. Blood smears revealed gametocytes, and in the subcutaneous tissues of the neck there were several nodules, the size of a pin's head. At histological examination they appeared to constitute megaloschizonts of *Leucocytozoon* (Fig. 3). In a Tawny Owl *Strix aluco*, badly hurt when hitting a car, a great number of the erythrocytes were invaded by *Haemoproteus* gametocytes (Fig. 4).

Plasmodium parasites were rarely found in the birds studied, probably because only small numbers of bird species most susceptible to this infection were included in the investigation material. However, R. Dufva (*in*

litt.) reported that *Plasmodium* infections were rather common in some bird species, such as the Sand Martin *Riparia riparia*, the Pied Flycatcher *Muscicapa hypoleuca*, and the Great Tit *Parus major*. The blood samples in her study were collected in Sweden, no signs of illness being observed in the birds.

In the material presented here, there were two cases of fatal *Plasmodium* infections. A four months old Capercaillie cock was found dead in the south of Sweden in October 1949. Blood smears revealed abundant gametocytes and schizonts in the erythrocytes (Fig. 5). Spleen and liver were heavily enlarged and dark greyish discoloured. Similar lesions were found in a *Plasmodium* infected Magpie *Pica pica* from the vicinity of Stockholm (Fig. 6).

Trypanosoma sp. as well as microfilarians (Fig. 7) were common in the Willow Grouse *Lagopus lagopus*, but more seldom seen in other bird species. In none of

the birds, any tissue lesions were found.

Concerning the risk of blood parasites being introduced into the Swedish avifauna, long distance migrating birds are of particular interest. The Wood Sandpiper *Tringa glareola* and the Common Sandpiper *Actitis hypoleucos*, being totally free of blood parasites, seem unimportant in this respect. The Pied Flycatcher and the Sand Martin, however, appeared often to be carriers of *Plasmodium* parasites and may be of some importance. As indicated by Krause (1939), most of the parasites present in the blood may disappear during the flight to the north and during the first time after arrival at the nesting grounds. Parasites seen in blood samples a little later, most probably originated from infections attracted in Sweden. Thus, generally the risk of blood parasites being introduced into Sweden by migrating birds does not seem very likely although it may occasionally occur.

Pattern and predictability of potential wind assistance for waders and geese migrating from West Africa and the Wadden Sea to Siberia

THEUNIS PIERSMA & SJON VAN DE SANT

Abstract

We have analysed published wind data from the period 1979-1991 to evaluate to what extent migrating waders and geese might benefit from tailwind assistance when flying at altitudes ranging from ground level up to 5.5 km from West Africa (Banc d'Arguin, Mauritania) to the Wadden Sea (Netherlands, Germany and Denmark) in late April and early May, and from the Wadden Sea to Taymyr Peninsula (central Siberia) in late May and early June. Between West Africa and the Wadden Sea it is usually advantageous to fly high, with an average tailwind of 15 km/h (mean of yearly averages) for those birds flying along the optimal height track. There were large differences between years though, with 36 km/h tailwind (1983) and 2 km/h headwind (1991) as extreme values. The best altitudes for migration were higher along the northwest African coast than over Europe. There was no evidence for consistent seasonal changes in wind favourability, but "bad"

years were consistently bad over the whole season. Between the Wadden Sea and the Taymyr Peninsula wind conditions were better still than for the Banc d'Arguin-to-Wadden Sea journey (long term average for flights along optimal height track is 21 km/h tailwind), with the favourable winds found at intermediate altitudes (1.5-3 km). The wind conditions were less variable between years along the Wadden Sea-Taymyr route. We discuss both the limitations of the current analyses and the scope for future work.

T. Piersma, Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ), P.O. Box 59, 1790 AB Den Burg, Texel, The Netherlands, and Zoological Laboratory, University of Groningen, P.O. Box 14, 9750 AA Haren, The Netherlands.

S. van de Sant, Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ), P.O. Box 59, 1790 AB Den Burg, Texel, The Netherlands.

Introduction

Migrating birds fly through a moving medium: the air. Air often moves at about the same speed relative to the ground as birds do relative to the air. Therefore migrants should make use of air currents flowing in seasonally appropriate directions (e.g. Richardson 1978, 1990a,b, Alerstam 1979a,b, 1990). Correlations between wind and migration patterns of waders and other birds have been indicated by several authors (e.g. Thomas 1970, Richardson 1979, Stoddard et al. 1983, Alerstam et al. 1986, Gauthreaux 1991). High arctic breeding Brent Geese *Branta bernicla* have been shown to return to the Dutch wintering grounds without young in years when they encounter unfavourable wind conditions during the northward flight (Ebbing 1989). Migrating fish move through another moving medium, water, and face a similar problem (Weihs 1978). Indeed, fish too have

been shown to make good use of favourable water currents (Metcalfe et al. 1990).

Recently, Piersma & Jukema (1990) argued that Bar-tailed Godwits *Limosa lapponica* are unable to balance their early spring travel-energy budget if they fail to make use of favourable winds along the flight route, in this case from the Banc d'Arguin in Mauritania to the Dutch Wadden Sea. Piersma et al. (1991) compared the body masses at departure from the last stopover site with the distances flown to the breeding grounds for two subspecies of Knots, *Calidris canutus canutus* and *C. c. islandica*. This comparison suggested that Knots of the *canutus* subspecies, which migrates parallel to the dominant wind circulation patterns over the Eurasian continent between West Africa and Siberia, could routinely reap the benefits of favourable wind patterns.

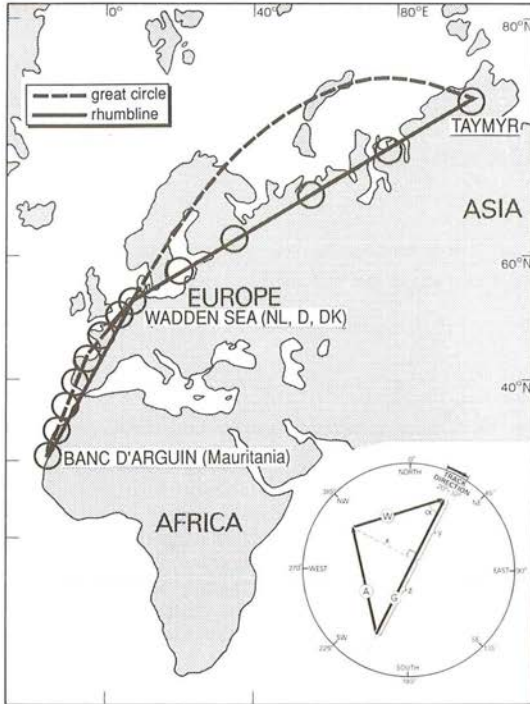


Fig. 1. The probable wader migration routes in spring between the Banc d'Arguin in Mauritania and the Taymyr Peninsula in Siberia. Both the rhumbline routes (constant compass heading) and the great circle routes (shortest distance over the globe) are shown (adapted from Alerstam 1981). Open circles show the approximate 'read out-locations' for the wind analyses. The inset gives the scheme (from Piersma & Jukema 1990) that outlines how to calculate the wind effect $\delta W (= G - A)$ for birds flying in a fixed track direction, and with a constant airspeed, in a case where the wind blows from SSW. The three vectors A (bird's airspeed and direction), W (wind speed and direction) and G (groundspeed and track direction) are indicated by the encircled letters.

Troliga flygrutter för vidare på vårflyttning mellan Banc d'Arguin i Mauritien och Taymyrhalvön i Sibirien. Två flygvägar är markerade: storcirkelrutten ("great circle", kortast möjliga avstånd) och "rhumbline", den rutt där fåglarna håller konstant kompassriktning (efter Alerstam 1981). Öppna cirklar visar lokaler där vinddata utlästs. Den lilla figuren visar hur den resulterande vindeffekten $\delta W (= G - A)$ räknats ut för en fågel som flyger längs en förutbestämd rutt, med konstant hastighet gentemot lufthavet, i det här fallet med vinden från sydväst (från Piersma & Jukema 1990). De tre vektorerna A (fågeln flygriktning och hastighet gentemot lufthavet), W (vindens riktning och hastighet) och G (fågeln flygriktning samt flyghastighet gentemot marken) är markerade med cirklar runt respektive bokstav.

They can therefore migrate relatively cheaply in terms of energy cost, a suggestion independently put forward by Gudmundsson et al. (1991).

Wind is but one of the meteorological variables affecting the life of birds (Elkins 1983). Air and soil temperatures, humidity, rain and snow, all affect birds at different times and in different ways. In a world with an apparently rapidly changing climate it becomes increasingly important to get to grips with these parameters so as to improve our understanding of their meaning for the well-being of migrant bird populations (see Boyd 1991 for some thoughtful comments). Most of the biologically relevant meteorological variables are already being measured routinely at many locations. Although they are rarely available in a form which can be readily used by ornithologists, the data sets are there to exploit. Understanding the biological implications of these meteorological variables (e.g. Boyd 1992) may become increasingly important.

This contribution is an attempt to use weather data for an ornithological purpose. We aim to document the wind vectors at different (flight) altitudes experienced by waders and geese migrating in spring from West Africa and/or the Wadden Sea (in The Netherlands, Germany and Denmark) to their central Siberian breeding grounds. More specifically, we compare the potential wind assistance during the first (Africa - Wadden Sea) and second (Wadden Sea - Siberia) leg of an afro-arctic journey, and also look at seasonal and yearly variability in the occurrence of favourable winds along this flight route.

Methods

Routes

There is little direct evidence as to the exact routes that waders take during the flight from West Africa to Siberia in spring (Fig. 1). For Knots, visual as well as radar observations have indicated the flight routes within Europe: a direct overland flight from the Atlantic coast of France to the Wadden Sea (Dick et al. 1987), and then a flight from the Wadden Sea to the east over south Sweden and through the Gulf of Finland (Dick et al. 1987, Blomqvist & Lindström 1992). Brent Geese are also known to migrate through the Gulf of Finland (J. Koistinen & A. Harjo pers. comm. to W.J.A. Dick; see Dick et al. 1987). This implies the use of a rhumbline route (along a constant compass course) from the Wadden Sea to Taymyr Peninsula in central Siberia (Alerstam 1990; direction 59°), and we base our wind analysis on this route.

Waders departing from the Banc d'Arguin, Mauritania, in spring oriented in a more westerly direction than the great circle route to the Wadden Sea (Piersma et al. 1990a). Since the rhumbline direction to the Wadden Sea is more eastward, and because the

differences between the rhumbline and the great circle routes are small anyway during this leg of the journey (Fig. 1), we chose to base our wind analysis for the flight from the Banc d'Arguin to the Wadden Sea on the great circle route. This implies that the migrants have to adjust track direction from 22° at departure from the Banc d'Arguin to 34° by the time they arrive on the Wadden Sea.

Flight speed

In the absence of information on differences in flight speed relative to changing flight altitudes and body mass, we assume that throughout the journey our birds fly at a constant airspeed of 57 km/h (15.8 m/s). This equals the extrapolated value for waders in level flight based on measurements during their take-off from the Banc d'Arguin in spring (pers. obs.; see Piersma & Bruggemann 1988, Zwartz et al. 1990). An airspeed of 57 km/h is perhaps a bit high for some small calidrid and the tringid wader species (pers. obs., Noer 1979) and a bit low for geese (Alerstam 1981). It is certainly a much higher speed than achieved by most passerine migrants (Alerstam 1981), hence our restriction to waterbirds as the focal group.

To enhance the availability of the information in this paper to the uninitiated reader, we have chosen to give flight and wind speeds in 'km/h', rather than in the SI-unit 'm/s' (1 m/s=3.6 km/h).

Timing of migration

On the West African Banc d'Arguin, the majority of high arctic breeding waders leave in the last ten days of April and the first ten days of May, but predominantly in early May (Piersma et al. 1990b). We have therefore analysed wind conditions for birds leaving between 30 April and 7 May, and have added published data for the period 22-29 April (from Piersma & Jukema 1990), a period when Bar-tailed Godwits start their northward journey. High arctic breeding waders and geese leave the Wadden Sea for the northern breeding grounds in late May and early June (e.g. Dick et al. 1987, Ebbinge 1989, Piersma & Jukema 1990, Blomqvist & Lindström 1992) and we have chosen 26 May-12 June as the relevant period of starting dates.

Wind-data sources and calculations

Synoptic wind data for the northern hemisphere are given in the daily *European Meteorological Bulletin* (Deutscher Wetterdienst in Offenbach, Germany). This bulletin summarizes air pressure (isobars), wind speed and wind direction at ground level, wind speed and wind direction and height at pressure levels of 850 hPa (=mb) (c. 1.5 km altitude), 700 hPa (c. 3 km) and 500 hPa (c. 5.5 km) at 00.00 h Greenwich Mean Time. Wind speed and direction are indicated by flags. In this system, each full 'flag' corresponds to a wind speed of 10 knots (i.e. 18.5 km/h or 5.1 m/s).

From these synoptic weather maps we could 'read out' wind speed and wind direction at 13 different locations spread evenly along the predicted routes (Fig. 1). We chose seven different 'read out-locations' along the route from the Banc d'Arguin to the Wadden Sea for this purpose: each representing a partial-trajectory of c. $4200/7 = 600$ km. Along the route from the Wadden Sea to Taymyr, six different locations were chosen, c. $4600/6 = 767$ km apart. To read out the wind data for the appropriate date and time, we first constructed travel schemes assuming that the birds started at 18.00 h at both departure sites (Piersma et al. 1990a) and travelled with a constant groundspeed of 65 km/h (or 18.1 m/s, which is somewhat higher than airspeed in view of the expected tailwind assistance). The first wind measurement read is at midnight (00.00 h) on the date after the birds had departed. For the subsequent 'read out-locations' we took the measurements at 00.00 h on the date closest to that on which the birds would have passed the 'read out-location' according to the travel scheme with the constant groundspeed. The reason for choosing so many 'read out-locations' (each partial-trajectory being only half as long as the daily distance covered, 1560 km) was to ensure that the weather systems through which the birds migrated were adequately sampled (assuming that the wind variation in space was larger than that in time; see discussion).

For the Banc d'Arguin - Wadden Sea flight, wind patterns were investigated for a 13-year period (1979 to 1991). Due to time limitations, for the subsequent flight from the Wadden Sea to Taymyr wind patterns were analysed only for seven years (1985 - 1991).

The head- or tailwind vectors at different locations and altitudes were calculated as follows (Fig. 1). If α is the angular difference between the track (migratory) direction (t) and the wind direction (w , the direction from where the wind is blowing) then $\alpha = w \pm 180^\circ - t$. If W is wind speed, A is the bird's airspeed (i.e. 57 km/h) and G is the bird's groundspeed, then the 'wind effect' (δW) is $G - A$. Since birds try to remain on course, the direction of G is always the same as the fixed track direction. According to Fig. 1 (inset) and some geometric rules, $\sin \alpha = x/W$ and therefore $x = W \sin \alpha$. Since $x^2 + z^2 = A^2$, $z = \sqrt{A^2 - x^2}$ or $z = \sqrt{A^2 - (W \sin \alpha)^2}$. $\cos \alpha = y/W$ and therefore $y = W \cos \alpha$. As $G = y + z$, it follows that:

$$G = W \cos \alpha + \sqrt{A^2 - (W \sin \alpha)^2}$$

The wind effect δW is $G - A$, therefore:

$$\delta W = W \cos \alpha + \sqrt{A^2 - (W \sin \alpha)^2} - A$$

In the text we may also call the wind effect the tailwind vector (when $\delta W > 0$) or headwind vector (when $\delta W < 0$).

The calculated wind vectors were averaged over the appropriate migration periods, and for flights at constant or varying altitudes. Sometimes, hard winds from unfavourable sideways directions made it impossible

Table 1. Wind vectors (km/h) experienced by migrating waterbirds flying at different altitudes, starting off at the Banc d'Arguin to fly to the Wadden Sea along the great circle route (see Fig. 1) in the period 30 April - 7 May. The values are averages calculated over 8 different starting dates, with standard deviations in brackets. The overall averages and standard deviations refer to $13 \cdot 8 = 104$ different starting dates.

Motvinds- (minusvärden) och medvindsvektorer i km/h för fåglar som flyttar vid olika altituder längs storcirkelrutten mellan Banc d'Arguin (Mauritanien) och Vadehavet (Holland, Tyskland, Danmark) perioden 30 april - 7 maj. Siffrorna visar medelvärden för åtta olika startdatum (standardavvikelsen inom parentes). Medelvärdena för alla år är räknat på $13 \cdot 8 = 104$ olika startdagar.

Year År	Flight level Flyghöjd				Optimal track Optimal rutt
	Ground level Marknivå	1.5 km	3 km	5.5 km	
1979	-12.8 (4.9)	-1.6 (6.4)	-1.0 (8.8)	-3.9 (11.5)	5.5 (6.3)
1980	-8.1 (2.8)	-5.2 (12.6)	-3.0 (8.1)	-3.3 (16.0)	6.4 (6.3)
1981	-10.4 (3.5)	7.8 (17.0)	14.2 (19.2)	15.0 (26.8)	23.6 (19.5)
1982	-9.0 (3.3)	3.5 (11.0)	19.1 (22.5)	19.9 (17.0)	24.5 (19.4)
1983	-4.8 (4.3)	11.0 (4.4)	23.0 (8.3)	37.3 (13.4)	36.0 (9.5)
1984	-8.5 (6.2)	-10.9 (16.0)	-1.5 (21.5)	-0.3 (13.1)	12.6 (11.1)
1985	-11.7 (5.9)	-13.8 (15.4)	-15.8 (13.5)	-11.6 (10.8)	3.3 (5.3)
1986	-4.5 (2.0)	11.4 (4.7)	22.3 (11.1)	17.2 (9.1)	23.8 (5.7)
1987	-8.1 (5.8)	-13.8 (21.7)	-9.7 (17.9)	5.8 (19.2)	20.6 (13.0)
1988	-4.8 (1.9)	7.7 (6.5)	14.4 (7.8)	17.6 (9.8)	18.0 (7.7)
1989	-5.8 (2.4)	-5.7 (11.9)	0.0 (11.1)	7.5 (13.2)	15.1 (9.8)
1990	-8.3 (3.2)	-2.1 (7.8)	8.2 (9.6)	5.1 (14.4)	8.9 (8.9)
1991	-12.8 (3.7)	-18.9 (6.9)	-26.4 (13.8)	-19.3 (11.5)	-1.7 (4.8)
Overall average	-8.4 (5.0)	-2.4 (15.6)	3.4 (20.4)	6.7 (20.8)	15.1 (14.9)
<i>Medelvärde för alla år</i>					

for the birds to stay on the assigned fixed tracks (that is, when $W \sin \alpha > A$). Assuming that migrating birds would always avoid such situations by changing their flight altitude, these instances were handled as missing cases, and were not used when calculating average wind vectors en route. The birds would also be unable to move if the headwind vectors were stronger than their own flight speed (i.e. when $-W \cos \alpha > A$). This procedure does lead to a bias in the averages for different height layers in the sense that the circumstances may be less favourable than is apparent from the average values for wind vectors. We have tried to indicate this bias by listing percentages of missing cases for different height layers.

The total wind assistance gained by birds flying along the so-called 'optimal height track' was calculated by averaging the date- and site- specific wind vector-values for the most favourable of the four altitudes we analysed. Flight at optimal height tracks assumes that the migrants are somehow able to regularly evaluate the wind conditions at different heights and then choose flight altitudes with the best winds.

Results

Differences between years

The average wind vectors experienced by waders leaving the Banc d'Arguin for the Wadden Sea between 30 April and 7 May were highly variable between years at different altitudes above ground level and along the optimal height track (Table 1). Birds flying along the optimal height track would on average have incurred a tailwind assistance of 15.1 km/h, a 26% bonus over their own airspeed of 57 km/h. Spring 1983 provided extremely favourable winds, the average tailwind of 36 km/h adding 63% to their airspeed (i.e. giving a total average groundspeed of $57+36=93$ km/h). In contrast, the spring of 1991 was extremely unfavourable, with opposing (head) winds even along the optimal height track (-1.7 km/h). Variations in the favourability of winds between years were synchronous for the different altitudes analysed: annual average winds at different heights and the optimal track (Table 1) correlated positively with each other (all Pearson's r -values > 0.60 , $n=13$, $p<0.05$).

Wind conditions along the route from the Wadden Sea to Taymyr were on average more favourable for the migrating birds than those on the West Africa-Wadden Sea route (Table 2). The average tailwind for waders and geese flying along the optimal height track was 21.9 km/h as compared to 15.1 km/h for Banc d'Arguin - Wadden Sea (or 12.6 km/h for the same series of years, 1985-1991, used in the Wadden Sea to Taymyr analysis). With extremes in tailwind vectors along the optimal

Table 2. Wind vectors (in km/h) experienced by migrating waterbirds flying at different altitudes from the Wadden Sea to the Taymyr Peninsula along the rhumbline route (see Fig. 1) in the period 26 May - 12 June. The values are averages over 18 different starting dates, with standard deviations in brackets. The overall averages and standard deviations refer to 7•18=126 different starting dates.

Motvinds- (minusvärden) och medvindsvektorer i km/h för fåglar som flyttar vid olika altituder med konstant kompassriktning mellan Vadehavet (Holland, Tyskland, Danmark) och Taymyrhalvön (Sibirien) under perioden 26 maj - 12 juni. Siffrorna visar medelvärden för 18 olika startdatum (standardavvikelsen inom parentes). Medelvärdena för alla år är räknat på 7•18 = 126 olika startdagar.

Year	Flight level Flyghöjd				Optimal track
	Ground level	1.5 km	3 km	5.5 km	
År	Marknivå				Optimal rutt
1985	-3.2 (5.2)	3.9 (12.4)	6.4 (13.2)	6.2 (12.0)	17.3 (8.3)
1986	-2.8 (4.8)	6.5 (11.9)	10.0 (13.5)	-2.5 (18.1)	16.7 (11.2)
1987	-1.4 (6.2)	11.4 (15.5)	16.3 (19.5)	12.8 (20.8)	21.6 (17.0)
1988	-4.6 (4.5)	8.5 (16.6)	9.7 (24.0)	3.8 (17.7)	16.7 (13.6)
1989	-0.4 (5.0)	15.0 (14.0)	28.8 (22.5)	22.2 (19.8)	31.9 (16.8)
1990	-2.4 (6.5)	-3.3 (16.2)	1.4 (14.9)	7.4 (18.2)	21.3 (12.5)
1991	-2.2 (4.6)	11.5 (10.1)	23.6 (10.7)	16.7 (12.6)	27.6 (8.6)
Overall average	-2.5 (5.4)	7.6 (15.2)	13.7 (19.7)	9.5 (18.5)	21.9 (14.6)
<i>Medel värde för alla år</i>					

height track for the Wadden Sea - Taymyr route of 16.7 km/h (1986, 1988) and 31.9 km/h (1989), the winds along this route showed much smaller year-to-year variability (SD= 5.9 km/h) than for the Banc d'Arguin -Wadden Sea route (SD= 10.6 km/h) (Tables 2 and 1, respectively). The smaller year-to-year variability for the second leg of the Africa - Siberia journey still holds over the same seven seasons (1985 to 1991) for which we have analysed wind conditions for both parts of the route (SD= 9.4 km/h for Banc d'Arguin - Wadden Sea leg). Yearly average wind vectors for the different heights and along the optimal height track were also

positively correlated for the Wadden Sea - Taymyr trajectory (all r-values > 0.43, n=7; six of the 10 calculated r-values were >0.75 and significant at the 0.05 level).

Variations with altitude and location along the route

The winds experienced by migrating birds are highly variable with respect to year, season and site. So far we have taken a coarse-grained approach by comparing years and complete flight routes. Here we examine the data from another viewpoint (though still coarse-grained) by lumping data for all years and then looking at variation between locations along the routes at different heights (Fig. 2). At ground level, winds were usually unfavourable at all locations along the flight route, although least so in the neighbourhood of the Wadden Sea. Winds tended to get more favourable at higher altitudes, but least so as the birds approached their destinations, both the Wadden Sea in early May and the Taymyr Peninsula in early June.

If birds really do fly along the optimal flight tracks, the wind conditions imply that waders departing from the Banc d'Arguin should first ascend to great heights (which they do according to Piersma et al. 1990a), then decrease their flight altitude over Spain until arriving in the Wadden Sea. A month later, birds leaving the Wadden Sea should again ascend to high altitudes, although perhaps not as high as when leaving the Banc d'Arguin, and descend to lower heights upon approaching Taymyr Peninsula. There is also evidence to support part of the latter speculation. Observations made on the weather radar at Helsinki indicate that *canutus* Knots overfly the Gulf of Finland at altitudes ranging between 1 and 3 km (Dick et al. 1987). As shown in Fig. 2 (top), by flying at altitudes of 3 km or higher, migrating birds run a fair risk of being blown off course, especially in the middle parts of both legs of the journey. Near the Banc d'Arguin and the Wadden Sea the high altitude winds are relatively calm and favourable and usually allow waders to remain on course.

Seasonal variation

Waders and geese tend to depart northwards at rather fixed time periods (Ebbing 1989, Piersma et al. 1990b), the waders leaving the Banc d'Arguin showing no evidence of responding to local weather conditions (Piersma et al. 1990b). Is there a seasonal time window which on average provides birds with better than usual winds for performing their migrations, in tune with which the birds' annual schedules could evolve? To assess this, we should ideally carry out an analysis for non-migratory and migratory seasons combined (in fact, for the whole year), but we currently lack the resources for such a task.

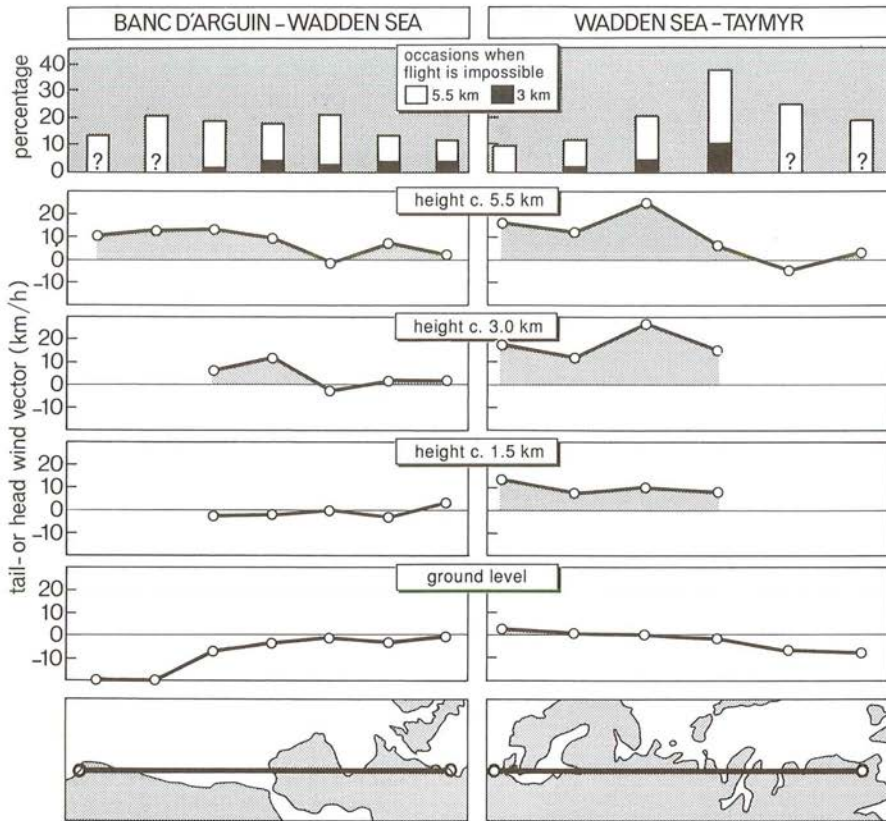


Fig. 2. Geographical and altitudinal variation in the extent of tailwind assistance or headwind opposition along the spring migration route between West Africa and Siberia. The lowest panels show the great circle route between Banc d'Arguin and Wadden Sea, and rhumbline route between Wadden Sea and Taymyr. The two sets of four central panels give the average wind vectors at different locations along the routes (see Fig. 1) at different altitudes (based on the data set outlined in Tables 1 and 2). The two panels at the top give the percentages of occasions when the winds were too strong to allow waders and geese flying at 57 km/h airspeed at heights of 3 km and 5.5 km to compensate for wind-drift and stay on the envisaged track. At lower altitudes wind-drift could always be compensated for.

Geografisk och höjdmässig variation i genomsnittlig mängd medvind och motvind längs vårflyttningssvägen mellan Mauritanien och Sibirien. De två nedre rutorna visar storcirkelrutten mellan Mauritanien och Vadehavet (t.v.) samt flygrutten med konstant kompassriktning mellan Vadehavet och Sibirien (t.h.). I rutorna ovanför visas genomsnittliga vindvektorer vid olika lokaler, och på olika höjd, längs dessa båda flygrutter (jämför Tabell 1 och 2). De två översta rutorna visar andelen dagar när vindarna var så kraftiga på 3 och 5,5 km höjd att fåglarna inte skulle kunna kompensera för vinddrift. På lägre höjd skulle fåglarna alltid klarat att kompensera för vinddrift.

However, we made a preliminary analyses of seasonal changes in wind conditions on each leg during the two migration periods (Fig. 3). For the Banc d'Arguin - Wadden Sea leg there is little evidence of systematic seasonal changes (Fig. 3 left), either for the optimal height track or for flights at the different constant altitudes. For the Wadden Sea - Taymyr route there was a tendency for winds to be best in the first and last

portions of the assigned departure period, i.e. from 29 May to 3 June, and from 8 to 10 June. During this part of the journey winds usually are best in the 1.5 km and 3 km height layers (Fig. 3). Note also that winds at the highest altitude examined were not the most favourable, a difference from those on the Banc d'Arguin - Wadden Sea trajectory.

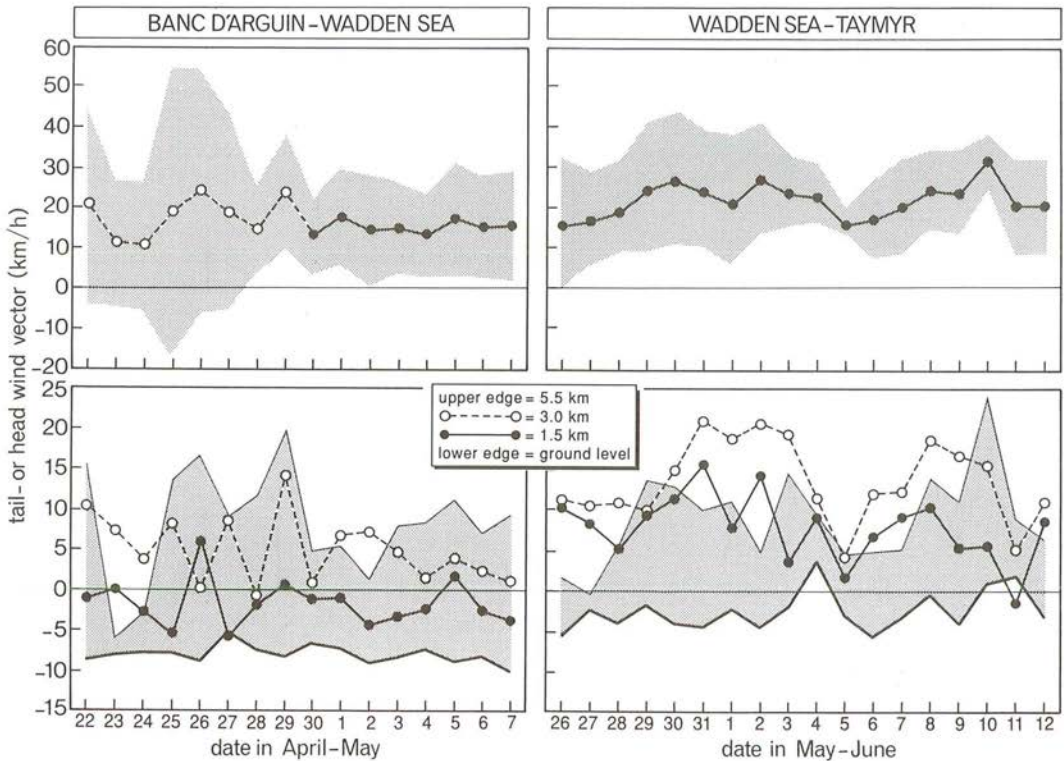


Fig. 3. Seasonal changes in the average winds relative to the birds' movement when migrating from the Banc d'Arguin for the Wadden Sea (left) or from the Wadden Sea for the Taymyr Peninsula (right) at different dates in April-June. The two upper panels give the averages for birds supposedly flying along the optimal height track (the shading enclosing the 95% confidence intervals), and the lower two panels the date specific averages for birds flying at four different but constant altitudes. The averages and confidence limits for the period 22-29 April (open circles in top left panel) are based on four years of data (1984-1987) analysed by Piersma & Jukema (1990). For the remaining starting dates, averages are based on data from 1979-1991 (Banc d'Arguin - Wadden Sea) or 1985-1991 (Wadden Sea - Taymyr).

Variation under vårsäsongen i genomsnittlig mängd medvind och motvind längs vårflyttningvägen mellan Mauritanien och Vadehavet (t.v.) och från Vadehavet till Sibirien (t.v.). De två övre rutorna visar genomsnittliga värden för fåglar som flyger en optimal rutt (de anpassar sin flyghöjd efter den fördelaktigaste vinden). Det skuggade området utgör det 95% konfidensintervallet. De undre rutorna visar värdena för fåglar som håller en och samma flyghöjd (fyra olika höjder är representerade). Värdena för perioden 22-29 april (öppna cirklar i övre vänstra rutan) är baserade på data från 1984-1987 (från Piersma & Jukema 1990). För övriga startdatum är värden beräknade på data från 1979-1991 (Mauritanien - Vadehavet) respektive 1985-1991 (Vadehavet - Taymyr).

Another way of looking at seasonal variability in wind conditions is to examine the interaction between the average value (absolute favourability) and the stochasticity (unpredictability) of the wind vectors. There was a clear tendency for years with the best wind conditions also to show the largest variability in wind vectors among starting dates (largest standard deviations; Fig. 4). Therefore, bad years are seasonally consistently bad years, but good years are not seasonally consistently good years.

Discussion

The analytical problem of fixed flight speeds

For practical reasons we have had to assume that, whatever the tailwinds or headwinds were like during the trips, the birds migrated with a constant groundspeed of 65 km/h, and the readings on the weather maps were taken accordingly. In cases where birds would experience a severe wind effect, e.g. strong tailwinds, this could lead them to 'overtake' the normal scheme,

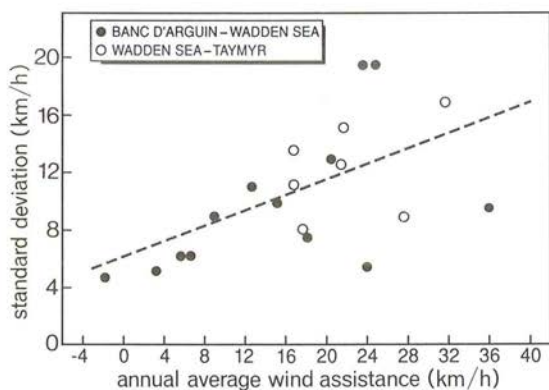


Fig. 4. Variability in the average wind vector experienced by birds flying along the optimal height track from the Banc d'Arguin to the Wadden Sea (closed dots, values from Table 1), and from the Wadden Sea to Taymyr (open circles, values from Table 2). The relationship through all data points (broken line) is given by the regression $Y=6.1+0.27 \cdot X$ ($r^2=0.32$, $p<0.05$), and through the data points for Banc d'Arguin-Wadden Sea only, by $Y=5.9+0.26 \cdot X$ ($r^2=0.31$, $p<0.05$).

Sambandet mellan årlig genomsnittlig med- (eller mot) vindsvektor och standardavvikelsen samma år för fåglar som flyger den optimala flygrutten mellan Mauritanien och Vadehavet (fyllda cirklar, data från Tabell 1), och från Vadehavet till Taymyr (Öppna cirklar, data från Tabell 2). Sambandet mellan samtliga punkter (streckad linje) beskrivs bäst som $Y=6,1+0,27 \cdot X$ ($r^2=0,32$, $p<0,05$). Enbart för sträckan Mauritanien - Vadehavet är sambandet $Y=5,9+0,26 \cdot X$ ($r^2=0,31$, $p<0,05$).

and in reality be flying on the next departure day's scheme. This would not matter if wind conditions on successive days were correlated, but it would be a problem when birds fly in rapidly moving weather systems and conditions on successive days would not correlate at all. It is therefore nice to see that the *en route* wind conditions for successive departure days were strongly correlated (Fig. 5), both for the flight between Banc d'Arguin and Wadden Sea ($r=0.68$, $n=123$, $p<0.001$; 85% of wind vectors on successive days are within 15 km/h of each other) and for the Wadden Sea-Taymyr trajectory ($r=0.60$, $n=119$, $p<0.001$; 82%).

Jet streams?

Winds tend to get stronger with increasing altitude. Indeed, as we have seen above, waders on the move between West Africa and Europe can get more wind assistance the higher they fly. So what made us stop analysing winds at an altitude of c. 5.5 km when some bird species, including waders, are known to be able to fly at altitudes up to about 10 km (Alerstam 1981)? This

would get us close to the altitudes of the jet streams (10-12 km), the well known predictable large-scale winds which are used by the commercial jet-engined airliners. The reason is that using such high-altitude streams is only profitable within the realm of fast (900-1100 km/h) and large (350,000 kg) bodies like Boeing 747 Jumbo-Jets. With a flight speed of only about 60 km/h, winds of 100-300 km/h would easily blow a wader off course, and there would be nothing that it could do about it but descend. Even at altitudes of only 5.5 km, the strong winds would make it impossible to remain on course on 10-30% of the days examined (Fig. 2). Unless the winds are in exactly the right direction, higher altitude winds and jet streams are not suitable carriers for migrating waterbirds.

Fixed routes, wind-drift and the real world

An exercise such as this would not have been possible without making two more rather drastic and linked assumptions: 1) that birds fly along fixed flight routes and therefore 2) show complete compensation for wind-drift. In reality, the only available data on some of the species examined here have shown that birds leaving the Banc d'Arguin allow themselves to be wind-drifted, at least initially (Piersma et al. 1990a). The average wind-drift incurred along the northwest African coast is, however, to the east. This would be compensated for by the rather westerly orientation of the birds, which would, as a result, predict that the waders would closely follow the great circle route.

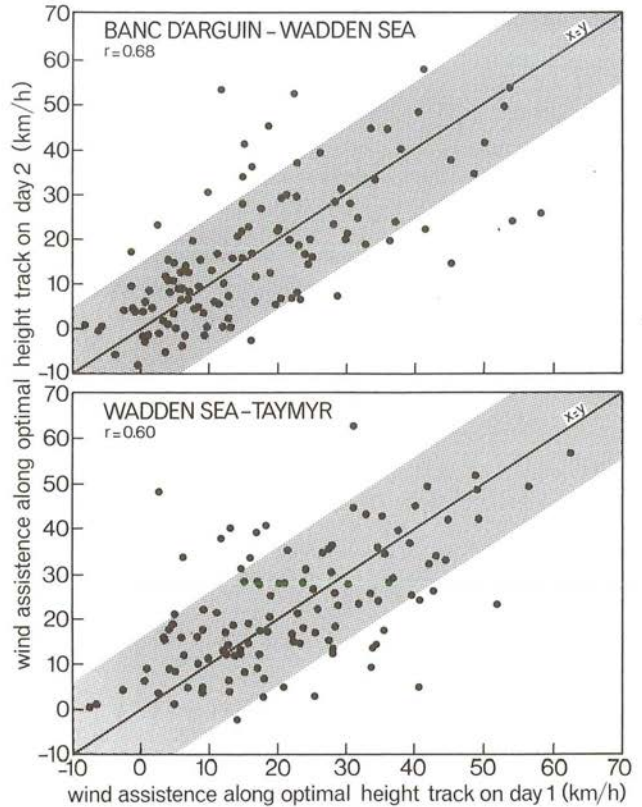
Alerstam (1979b) predicted that, to save travel time, migrating birds facing variable winds should allow themselves to be wind-drifted during the first part of a long journey but should increasingly correct for wind-drift as they approach their destination. Another series of theoretical arguments, developed by Alerstam (1979a) for a typical long distance flight situation, suggests that migrants should initially allow themselves to be partially drifted by strong winds at high altitudes and subsequently correct for the displacement at low altitude under relatively weaker winds. On the basis of the occurrence of favourable winds we predict a corresponding flight height scenario: that in the course of each leg of the journey from West Africa to Siberia, birds would on average profit from decreasing their flight height since the winds tend to get better at lower altitudes (Fig. 2).

Altitudinal sampling of winds?

Our birds would only be able to travel along the optimal track if they could continuously choose the flight altitude with the best wind conditions. This implies that birds should be able to judge wind speed and direction while aloft, and also that they should regularly make the relevant comparisons between altitudes, either by trying out the winds themselves (Alerstam 1985) or, possibly, by judging the height and movements of clouds below

Fig. 5. The level of wind assistance along the optimal height track on day 1 is a fair predictor of the level of wind assistance on day 2, both for the Banc d'Arguin-Wadden Sea trajectory (top) as for the Wadden Sea-Taymyr trajectory (bottom). Data for all available pairs of starting dates were assembled (see Tables 1 and 2 for details).

Vindassistensen längs den optimala flygrutten för en given dag (Day 1) är en god prediktor för vindassistensen påföljande dag (Day 2). Detta gäller både för sträckorna Mauritanien - Vadehavet (övre rutan) och Vadehavet - Taymyr (undre rutan). Samtliga möjliga par av dagar har plockats med i analysen.



or above them. The correspondence between relatively good wind conditions and flight height, as demonstrated in radar studies by e.g. Bruderer (1971), Steidinger (1972), Richardson (1976, 1979) and Alerstam (1985), suggests that many species have the warranted abilities.

Responses to seasonal variation

If birds were able to successfully assess the wind conditions *en route*, or even predict such wind conditions for the nearest future, we would expect them to choose the best (or at least a very good) day for departure. In this case it is not the average of wind conditions over a long period that is interesting, but the wind condition on the best day. One 'good' day out of 14 'bad' would then potentially be enough to make it into a good season. It was shown above that good seasons usually offer variable conditions (Fig. 4) or, in other words, a few very good days among a lot of mediocre departure days. However, waders leaving the Banc d'Arguin in spring did not even choose their departure dates with respect to the local wind conditions at ground level (Piersma et al.

1990b), let alone over the entire trajectory and at greater heights. This suggests that our birds may lack the capability to choose the best day with respect to the wind conditions likely to be encountered during the ensuing 4000-5000 km long flight. The strict seasonal time and travel schedules of many long-distance migrants also argues against taking the outlined analytical problem too seriously. More empirical research is required to address this problem.

West Africa - Siberia: a bipolar wind axis for fast flights?

Piersma et al. (1991) suggested that Knots of the *canutus* subspecies migrating between West Africa and Siberia would almost always be able to find favourable winds at certain altitudes, in view of the predominant wind flow patterns along the northern edge of the Eurasian continent (Lamb 1972). The present analysis shows that the winds along both legs of the Afro-Siberian journey can be favourable if birds are able to find the best flight altitude (usually at a considerable

height). The second leg of the journey, when birds fly to the breeding grounds (Wadden Sea - Taymyr), provides more consistently good winds than the Banc d'Arguin - Wadden Sea leg. This is fortunate, since it is the flight before arrival on the breeding grounds that ultimately determines the level of nutrient and energy reserves still available for reproductive purposes (e.g. Piersma 1987, Davidson & Evans 1988, Ebbinge & Spaans 1992).

Are yearly wind differences correlated with wader occurrence?

The hypotheses generated by the work on Bar-tailed Godwits and Knots suggest rather constrained travel budgets and a certain reliance on favourable tailwinds *en route*. If these hypotheses are correct, we would expect that the considerable yearly variation in the availability of favourable winds, especially for the Banc d'Arguin - Wadden Sea part of the journey, would correlate with the use of stopover sites. In unfavourable springs, waders originating from the Banc d'Arguin would be predicted to arrive either late or lean, or both, in the Wadden Sea. Dick et al. (1987) suggested that the light-weight Knots that stage along the Atlantic coast of France in some years were using this region as an 'emergency' site. Subsequent work in 1985-1988 (D. Bredin pers.comm.; Piersma et al. 1987 and in prep.) has indeed shown that in years of favourable winds *en route* (1986, 1987) much smaller numbers of *canutus* Knots use the French coast than in years with little potential wind assistance, such as in 1979 and 1985. (We have no French data from 1991.) Further comparative data from the field are eagerly awaited.

Current limitations to the outlined analytical practice

The sheer amount of desk work required, combined with the limitations of our available time, has severely constrained the number of seasons and dates which we have been able to analyse. Appropriate programmes and the availability of high-powered computer time might eventually allow a computerised analysis of winds as they affect migrants flying with different speeds along different routes in different seasons and years, on the basis of the original meteorological data sets available on the Cray- computer of the European Meteorological Centre in Reading, U.K. (see e.g. de Boer & Reiff 1987). All this requires considerable investments in terms of time and money. We hope that the present analysis has indicated the scope and promise of such work, and will help to pave the way to more, and perhaps fully computerised, meteorological explorations!

Acknowledgements

C. den Hartog and C. Swennen made it possible for SvdS to spend time on this subject in the framework of his biology study at the University of Nijmegen. TP thanks Thomas Alerstam for helping him to overcome the 'meteo- threshold' a couple of years ago. Dick Visser eventually managed to draw the figures. We thank Hugh Boyd, Nick Davidson, Leo Otto, Gudmundur A. Gudmundsson, Jan Beukema, Thomas Alerstam and Åke Lindström for all their important suggestions and criticisms.

References

Alerstam, T. 1979a. Optimal use of wind by migrating birds: combined drift and overcompensation. *J. theor. Biol.* 79: 341-353.
 Alerstam, T. 1979b. Wind as selective agent in bird migration. *Ornis Scand.* 10: 76-93.
 Alerstam, T. 1981. The course and timing of bird migration. Pp 9-54 in *Animal migration* (Aidley, D.J. ed). Cambridge University Press, Cambridge.
 Alerstam, T. 1985. Strategies of migratory flight, illustrated by Arctic and Common Terns, *Sterna paradisaea* and *Sterna hirundo*. Pp 580-603 in *Migration: mechanisms and adaptive significance* (Rankin, M.A., ed.). Contr. Mar. Sci., Supplement.
 Alerstam, T. 1990. Ecological causes and consequences of bird orientation. *Experientia* 46: 405-415.
 Alerstam, T., Hjort, C., Högstedt, G., Jönsson, P.E., Karlsson, J. & Larsson, B. 1986. Spring migration of birds across the Greenland inland ice. *Meddr. Grønland, Biosci.* 21: 3-38.
 Blomqvist, S. & Lindström, Å. 1992. Routes of spring migrant Siberian and Nearctic Knots *Calidris canutus* diverge over Sweden. *Wader Study Group Bull.* 64, *Suppl.*: 91-94.
 Boer, J.H. de & Reiff, J. 1987. *Het voorspellen van trekroutes van sprinkhanenzwermen met hulp van trajectorienmodellen: een oriëntatie-studie*. Technische Rapporten TR-99, KNMI, De Bilt. (In Dutch)
 Boyd, H. 1991. Global warming and waterfowl. *IWRB News* 6: 8-9.
 Boyd, H. 1992. Arctic summer conditions and British Knot numbers: an exploratory analysis. *Wader Study Group Bull.* 64, *Suppl.*: 144-152.
 Bruderer, B. 1971. Radarbeobachtungen über den Frühlingzug im Schweizerischen Mittelland. *Orn. Beob.* 68: 89-158.
 Davidson, N.C. & Evans, P.R. 1988. Pre-breeding accumulation of fat and muscle protein by arctic breeding shorebirds. *Acta XIX Congr. Int. Ornithol. (Ottawa)*: 342-352.
 Dick, W.J.A., Piersma, T. & Prokosch, P. 1987. Spring migration of the Siberian Knots *Calidris canutus canutus*: results of a co-operative Wader Study Group project. *Ornis Scand.* 18: 5-16.
 Ebbinge, B.S. 1989. A multifactorial explanation for variation in breeding performance of Brent Geese *Branta bernicla*. *Ibis* 131: 196-204.
 Ebbinge, B.S. & Spaans, B. 1992. The importance of body-reserves accumulated in spring staging areas in the temperate zone for breeding of Dark-bellied Brent Geese *Branta b. bernicla* in the High Arctic. *Ardea*: in press.

- Elkins, N. 1983. *Weather and bird behaviour*. Poyser, Calton.
- Gauthreaux, S.A., Jr. 1991. The flight behavior of migrating birds in changing wind fields: radar and visual analyses. *Amer. Zool.* 31: 187-204.
- Gudmundsson, G.A., Lindström, Å. & Alerstam, T. 1991. Optimal fat loads and long distance flights by migrating Knots *Calidris canutus*, Sanderlings *C. alba* and Turnstones *Arenaria interpres*. *Ibis* 133: 140-152.
- Lamb, H.H. 1972. *Climate: present, past and future, I: Fundamentals and climate now*. Methuen, London.
- Metcalf, J.D., Arnold, G.P. & Webb, P.W. 1990. The energetics of migration by selective tidal stream transport: an analysis for plaice tracked in the southern North Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 70: 149-162
- Noer, H. 1979. Speeds of migrating waders Charadriidae. *Dansk orn. Foren. Tidsskr.* 73: 215-224.
- Piersma, T. 1987. Hop, skip or jump? Constraints on migration of arctic waders by feeding, fattening, and flight speed. *Limosa* 60: 185-191. (In Dutch with English summary)
- Piersma, T., Bredin, D. & Prokosch, P. 1987. Continuing mysteries of the spring migration of Siberian Knots: a progress note. *Wader Study Group Bull.* 49: 9-10.
- Piersma, T. & Bruggemann, J.H. 1988. Flight trajectories of waders leaving the Banc d'Arguin in spring. *Wader Study Group Bull.* 54: 8.
- Piersma, T. & Jukema, J. 1990. Budgeting the flight of a long-distance migrant: changes in nutrient reserve levels of Bar-tailed Godwits at successive spring staging sites. *Ardea* 78: 315-337.
- Piersma, T., Zwarts, L. & Bruggemann, J.H. 1990a. Behavioural aspects of the departure of waders before long-distance flights: flocking, vocalizations, flight paths and diurnal timing. *Ardea* 78: 157-184.
- Piersma, T., Klaassen, M., Bruggemann, J.H., Blomert, A.-M., Gueye, A., Ntiamao-Baidu, Y. & van Brederode, N.E. 1990b. Seasonal timing of the spring migration of waders from the Banc d'Arguin, Mauritania. *Ardea* 79: 123-134.
- Piersma, T., Drent, R. & Wiersma, P. 1991. Temperate versus tropical wintering in the world's northernmost breeder, the Knot: metabolic scope and resource levels restrict subspecific options. *Acta XX Congr. Int. Ornithol. (Christchurch)*: 761-772.
- Richardson, W.J. 1976. Autumn migration over Puerto Rico and the western Atlantic: a radar study. *Ibis* 118: 309-322.
- Richardson, W.J. 1978. Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review. *Oikos* 30: 224-272.
- Richardson, W.J. 1979. Southeastward shorebird migration over Nova Scotia and New Brunswick in autumn: a radar study. *Can. J. Zool.* 57: 107-124.
- Richardson, W.J. 1990a. Timing of bird migration in relation to weather: updated review. Pp 78-101 in *Bird migration: physiology and ecophysiology* (Gwinner, E., ed.). Springer-Verlag, Berlin.
- Richardson, W.J. 1990b. Wind orientation of migrating birds: a review. *Experientia* 46: 416-424.
- Steidinger, P. 1972. Der Einfluss des Windes auf die Richtung des nächtlichen Vogelzuges. *Orn. Beob.* 69: 20-39.
- Stoddard, P.K., Marsden, J.E. & Williams, T.C. 1983. Computer simulation of autumnal bird migration over the western North Atlantic. *Anim. Behav.* 31: 173-180.
- Thomas, D.G. 1970. Wader migration across Australia. *Emu* 70: 145-154.
- Weih, D. 1978. Tidal stream transport as an efficient method for migration. *Journal du Conseil* 38: 92-99.
- Zwarts, L., Ens, B.J., Kersten, M. & Piersma, T. 1990. Moulting mass and flight range of waders ready to take off for long-distance migrations. *Ardea* 78: 339-364.

Sammanfattning

Vindarnas mönster och deras förutsägbarhet för vadare och gäss på vårflyttning från Västafrika och Vadehavet till Sibirien.

Vi har analyserat publicerade vinduppgifter från perioden 1979-1991 för att studera vilka möjligheter vadare och gäss har att utnyttja medvind under flyttningen. Vi undersökte vindförhållandena på olika höjd (från marknivån till 5,5 km höjd) för flygningar från Banc d'Arguin (Mauritanien, Västafrika) till Vadehavet (södra Nordsjön) i slutet på april och i början på maj, samt för sträckan mellan Vadehavet och Taymyrhälvön (Sibirien) i slutet på maj och början av juni (Fig. 1). Vi har antagit att fåglarna flyger med en konstant hastighet (mot lufthavet) av 57 km/h och att de flyger en storkrullrut från Mauritanien till Vadehavet och med konstant kompassriktning från Vadehavet till Sibirien.

Vinduppgifterna utlästes från den dagligt utkommande *European Meteorological Bulletin* (från Deutscher Wetterdienst i Offenbach, Tyskland) som innehåller synoptiska väderdata från jordklotets norra hemisfär. Från vindkartorna kan man för en gång per dygn (kl. 00.00 GMT) utläsa lufttryck (isobar), vindhastighet och -riktning vid marknivån, samt vid höjder av ungefär 1,5 km, 3 km och 5,5 km. För en hypotetisk fågel som flyger längs de beskrivna rutterna med en konstant hastighet (relativt marken) av 65 km/h, utlästes vindhastighet och -riktning från vindkartorna vid 13 olika stationer (Fig. 1). Med- och motvindsvektorer beräknades utifrån fågelns och vindens vektorer (Fig. 1). Eftersom vindförhållandena under två på varandra följande dagar är starkt korrelerade med varandra, längs bägge delarna av flygresan mellan Afrika och Sibirien (Fig. 5), går det att använda ett konstant flygschema utan att få något systematiskt fel.

Mellan Västafrika och Vadehavet är det vanligtvis fördelaktigt att flyga högt. Fåglar som klarar att växla flyghöjd och på så sätt kan utnyttja de fördelaktigaste vindarna ("optimal flygrutt") kan åtnjuta en genomsnittlig medvind på 15 km/h (medelvärde av årliga medelvärden, Tabell 1). Det var dock stor variation mellan åren med genomsnittliga medvindar längs den optimala flygrutten på 36 km/h det bästa året (1991) och motvind på 2 km/h under det sämsta året (1983). Den bästa höjden att flyga på var högre längs Västafrikas kust än över Europa (Fig. 2). Det fanns inga förutsägbara

trender i vindförhållanden under säsongen (Fig.3), men "dåliga" år var dåliga hela säsongen (Fig.4). Mellan Vadehavet och Taymyrhalvön var vindförhållandena normalt fördelaktigare än mellan Västafrika och Vadehavet (genomsnittlig medvindsfaktor längs den optimala flygrutten var över åren 21 km/h, Tabell 2), med de mest fördelaktiga vindarna på intermediära höjder (1,5-3 km, Fig.2 och 3). Vindförhållandena varierade mindre mellan åren på sträckan Vadehavet och Taymyr, än på första delen av resan.

Genom att flytta på de fördelaktigaste höjderna kan flyttande vadare och gäss få avsevärd assistans av vinden. Risken att bli blåst ur kurs ökar med ökad flyghöjd. Av den anledningen kan inte långsamt flygande fåglar, i motsats till flygplan, utnyttja de jetströmmar som finns på mycket hög höjd. Hela reso-

nemanget i denna uppsats bygger på antagandet att fåglarna kan känna av vindarna på olika altituder och anpassa sin flygrutt efter dessa förhållanden. Fåglarnas möjligheter att göra så diskuteras. Ett konkret stöd för att de klarar av detta är att kustsnäppor på flyttning mellan Västafrika och Vadehavet under säsonger med mycket motvind ofta avbryter sin flyttning och utnyttjar en extra rastplats vid den franska Atlantkusten.

Då arbetet med att extrahera vinduppgifter är oerhört tidskrävande har vi varit tvungna att begränsa antalet säsonger i analysen. Vi hoppas dock ha visat potentialen för hur liknande analyser kan lära oss mer om hur fåglarnas flyttning kan påverkas av, och anpassas efter, rådande vindförhållanden. Större datakraft och bättre program kommer i framtiden att möjliggöra analyser på en mer detaljerad nivå.

The importance of mires as breeding habitat for wetland birds in Sweden

BJÖRN L. ARVIDSSON, ULF BOSTRÖM, BÖRJE DAHLÉN, ADJAN DE JONG, ULF KOLMODIN & SVEN G. NILSSON

Abstract

During the last 15 years the bird fauna was censused on 2250 km² of mires, which is 10-15% of the estimated total area of larger, treeless mires (>0.5 km²) in Sweden. The total number of bird species breeding on mires increases from 25 in the most southern region (Götaland) to 43 in the most northern region (N. Norrland), but more of the northern species breed at very low densities. Among taxonomic groups, species richness of wildfowl and shorebirds increases with latitude while that of passerines shows no clear trend. One possible explanation for the increased species diversity towards the north may be that northern mires generally have a more complex habitat structure, making more niches available. There was no general geographic pattern in the population density of different species. Wildfowl, birds of prey (including owls) and shorebirds (including the Crane) breed at higher densities in the north while passerines have lower densities. One reason for the higher breeding densities of wildfowl and shorebirds in the north is that mires there to a larger extent consist of fens than do mires in the south. Also, a lower nest predation in the north is a probable

reason. Combining all species there was no trend in breeding density. Calculations of population sizes show that 25% of the 44 species recorded have breeding populations of more than 10 000 pairs while 25% have less than 1 000 pairs on mires. Estimates of population sizes in Sweden as a whole for all species breeding on mires show that 11 species have more than 50%, and four have more than 75% of their total Swedish population on mires. These species are especially interesting from a conservation point of view since they may be used as indicators of valuable mires.

Björn L. Arvidsson, Dept. of Zoology, Medicinargatan 18, S-413 90 Göteborg, Sweden
Ulf Boström, Lars Samuelsgatan, S-941 39 Piteå, Sweden
Börje Dahlén, Strandvägen 6, S-782 00 Malung, Sweden
Adjan de Jong, PL 20465, S-905 90 Umeå, Sweden
Ulf Kolmodin, Eriksgatan 5, S-774 31 Avesta, Sweden
Sven G. Nilsson, Dept. of Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden

Introduction

The number of species generally decreases with higher latitude (e.g. Fisher 1960). Several hypotheses for this decrease in species richness have been suggested (Stevens 1989). Contrary to this, species richness, as well as the density of birds, increased towards the north on mires in Finland (Järvinen & Sammallahti 1976) and the same pattern was found for most taxonomic groups on raised bogs in Sweden (Boström & Nilsson 1983).

Peatlands are a typical element of the natural environment in Sweden and cover about 12% of the total land area (SCB 1987). With increasing oil prices in the mid-seventies the interest in using peat as an energy source was renewed and large scale exploitation plans were put forward (Boström 1978). As a consequence, an

extensive mire bird census program was started in Sweden (Boström et al. 1984). The bird community of most larger mires in the south and middle parts of Sweden has now been censused while many of the mires in the north still remain to be surveyed.

The main purpose of the census program was to find the most valuable mires from a conservation point of view. Since it was obvious already from the start that a survey of the bird fauna of all larger mires in Sweden was an unrealistic goal, the work was directed at finding indicator species revealing valuable mires. Good candidates for this purpose would be relatively rare species with a large proportion of their total national breeding population on mires.

During the last fifty years the number and area of grazed shore meadows have been heavily reduced in Sweden (Gerell 1988) while during the same time peatlands have been less affected by human activities. Since many of the breeding bird species on mires also breed on wet meadows the relative importance of mires as a breeding habitat for wetland birds has increased during this time.

In this paper we describe regional trends in species richness and population densities, and estimate population sizes of different bird species breeding on mires. In order to assess the relative importance of mires as a breeding habitat for wetland birds we also estimated the total Swedish population sizes for all species breeding on mires.

The scientific names of the bird species are given in Table 1.

Material and methods

Study area

This paper is based on census results from 1522 mires, with a total area of 2250 km², distributed throughout Sweden (Fig. 1). All censuses were carried out between 1974 and 1987. Mires were selected on topographic maps and only those with symbols indicating openness were included. Primarily only larger mires (≥ 0.5 km²) were selected for censuses but some smaller mires were also surveyed. In order to evaluate regional trends, Sweden was divided into four regions (Fig. 1)

Several types of mire can be distinguished in Sweden (Du Rietz 1949, Mörnjö 1971). In the regions of Götaland, Svealand and along the east coast of Norrland mires are mainly of the open raised type. The vegetation of these bogs is characterized by a uniformly repeated mosaic of hollow and hummock communities. Water supply comes solely from precipitation. Most mires have been influenced by human activities in the past and some have scattered pines *Pinus silvestris*. Some mires have small pools and most are surrounded by a narrow band of fens (called laggs), but in Götaland this is often drained.

Mires in the western part of Norrland (both southern and northern parts), below the alpine zone, are very different and normally consist of a mixture of bogs and fens (aapa and palsa mires). The vegetation structure is similar to that of bogs (including the laggs) in south Sweden, but the proportion of fens is larger and therefore these mires are generally wetter and thus more suitable for breeding waterbirds (Kolmodin & Nilsson 1982).

Species richness, as well as density, on small mires (<0.5 km²) are low (Boström & Nilsson 1983, Nilsson 1986). Of the total peatland area a large proportion consists of such small mires (Table 1, Boström et al. 1984). Among the larger mires some are unimportant

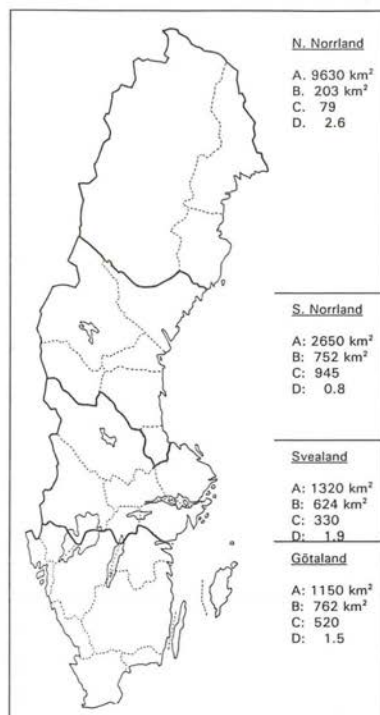


Fig. 1. The different Swedish regions used in this paper with information on A: total area of large (>0.5 km²), open mire, B: total area of censused mire, C: number of mires, D: mean size of censused mires. Dashed lines delimit different provinces.

Olika regioner använda i den här uppsatsen med uppgifter om A: arealen större, öppen myr, B: totalareal inventerad myr, C: antal inventerade myrar, D: medelstorlek av inventerade myrar. Streckade linjer avgränsar landskap.

for wetland birds simply because they have been destroyed by human activities and now have a dense tree layer (> 10 trees per 0.01 km²), usually pines. Unfortunately there is no exact measure of the area of forested large mires but some estimates can be made. In the region of Götaland about two thirds of the total area of large open mire have been censused. From this we can estimate that about 40% of the larger mires are forested. In the region of North Norrland about 10% of the mires are forested (Stenpil 1982). In the regions of Svealand and South Norrland it is more difficult to make an estimate but mires in these regions are probably less affected by drainage than mires in the region of Götaland (a more densely populated area) but more than in the region of North Norrland. Assuming that the

Table 1. Estimated population density (pairs/100 km²) and census efficiency of different bird species breeding on mires in Sweden. C.E. = Census efficiency.

Populationstäthet (par/100 km²) och uppskattad inventeringseffektivitet för olika fågelarter på myrar i Sverige. C.E. = Inventeringseffektivitet.

	Götaland	Svealand	S. Norrland	N. Norrland	C. E.
Peatland area Myrareal (km ²)	3500	7400	11900	27400	%
Area > 50 ha (km ²)	1880	1680	3100	10770	
Red-throated Diver <i>Gavia stellata</i>	< 1	11	6	2	70
Slavonian Grebe <i>Podiceps auritus</i>	-	< 1	2	1	70
Whooper Swan <i>Cygnus cygnus</i>	< 1	< 1	2	1	75
Bean Goose <i>Anser fabalis</i>	-	< 1	1	2	30
Wigeon <i>Anas penelope</i>	-	2	7	13	30
Teal <i>A. crecca</i>	13	25	30	27	30
Mallard <i>A. platyrhynchos</i>	23	32	24	21	30
Pintail <i>A. acuta</i>	-	-	< 1	1	30
Tufted Duck <i>Aythya fuligula</i>	< 1	4	9	11	30
Scaup <i>A. marila</i>	-	< 1	2	3	30
Long-tailed Duck <i>Clangula hyemalis</i>	-	< 1	1	2	30
Common Scoter <i>Melanitta nigra</i>	-	< 1	1	2	30
Velvet Scoter <i>M. fusca</i>	-	1	4	6	30
Goldeneye <i>Bucephala clangula</i>	9	32	17	22	30
Hen Harrier <i>Circus cyaneus</i>	-	-	< 1	4	50
Osprey <i>Pandion haliaetus</i>	3	4	4	1	75
Crane <i>Grus grus</i>	10	30	21	18	65
Golden Plover <i>Pluvialis apricaria</i>	154	86	61	51	70
Lapwing <i>Vanellus vanellus</i>	46	80	57	50	85
Temminck's Stint <i>Calidris temminckii</i>	-	-	< 1	1	45
Dunlin <i>C. alpina</i>	-	-	3	9	45
Broad-billed Sandpiper <i>Limicola falcinellus</i>	-	< 1	4	16	45
Ruff <i>Philomachus pugnax</i>	< 1	< 1	31	135	65
Jack Snipe <i>Lymnocyptes minimus</i>	-	< 1	1	11	45
Snipe <i>Gallinago gallinago</i>	52	49	84	106	45
Whimbrel <i>Numenius phaeopus</i>	< 1	13	37	42	85
Curlew <i>N. arquata</i>	43	40	20	42	75
Spotted Redshank <i>Tringa erythropus</i>	-	-	-	24	65
Redshank <i>T. totanus</i>	4	< 1	7	4	65
Greenshank <i>T. nebularia</i>	-	48	58	83	75
Green Sandpiper <i>T. ochropus</i>	24	20	15	< 1	45
Wood Sandpiper <i>T. glareola</i>	32	139	158	230	65
Red-necked Phalarope <i>Phalaropus lobatus</i>	-	< 1	14	13	45
Black-headed Gull <i>Larus ridibundus</i>	23	53	26	29	60
Common Gull <i>L. canus</i>	25	45	27	5	60
Arctic Tern <i>Sterna paradisaea</i>	-	< 1	7	8	60
Short-eared Owl <i>Asio flammeus</i>	-	< 1	3	6	30
Skylark <i>Alauda arvensis</i>	50	59	22	-	50
Meadow Pipit <i>Anthus pratensis</i>	744	226	224	137	50
Yellow Wagtail <i>Motacilla flava</i>	50	267	317	300	50
Whinchat <i>Saxicola rubetra</i>	246	87	111	13	50
Sedge Warbler <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	-	< 1	< 1	3	50
Great Grey Shrike <i>Lanius excubitor</i>	< 1	3	4	4	50
Reed Bunting <i>Emberiza schoeniclus</i>	17	42	60	117	50

proportion of larger forested mires is somewhere between these proportions, and is related to the degree of urbanization, a crude estimate is that about 20% of mires in Svealand and 15% in South Norrland are forested.

From the assumptions made above and the fact that some smaller mires also have been surveyed, about 10-15% of the total area of larger open mires in Sweden have been censused, but the variation is large between the regions. In Götaland about 66% have been censused

whereas in North Norrland the same figure is only 2%, something that may affect our estimates of population densities.

There is also a difference in the mean size of censused mires between regions, from 0.9 km² in Svealand to 2.6 km² in North Norrland (Fig. 1).

Census method

The mires were visited once (in a few cases twice) during the first two weeks in June (southern regions) or from mid June to the first week of July (northern regions). Censuses were only conducted in the morning and under good weather conditions. Mires were normally censused along parallel lines, 100-150 m apart, and walking speed was low: 0.1 km² being censused per about 15 min. A more thorough description of the method used can be found in Boström & Nilsson (1983). Observations of birds were recorded according to the mapping method (Svensson 1975).

Census efficiency

The total density of ducks on mires in south Sweden has been estimated at 0.5-1.0 pairs per km² (Nilsson 1977) but only 0.2 pairs per km² were found during censuses in the same area (Boström & Nilsson 1983) indicating a census efficiency of 20-40%. In this paper we have used 30% for all ducks and for Bean Goose (very secretive on the breeding grounds, see Eriksson & Henricsson 1990). Census efficiency for Crane has been estimated at 65% (Bylin 1980) and for Red-throated Diver at 70% (Boström & Nilsson 1983). The latter estimate was also used for Slavonian Grebe. Whooper Swan and Osprey are also quite easily discovered; we have used a census efficiency of 75% in this paper. For Hen Harrier and Short-eared Owl no figures on census efficiency are available; we have used 50% for Hen Harrier and 30% for the somewhat more difficult Short-eared Owl.

For seven species of shorebirds we have used census efficiencies reported earlier (Kolmodin et al. 1987); for other shorebirds, where no census efficiencies are available, we have assumed that census efficiency for Temminck's Stint, Dunlin, Broad-billed Sandpiper, Jack Snipe, Green Sandpiper and Red-necked Phalarope are equal to that of the Snipe (45%), that census efficiency for Ruff, Spotted Redshank and Redshank equals that of the Wood Sandpiper (65%).

Census efficiency for gulls and terns was estimated at 60% (Svensson 1978) and for passerines at 50% (Kolmodin et al. 1987). All census efficiencies used in this paper are reported in Table 1.

Calculations

Calculations were primarily made on a provincial level (see Fig. 1). Population densities (P) in different regions are weighted mean values from these calculations and were made in the following way:

$$P = N_c / E * A_c;$$

where N_c is the censused number of pairs, E is the census efficiency as a proportion of one and A_c is the area of censused mires. The population sizes (N) in the different regions are the sum from the provinces in each region:

$$N = P * A;$$

where A is the total area of large open mires in the province.

Our estimates of population sizes on a national level are mainly based on provincial surveys and estimates (SOF 1990, unpubl.) and for a few species on nationwide censuses (see Table 2). These estimates differ considerably for many species from earlier estimates (Ulfstrand & Högstedt 1975, Andersson & Staav 1980).

For waterbirds in northern Sweden we have used the estimates of Haapanen & Nilsson (1979), while for southern Sweden we have based our estimates on provincial censuses (SOF 1990).

The population sizes of Crane in provinces in south Sweden are well known from censuses. In north Sweden the density is about 0.009 pairs/km² outside mires (Forslund unpubl.). Our estimates of population sizes of shorebirds in the alpine zone are based on surveys in the Ammarnäs region (Svensson et al. 1984), assuming this to be a representative area of the alpine zone. For many shorebird species there are also provincial surveys which could be used in our estimates (see SOF 1990).

The population size of the Hen Harrier was estimated by Nilsson (1981), while that of the Osprey is based on provincial estimates (Ahlgren unpubl.). For the Short-eared Owl we have assumed the population size to be twice that found on mires (pers. obs.).

The population size of the Black-headed Gull was earlier estimated at 270 000 pairs (Fredriksson 1979) but has since then decreased considerably (SOF 1990). The same applies to the Slavonian Grebe for which Regnell's (1981) estimate of 2500 pairs now is too high (SOF 1990). For Common Gull we have used the estimates of Andersson & Staav (1980) and for the Arctic Tern we assumed the population to be smaller than previously estimated (Andersson & Staav 1980) since the number seems to be lower in the alpine zone (unpubl.). Population sizes of passerines have been estimated either from provincial estimates (SOF 1990) or by densities in different habitats (e.g. Karlsson & Kjellén 1988).

Generally the accuracy of these estimates can be assumed to decrease with the abundance of the species

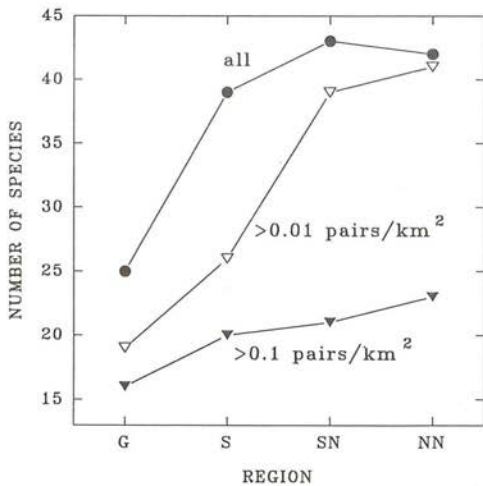


Fig. 2. Species richness, related to population density, on mires in different regions of Sweden.

Artantal, relaterat till populationstäthet, på myrar i olika delar av Sverige.

and the number of different habitats inhabited by the species. A typical example of this is the Green Sandpiper, which apart from breeding on mires also breeds on small wetlands in forests (SOF 1990).

Results

Species richness

The number of breeding species found on mires increases towards the north. If we only consider the most abundant species (i.e. with densities >0.1 pairs per km²) the number increases slowly, from 16 in Götaland to 22 in North Norrland (Fig. 2). If we also include species that are ten times less abundant, species richness increases steeply, from 18 in Götaland to 41 in North Norrland (Fig. 2). The increase in slope indicates that many species breeding in the north have low densities. Taking into account also the rarest species, the increase in species richness between the two southern regions is large, from 25 in Götaland to 40 in Svealand, north of which the number of species only increases slightly (Fig. 2), indicating that many species with a more northerly distribution also can be found in the northern part of Svealand (c.f. Kolmodin & Nilsson 1982).

The increase in species richness at higher latitudes is mainly caused by a large increase in the number of breeding wildfowl species between Götaland and Svealand, and a gradual increase in the number of shorebird species (Fig. 3). The number of passerine species hardly differs between different regions.

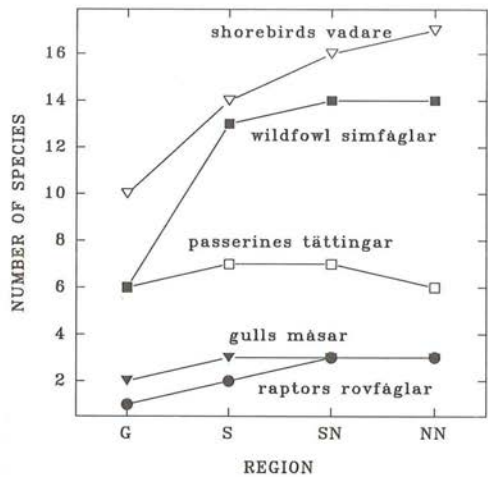


Fig. 3. Species richness of different taxonomic groups on mires in different regions of Sweden.

Artantal för olika taxonomiska grupper på myrar i olika delar av Sverige.

Population densities

The population densities of different species vary regionally but no general trend for all species can be observed (Table 1). The species with the overall highest densities are Meadow Pipit, Yellow Wagtail, Whinchat, Wood Sandpiper and Golden Plover. Many other species have very low densities and on average more than 100 km² of peatland is required in order to find a single breeding pair (Table 1).

The population densities of Golden Plover, Green Sandpiper and Meadow Pipit show a decreasing trend towards the north while the population density of 23 other species increases towards the north (Table 1). Some species like Mallard, Teal, Crane, Lapwing and Curlew do not show any obvious geographical trend in density.

Considering different taxonomic groups, the densities of birds of prey (including the Short-eared Owl), wildfowl and shorebirds (including the Crane) increase towards the north while the densities of passerines decrease (Fig. 4). The density of gulls (including Arctic Tern) increases more than twofold between Götaland and Svealand, thereafter decreases in the north towards the same density as in Götaland (Fig. 4). Taking all species into account, the density seems to be fairly equal in different geographical regions (Fig. 4). However, one should bear in mind that these results are heavily assumption-dependent. If our estimates of census efficiency are altered for species with an uneven geographical distribution the trends reported here may very well be different.

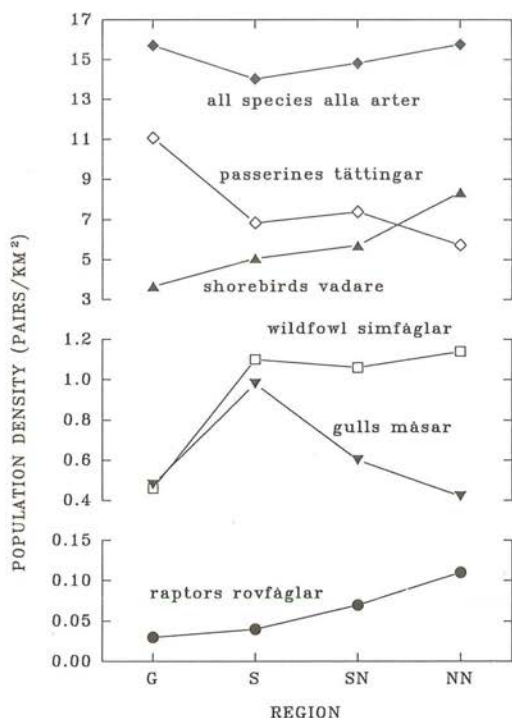


Fig. 4. Population densities of different taxonomic groups on mires in different regions of Sweden.

Populationstätheter för olika taxonomiska grupper på myrar i olika delar av Sverige.

Population sizes on mires

Eleven species (24%) have population sizes of less than 1 000 pairs on mires (Table 2). Most of these species are wildfowl which is not surprising since open water is very limited on many mires. Both the diurnal raptors (Hen Harrier and Osprey) have small populations on mires and both are also quit rare in Sweden as a whole.

Half of the species (22) have populations of 1 000 to 10 000, and 25% (11) have populations of more than 10 000 pairs on mires (Table 2).

Population sizes in Sweden

About one fourth of the species have an estimated population size exceeding 100 000 pairs and 14 species a population size of about 5 000 pairs or less (Table 2). In this last group we find Red-throated Diver, Slavonian Grebe, Bean Goose, Whooper Swan, Pintail, Scaup, Long-tailed Duck, Common Scoter, Hen Harrier, Osprey, Broad-billed Sandpiper, Jack Snipe, Short-

eared Owl and Great Grey Shrike. Most of them are species with a pronounced northern distribution, and some of them are quite common in northern Siberia.

Proportion breeding on mires

From a conservation point of view, species with a considerable proportion of their total national breeding population on mires are especially interesting. Four species, Bean Goose, Broad-billed Sandpiper, Jack Snipe, and Spotted Redshank, have virtually all or a very large fraction of their total Swedish population breeding on mires in the north while a further seven species, Red-throated Diver, Hen Harrier, Crane, Whimbrel, Curlew, Greenshank and Wood Sandpiper, have more than 50% of their total population breeding on mires (Table 2). Most of these species are also quite rare in Sweden as a whole and breed in other types of wetland habitats that also are threatened by various human activities. For most species (24) less than 25% of their total Swedish population is found on mires (Fig. 5).

Discussion

Species richness

The number of species on mires in Sweden increases with latitude, as in Finland (Järvinen & Sammallahti 1976), and contrary to what might be expected (MacArthur 1972). Also in other areas the same pattern is observed when migrating birds are included; whereas if only non-migratory species are included a pattern of decreasing species richness emerges (Stevens 1989). Even if this pattern arises only when migratory birds are included, as in our case where all bird species are migratory, we still have to explain why there are more species breeding in the north. Since there is a strong correlation between mire size and species richness on mires (Kolmodin & Nilsson 1982, Boström & Nilsson 1983), one possible explanation is that surveyed mires on average were larger in the north. However, this explanation does not seem to hold. The average size of surveyed mires in South and North Norrland differs considerably but species richness does not. Furthermore, the species richnesses reported here are not average figures within a region but maximum ones. It would thus probably be enough to census a few large mires in order to obtain the species richnesses reported here. A second and perhaps more plausible explanation is that the structure of mires changes with latitude. The vegetation structure on northern mires is more like a combination of bogs and shore meadows while mires in the south to a large extent consist of bog vegetation only. Species richness on wet meadows in south Scandinavia is higher than on bogs (Larsson 1969, Soikkeli & Salo 1979). The higher vegetation diversity

Table 2. Population size (pairs) on mires, in all Sweden, and proportion on mires.

Populationsstorlek (par) på myrar, i hela Sverige och andel på myrar.

	Götaland	Svealand	Norrland	Total on mires på myrar	Total all Sweden hela Sverige	% on mires på myrar
Red-throated Diver <i>Gavia stellata</i>	15	200	500	720	1300	55
Slavonian Grebe <i>Podiceps auritus</i>	0	10	215	230	1000	24
Whooper Swan <i>Cygnus cygnus</i>	10	10	200	220	500 ¹	44
Bean Goose <i>Anser fabalis</i>	0	20	740	760	760	100
Wigeon <i>Anas penelope</i>	0	90	4800	4900	26000	19
Teal <i>A. crecca</i>	420	1100	11320	12900	50000	26
Mallard <i>A. platyrhynchos</i>	880	1410	8860	11200	125000	9
Pintail <i>A. acuta</i>	0	0	370	370	1000	37
Tufted Duck <i>Aythya fuligula</i>	10	180	4330	4550	35000	13
Scaup <i>A. marila</i>	0	20	1140	1200	4000	30
Long-tailed Duck <i>Clangula hyemalis</i>	0	15	730	750	2000	38
Common Scoter <i>Melanitta nigra</i>	0	20	730	750	3000	25
Velvet Scoter <i>M. fusca</i>	0	50	2380	2350	20000	12
Goldeneye <i>Bucephala clangula</i>	350	1230	8570	10200	60000	17
Hen Harrier <i>Circus cyaneus</i>	0	0	800	800	1500 ²	53
Osprey <i>Pandion haliaetus</i>	50	70	270	400	3000 ³	13
Crane <i>Grus grus</i>	200	1400	7200	8800	12500	70
Golden Plover <i>Pluvialis apricaria</i>	2200	1100	4200	7500	70000 ⁴	11
Lapwing <i>Vanellus vanellus</i>	625	1250	2800	4700	100000	5
Temminck's Stint <i>Calidris temminckii</i>	0	0	250	250	6500	4
Dunlin <i>C. alpina</i>	0	0	2100	2100	51000	4
Broad-billed Sandpiper <i>Limicola falcinellus</i>	0	15	3660	3700	3700	100
Ruff <i>Philomachus pugnax</i>	10	10	23000	23000	57000	40
Jack Snipe <i>Lymnocyrtus minimus</i>	0	15	2410	2500	2500	100
Snipe <i>Gallinago gallinago</i>	1350	1450	27700	31000	150000	21
Whimbrel <i>Numenius phaeopus</i>	10	200	5900	6100	10000	61
Curlew <i>N. arquata</i>	660	700	6100	7500	14600	51
Spotted Redshank <i>Tringa erythropus</i>	0	0	5000	5000	6000	83
Redshank <i>T. totanus</i>	70	10	880	1000	10000	10
Greenshank <i>T. nebularia</i>	0	850	12700	13600	20000	68
Green Sandpiper <i>T. ochropus</i>	700	660	1100	2500	30000	8
Wood Sandpiper <i>T. glareola</i>	570	2830	40500	45000	60000	75
Red-necked Phalarope <i>Phalaropus lobatus</i>	0	20	4100	4100	15000	27
Black-headed Gull <i>Larus ridibundus</i>	450	1170	2150	3800	100000	4
Common Gull <i>L. canus</i>	500	1000	2000	3500	145000 ⁵	2
Arctic Tern <i>Sterna paradisaea</i>	0	10	1600	1600	15000	11
Short-eared Owl <i>Asio flammeus</i>	0	25	2175	2200	5000	44
Skylark <i>Alauda arvensis</i>	1150	1560	1170	3900	2600000 ⁶	1
Meadow Pipit <i>Anthus pratensis</i>	20000	15000	50000	85000	650000	13
Yellow Wagtail <i>Motacilla flava</i>	1150	7050	74600	83000	170000	49
Whinchat <i>Saxicola rubetra</i>	5700	2300	8400	17000	175000	10
Sedge Warbler <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	0	15	625	650	15000	4
Great Grey Shrike <i>Lanius excubitor</i>	5	80	1000	1100	5000	22
Reed Bunting <i>Emiza schoeniclus</i>	400	1100	25700	27500	800000	3

¹Arvidsson 1987, ²Nilsson 1981, ³Ahlgren i brev, ⁴Alexandersson i manus, ⁵Andersson & Staav 1980, ⁶Karlsson & Kjellén 1988

and higher wetness of northern mires may thus imply that more niches are available for birds. It is probable that the wetter mires in the north have a higher habitat diversity and a higher production of invertebrate food

(Boström & Nilsson 1983). Something that can be taken as an indication of this is the fact that the number of wildfowl and shorebird species increases towards the north.

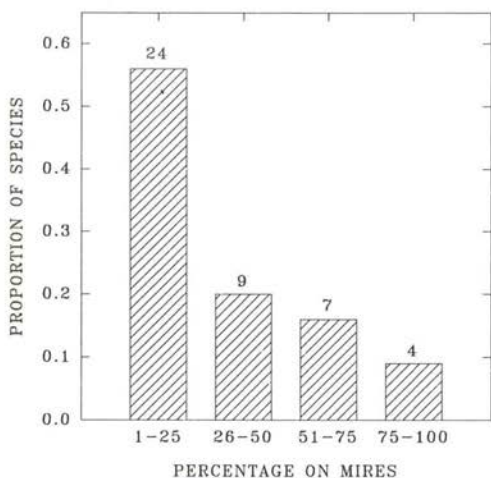


Fig. 5. The proportion of species related to the percentage of their total population sizes in Sweden breeding on mires.

Proportionen arter i relation till den procentuella andelen av den totala populationsstorleken i Sverige som häckar på myrar.

Population densities

Population densities may be correlated with mire size. On bogs larger than 0.5 km² there was no apparent difference in densities but on smaller bogs densities were lower (Boström & Nilsson 1983, Nilsson 1986). The accuracy of our estimates of population densities will then depend on the distribution of censused mires of different sizes in our regional samples. Unfortunately it is impossible to analyse if there is a significant difference in size distribution of censused mires since our estimates are based on provincial data and not on specific mires. However, since the results of our estimates do not differ much from those obtained by Boström & Nilsson (1983), this may not be a serious problem.

The total population density of birds on mires does not change with latitude, but the densities of wildfowl, shorebirds and raptors are higher on northern mires while that of passerines is lower (cf. the results of Boström & Nilsson 1983, based on a subsample of surveyed mires used in this paper). This implies that bird biomass increases with latitude (Boström & Nilsson 1983), indicating a better food availability through a higher production of invertebrates in the north (cf. Krogerus 1960). The reason for the increase in densities of wildfowl and shorebirds could be the greater proportion of more productive wet fens in the north (cf. Hakala 1971). Shorebird density increased with the abundance of pools on bogs (Arvidsson 1980, Kolmodin & Nils-

son 1982, Boström & Nilsson 1983). Other features, such as the length of the forest-mire boundary, may be important for particular species (Boström & Nilsson 1983).

Furthermore, experiments with simulated wader nests have shown higher nest predation pressure in the south (Berg et al. 1992). Therefore, the higher density of waders and waterfowl in the north may also be due to a lower nest predation rate there.

Population sizes and conservation aspects

The main reason for making our estimates of population sizes, both on mires and nationally, was to identify species with small total populations and with a large proportion of their populations on mires. We found that four species have virtually all individuals on mires and an additional seven species have a large proportion confined to mires. Seven of these eleven species have populations of less than 10 000 pairs in Sweden, and are thus of special interest to conservation for the reason of rarity. But also for more abundant species, less confined to mires, there is reason to preserve viable populations in order to maintain genetic variation (Lande & Barrowclough 1987). In order to discern valuable mires for birds we will have to determine the demands of different species on their peatland environment by analysing their distribution in relation to different environmental variables such as size, wetness, openness, etc.

Acknowledgements

We acknowledge the tremendous census work carried out by many amateur ornithologists all over Sweden, making this paper possible. Jon Loman and Henrik Smith made valuable comments on the manuscript.

References

- Andersson, Å. & Staav, R. 1980. *Den häckande kustfågelfaunan i Stockholms län 1974-1975*. Stockholms läns landsting, Regionplanekontoret. Nacka.
- Arvidsson, B. 1980. Fågellivet på myrar i Södra Älvsborg. *Gavia* 6:73-83.
- Arvidsson, B.L. 1987. Distribution and population size of Whooper swan in Sweden. *Vår fågelvärld* 46:248-255. In Swedish with English summary.
- Berg, Å., Nilsson, S.G. & Boström, U. 1992. Predation on artificial wader nests on large and small bogs along a south-north gradient. *Ornis Scand.* 23: 13-16.
- Boström, U. 1978. The effects of wetland drainage on the bird fauna. *Anser, suppl.* 3:52-56. In Swedish with English summary.

- Boström, U., Kolmodin, U. & Nilsson, S.G. 1984. Exploateringshot och fågelinventeringsläge för Sveriges myrar. *Vår Fågelvärld* 43:417-421.
- Boström, U. & Nilsson, S.G. 1983. Latitudinal gradients and local variations in species richness and structure of bird communities on raised peat-bogs in Sweden. *Ornis Scand.* 14:213-226.
- Bylin, K. 1980. A comparison of different methods for censusing breeding cranes *Grus grus*. *Vår Fågelvärld* 39:21-24. In Swedish with English summary.
- Du Rietz, G.E. 1949. Huvudenheter och huvudgränser i Svensk myrvegetation. *Svensk Bot. Tidskr.* 43:247-309.
- Eriksson, P. & Henricsson, T. 1990. Bean goose, *Anser fabalis*, in the south of Swedish Lapland. *Vår Fågelvärld* 49:7-14. In Swedish with English summary.
- Fisher, A.G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14:64-81.
- Fredriksson, S. 1979. The black-headed gull *Larus ridibundus* in Sweden. *Vår Fågelvärld* 38:173-200. In Swedish with English summary.
- Gerell, R. 1988. The avifauna of the farmland, a historical survey. In Andersson, S. (ed.). *Fåglar i jordbrukslandskapet. Vår Fågelvärld, suppl. 12*:245-254. In Swedish with English summary.
- Haapanen, A. & Nilsson, L. 1979. Breeding waterfowl populations in northern Fennoscandia. *Ornis Scand.* 10:145-220.
- Hakala, A. 1971. A quantitative study of the bird fauna of some open peatlands in Finland. *Ornis Fennica* 48:1-11.
- Järvinen, O. & Sammaliisto, L. 1976. Regional trends in the avifauna of Finnish peatland bogs. *Ann. Zool. Fennici* 13: 31-43.
- Karlsson, J. & Kjellén, N. 1988. Skylark *Alauda arvensis* L. In Andersson, S. (ed.). *Fåglar i jordbrukslandskapet. Vår Fågelvärld, suppl. 12*: 245-254. In Swedish with English summary.
- Kolmodin, U., Arvidsson, B., Boström, U., De Jong, A. & Nilsson S.G. 1987. Efficiency of single visit bird censuses on mires: a synthesis of Swedish studies. *Vår Fågelvärld* 46: 430-438. In Swedish with English summary.
- Kolmodin, U. & Nilsson, S.G. 1982. Density and species richness of breeding birds on mires in Dalarna, central Sweden. *Vår Fågelvärld* 41:1-12. In Swedish with English summary.
- Krogerus, R. 1960. Ökologiske Studien über nordische Moorarthropoden. *Soc. Scient. Fenn. Comm. Biologicae* 21: 1-238.
- Lande, R. & Barrowclough, G.F. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. Pages 87-124 in Soulé, M.E. (ed.). *Viable populations for conservation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Larsson, T. 1969. Land use and bird fauna on shores in southern Sweden. *Oikos* 20: 136-155.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical ecology*. Harper & Row, New York.
- Mörnsjö, T. 1971. Peatland types and their regional distribution in south Sweden. *Geologiska Föreningen i Stockholm. Förhandlingar*. 93: 587-600.
- Nilsson, S.G. 1977. Composition and density of the bird community on raised peat-bogs in Southwestern Sweden. *Fauna och Flora* 72: 227-233. In Swedish with English summary.
- Nilsson, S.G. 1981. The size of the breeding populations of diurnal raptors in Sweden. *Vår Fågelvärld* 40: 249-262. In Swedish with English summary.
- Nilsson, S.G. 1986. Are bird communities in small biotope patches random samples from communities in large samples. *Biol. Cons.* 38: 179-204.
- Regnell, S. 1981. The breeding population of the Horned Grebe, *Podiceps auritus*, in Sweden. *Vår Fågelvärld* 40: 13-22. In Swedish with English summary.
- SCB. 1987. *The natural environment in figures*. 2nd ed.
- Soikkeli, M. & Salo, J. 1979. The bird fauna of abandoned shore pastures. *Ornis Fennica* 56: 124-132.
- SOF 1990. *Sveriges fåglar*. Sveriges Ornitologiska Förening. Stockholm.
- Stenpil, L. 1982. Torv och torvmark åt alla. *Norrbottnens Natur* 38: 38-45.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Am. Nat.* 133: 240-256.
- Svensson, S. 1975. Handledning för Svenska häckfågeltaxeringen med beskrivningar av revirkarteringsmetoden och punkttaxeringsmetoden. Lund.
- Svensson, S. 1978. A simplified territory mapping technique for estimating bird numbers on bogs. *Vår Fågelvärld* 37: 9-18. In Swedish with English summary.
- Svensson, S., Carlsson, U.T. & Liljedahl, G. 1984. Structure and dynamics of an alpine bird community, a 20-year study. *Ann. Zool. Fennici* 21: 339-350.
- Ulfstrand, S. & Högstedt, G. 1976. How many birds breed in Sweden? *Anser* 15: 1-32. In Swedish with English summary.

Sammanfattning

Myrarnas betydelse som häckningsbiotop för våtmarksfåglar.

Artantalet minskar generellt mot norr och flera hypoteser som förklarar detta fenomen har föreslagits (Stevens 1989). Emellertid ökade antalet fågelarter, liksom fågeltätheten, mot norr på finska myrar (Järvinen & Sammaliisto 1976) och samma mönster observerades för de flesta taxonomiska fågelgrupper på högmossar i Sverige (Boström & Nilsson 1983). Myrmark utgör ungefär 12% av landarealen i Sverige, och med ökande oljepriser i mitten av 70-talet aktualiserades olika exploateringsplaner. Som ett svar på detta startades en extensiv fågelinventering på myrar i hela landet. Syftet var främst att hitta de ur fågelsynpunkt mest värdefulla myrarna, men på grund av det stora antalet myrar var det ej realistiskt att inventera samtliga. Ett mål blev därför att urskilja fågelarter som indikerar skyddsvärda myrar. I denna uppsatsen redovisar vi regionala trender i artrikedom och täthet, totala populationsstorleken på myrar och i landet som helhet, och som ett mått på myrarnas relativa betydelse för våtmarksfåglar, andelen av den svenska totalpopulationen som häckar på myrarna.

Metoder

Inventeringarna omfattar 1522 myrar, med en total areal av 2250 km², fördelade över hela Sverige (Fig. 1). Inventeringarna, som utfördes mellan 1974 och 1987, omfattar huvudsakligen myrar större än 0.5 km² men även vissa mindre myrar blev inventerade. En stor andel av den totala myrarealen består av mindre, relativt fågelfattiga myrar (Tabell 1). Av övriga myrar är en del ointressanta för våtmarksfåglar på grund av dikning och igenväxning. I Götaland kan denna areal beräknas till 40% av totalarealen myr större än 0.5 km², i Svealand till 20%, i Södra Norrland till 15% och i Norra Norrland till 10%. Med utgångspunkt från ovanstående beräkningar har mellan 10 och 15% av arealen stora öppna myrar inventerats, men variationen är stor mellan olika regioner (Fig. 1).

Myrarna besöktes vid ett tillfälle under de två första veckorna i juni i södra Sverige eller under slutet av juni till början av juli i norra Sverige. Inventeringarna, som endast utfördes vid god väderlek, skedde längs parallella linjer, med ca 150 meters mellanrum i långsamt tempo (för en utförligare beskrivning, se Boström & Nilsson 1983).

Beräkningar av populationstätheter på myrar gjordes landskapsvis på följande sätt: *antalet inventerade par dividerat med artens inventeringseffektivitet* (ett mått på hur många av de verkliga antalet par som observeras vid denna typ av inventering, se Tabell 1) *multipliserat med den inventerade arealen*. Populationstorlekar beräknades genom att multiplicera populationstäthet med arealen öppen myr större än 0.5 km².

Våra beräkningar av populationstorlekar i Sverige baseras huvudsakligen på regionala och lokala inventeringar och beräkningar, i några fall på nationella beräkningar (SOF 1990).

Resultat

Artrikedomen ökar mot norr. Om man bara tar hänsyn till de vanligaste arterna (högre täthet än 0.1 par/km²) ökar antalet från 16 i Götaland till 22 i Norra Norrland. Om man tar hänsyn till samtliga arter ökar det från 25 arter i Götaland till hela 42 i Norra Norrland (Fig. 2). Ökningen i artantal beror framförallt på att antalet sim- och vadarfåglar blir större mot norr medan antalet tättingar inte nämnvärt förändras med latitud (Fig. 3).

Populationstätheterna för olika arter varierar regionalt men det finns inget generellt mönster för samtliga arter. Ljungpipare, skogssnäppa och ängspioplärka har lägre tätheter på nordliga myrar, 23 andra arter ökar i täthet mot norr medan övriga inte uppvisar något speciellt mönster (Tabell 1). Bland olika taxonomiska grupper ökar tätheten mot norr för rovfåglar, simfåglar och vadare medan tätheten för tättingar minskar. Den sammanlagda populationstätheten tycks dock inte förändras nämnvärt med latitud (Fig. 4).

Elva arter, av vilka de flesta är simfåglar, har populationstorlekar på myrar som understiger 1000 par, lika många har populationstorlekar på mer än 100 000 par (Tabell 2).

Ungefär en fjärdedel av arterna har populationstorlekar på mer än 100 000 par i Sverige medan 14 arter har en populationstorlek runt 5000 par eller mindre. I den sista gruppen återfinns en rad arter med en huvudsaklig utbredning på trundran i norr (Tabell 2).

Fyra arter, sädgås, myrsnäppa, dvärgbeckasin och svartnäppa, har i det närmaste hela sina populationer på myrar medan ytterligare 7 arter, smålom, blåhök, småspov, storspov, gluttsnäppa och grönbena, har mer än 50% på myrar (Tabell 2, Fig. 5).

Diskussion

Artantalet av fåglar ökar som synes mot norr på myrar tvärt emot vad man förväntar sig (MacArthur 1972). Samma mönster kan observeras i andra habitat när flyttande fågelarter inkluderas. Om de flyttande arterna ej räknas med får vi det förväntade mönstret med minskade artantal mot högre latituder (Stevens 1989). En möjlig förklaring till det högre artantalet på nordliga myrar under häckningstid skulle kunna vara att vegetationsstrukturen är mer komplex och att fler öppna vattenytor finns tillgängliga, vilket möjligen leder till en högre och mer varierad insektsproduktion och därigenom också fler tillgängliga nischer för häckande arter (Boström & Nilsson 1983).

Eftersom populationstätheten delvis är beroende av myrens areal (Nilsson 1986) beror noggrannheten i våra beräkningar och därigenom möjligheten att jämföra olika regioner på att urvalet av olikstora myrar som inventerats är likartat. Tyvärr är det omöjligt att kontrollera detta men våra beräkningar skiljer sig inte mycket från tidigare beräkningar där myrstorlekarna var kända (Boström & Nilsson 1983).

Den sammanlagda populationstätheten verkar inte variera speciellt mycket med latitud. Populationstätheten för simfåglar, vadare och rovfåglar tycks vara högre i norr medan tätheten för tättingar minskar. Detta betyder att biomassan av fåglar är större i norr (fler stora fåglar), något som tyder på att produktionen av insekter är större i norr. Andra faktorer som kan gynna högre tätheter av vissa arter i norr skulle kunna vara en minskad risk för bopredation (Berg et al. 1992).

Myren tycks vara ett speciellt viktigt häckningshabitat för elva arter som har mer än hälften av sin totala population i denna miljö. Sju av dessa är också ovanliga som häckfåglar i Sverige och är därigenom speciellt intressanta ur skyddssynpunkt. Men även för mer talrika arter, inte lika hårt knutna till myren, finns det goda skäl att bevara livskraftiga populationer på myrarna för att exempelvis bibehålla genetisk variation (Lande & Barrowclough 1987).

Feeding areas and local movement patterns of post-breeding Greylag Geese *Anser anser* in South Sweden

LEIF NILSSON & HAKON PERSSON

Abstract

Greylag Geese *Anser anser* mostly selected one field type, neglecting all other available types. After the breeding season they started to feed on grasslands, turned to peas during the end of July or the middle of August, and then shifted to wheat stubble in the first half of September. Only two other field types, barley stubble and newly-sown cereals, were occasionally selected. Most of the time they never showed any interest in oat stubble, newly-sown cereals and newly-sown rape. Rape stubble and ploughed fields were never used. Fields with high-energy food accounted for about 95% of all geosedays each autumn. The exploitation rate of large fields (>17 ha) with peas or wheat stubble was much higher than that of smaller fields with the same crop. Distances between roosts and feeding areas were normally less than 5 km. In October the activity pattern, characterized by two daily feeding periods,

began to weaken, with some geese staying on the feeding grounds all day. In November all geese spent the whole day on the feeding grounds. The length of time spent on the feeding grounds per day increased from about 200 min. in mid-August to more than 400 min. in early October. The marked families not only stayed in the study area the whole autumn but moreover, they rarely moved between different gathering areas. There were no significant differences between families and pairs without young with respect to the time they were present and the number of times they moved between different gathering areas. Subadults moved between gathering areas significantly more often than did mature birds.

L. Nilsson & H. Persson, Department of Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden

Introduction

Like other goose populations the Greylag Goose population in Sweden and in other parts of northwestern Europe has increased markedly in recent years (e.g. Fog et al. 1984, Madsen 1986, 1991, Rutschke 1987). New areas have been colonized in southern Sweden, and in southern Skåne a breeding population of several hundred pairs has become established over the last two decades (Persson 1990), with late summer/autumn gatherings amounting to several thousand individuals.

The general pattern of occurrence of Greylag Geese in late summer/autumn gatherings has been studied in Denmark (Madsen 1986, 1987), West Germany (Hummel 1982) and East Germany (Rutschke 1982, Rutschke et al. 1982, Rutschke & Schulze 1985). Rutschke et al. (1982) distinguished between summer flocks (Sommer-Sammelplatz-Verbände) and autumn flocks (Frühherbst-Rastplatzverbände) and noted that many gathering places are used both in summer and autumn. However, nothing was known about the composition

and stability of the autumn gathering flocks.

Although the field and food preferences of Greylag Geese have been examined in several studies (Hudec & Rooth 1970, Newton & Campbell 1973, Dubbeldam 1978, Madsen 1985a), detailed information from summer and autumn gatherings are lacking. Data on the general activity rhythms indicate that there is a general diurnal pattern with two feeding periods in summer, autumn, and winter (Rutschke 1982, Rutschke et al. 1982, Witkowski 1983, Rutschke & Schulze 1985, Amat 1986).

The aim of this study was to characterize the preferred feeding areas, daily activity and local movement patterns of Greylag Geese in a gathering area in southern Sweden in late summer and autumn. More specifically, we wanted to identify the factors involved in determining the choice of feeding areas, daily activity patterns and local movements of different categories (families, pairs without young, subadults) in the gathering areas.

Study area

The study was carried out in SW Skåne, in southernmost Sweden. The study area (Fig. 1) included a western (Yddingen, Fjällfotasjön, Klosterviken, Börringesjön and Björkesåkrasjön) and an eastern (Sövdesjön, Snogeholmsjön, Ellestadsjön and Krageholmsjön) lake area with breeding populations of Greylag Geese, and a shallow coastal bay, Foteviken, used only during the nonbreeding season. The lakes are situated in an agricultural district and are partly surrounded by woodland and pastures. Foteviken is surrounded by large areas of intensively grazed shore meadows with intensively cultivated agricultural areas nearby.

SW Skåne is an agricultural area mainly characterized by large fields. Clay soils dominate although sandy soils are present in some areas. The main crops are cereals (mainly autumn-sown), oil-plants (rape), peas and, in some districts, sugar beet. Potatoes and carrots are grown on sandy soils. Root crops are lacking in the western lake area. The field preferences of the geese were studied in the western lake area (Fig. 2). The field types in this area are presented in Fig. 4.

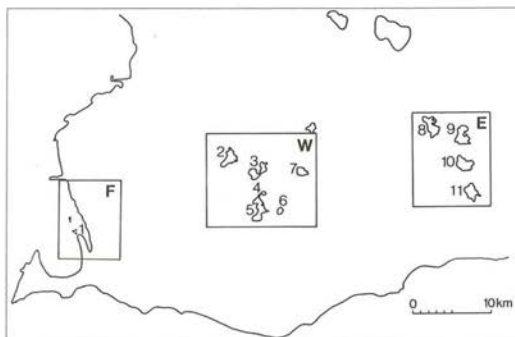


Fig. 1. Study area.
Undersökningsområde.

F: Foteviken area, W: Western lake area (*västra sjöområdet*), E: Eastern lake area (*östra sjöområdet*). 1: Foteviken, 2: Yddingen, 3: Fjällfotasjön, 4: Klosterviken, 5: Börringesjön, 6: Havgårdssjön, 7: Björkesåkrasjön, 8: Sövdesjön, 9: Snogeholmsjön, 10: Ellestadsjön, and 11: Krageholmsjön.

Material and methods

We visited all goose haunts in the study area (Fig. 1) once a week from mid-July to mid-December, 1985 to 1987. During every visit the number of geese at each locality was counted, and the flocks were checked for neck-banded individuals.

At the special study area (Fig. 2), which was visited at least twice a week, we noted the fields in which the geese were feeding. Both morning and evening observations were made. The crops present in the fields in the special study area and any changes in the state of the fields (e.g. if a field had been harvested, ploughed or sown) were recorded.

To characterize daily activity patterns one of the flocks was followed from one hour before sunrise until one hour after sunset for one day each week. These observations included its time of arrival at a feeding ground and its time of departure.

During the summers of 1985, 1986 and 1987 we neck-banded a total of 436 breeding Greylag Geese, both adults and goslings, at the lakes Yddingen, Fjällfotasjön, Klosterviken, Börringesjön and Snogeholmsjön (Fig. 1). These marked birds were used to study local movements.

Total number of goosedays (GD) was estimated as follows: $GD = \sum g_i d_i$, where g_i = number of geese counted on day i , and d_i = half the number of days between the counts immediately before and immediately after day i (for the first and last count each autumn d_i was the number of days to the following and preceding count,

respectively). The number of goosedays in a specific field or field type was estimated in a corresponding way.

Results

The post-breeding population

The post-breeding population in SW Skåne started to increase in mid-July, when the first geese began to return after moulting (Fig. 3). It rapidly increased to around 5000 by middle to late August, reaching a maximum of about 7000 in mid-September, before the autumn migration. It thereafter decreased to about 500 by the end of October. In contrast to the increase that occurred during the latter half of August in 1985 and 1986, a marked decrease occurred during the corresponding period in 1987.

Table 1. Number of breeding pairs in the lake areas in 1985-1987. From Persson (1990).

Antal häckande par i de båda sjöområdena 1985-1987. Från Persson (1990).

Breeding area	1985	1986	1987
Western lake area <i>Västra sjöområdet</i>	125	205	275
Eastern lake area <i>Östra sjöområdet</i>	?	?	140

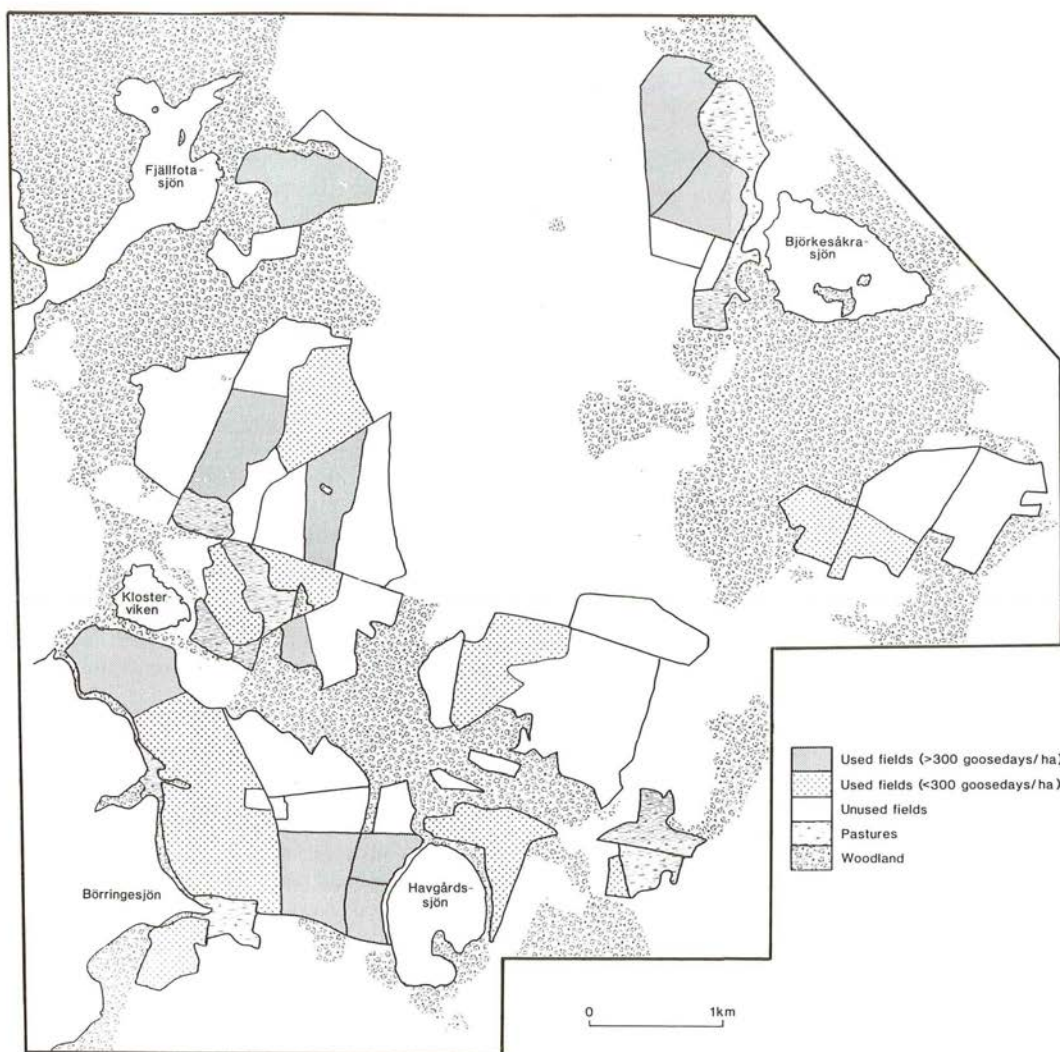


Fig. 2. Special study area in 1985-1987. The main part of the unspecified area consists of an agricultural district with small farms and fields (not used by the geese).

Område för intensivstudier 1985-1987. Merparten av det ospecificerade området består av ett jordbruksdistrikt med små gårdar och fält (vilket ej utnyttjades av gässen).

The post-breeding population in SW Skåne was split among three areas (Fig. 1), each of which had one large flock or two to three subflocks. Peak numbers in the two inland areas (6400-6500 geese) had decreased by 90% by the 16th, 13th and 22nd of October during the autumns of 1985, 1986 and 1987, respectively. At the coastal area (Foteviken) the geese stayed until much later in the autumn.

In mid-August 1985, 1986 and 1987 the number of geese in the western lake area, including the Foteviken area, was eight, nine and four times the respective number of breeding pairs in the western area (Fig. 3 compared with Table 1). In 1987, crop growth and harvest times were delayed 3-4 weeks, so counts in the first week of September that year were comparable to those made in mid-August during the other years. At

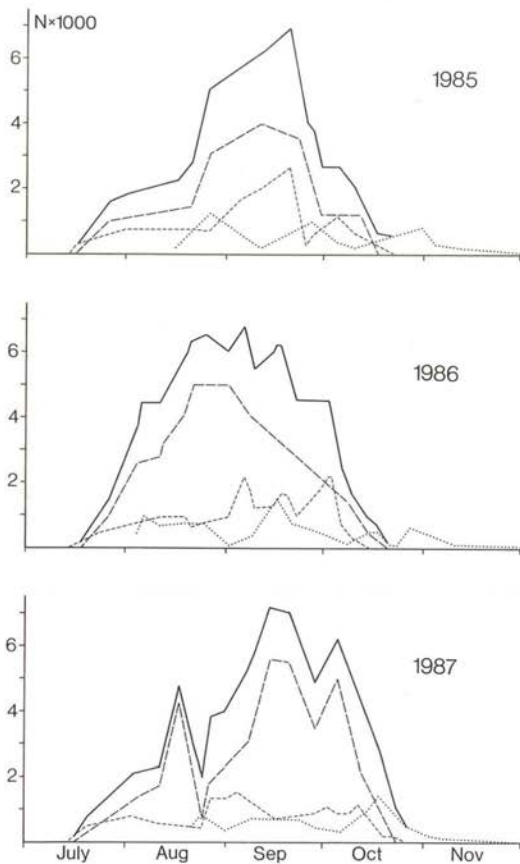


Fig. 3. Numbers of Greylag Geese in SW Skåne during the autumns of 1985, 1986 and 1987, over the whole study area (solid line), and in the Foteviken area (stippled line), the western lake area (broken line, short strokes) and the eastern lake area (broken line, long strokes).

Antalet grågäss i sydvästra Skåne under höstarna 1985, 1986 och 1987 i hela undersökningsområdet (heldragen linje), samt i Foteviksområdet (prickad linje), västra sjöområdet (streckad linje, korta streck) och östra sjöområdet (streckad linje, långa streck).

that time (first week of September 1987) the number of geese was eight times the number of breeding pairs. The number of geese in the eastern lake area in mid-August 1987, was about 30 times the number of breeding pairs in that area (Fig. 3 compared with Tab. 1).

Field choice

The type of field chosen by the geese was basically determined by the types available at a given time (Fig. 4). In the early part of autumn the geese used grasslands,

but turned to pea fields as soon as the peas started to ripen (Fig. 4, Table 2). The geese began to feed on peas long before the fields were harvested, in August or September, and they continued to do so until the wheat fields were harvested in late August or early September. Thereafter the geese turned to the stubble to eat grain spill, using other field types only temporarily, e.g. newly-sown fields. In 1987, when the wheat harvest was delayed, the geese fed on barley stubble and peas in September.

The geese mostly selected one field type, neglecting all other available types (Table 2). The geese never chose grassland when other field types (except ploughed fields) were available. Most of the time they never showed any interest in oat stubble, newly-sown cereals and newly-sown rape. Rape stubble or ploughed fields were never used. The level of exploitation of peas, measured as number of goosedays/ha used area, was always high (Table 3). About half of the area with wheat stubble was used each year, with an exploitation rate of about 50% of that of the pea fields. In 1985 the geese used one field of barley stubble and one of oat stubble, with both fields being subjected to very high exploitation rates. During the other two years barley stubble was used to the same extent as wheat stubble, whereas oat stubble was rarely used.

Overall, wheat stubble was the most heavily utilized field type and accounted for about 40% of all goosedays each autumn (Table 4). Pea fields were next in importance, while barley and oat stubble were only important in some years.

The geese usually concentrated in one of the largest fields of a selected field type, neglecting other fields with the same crop except when disturbed on the preferred field. The preferred pea and wheat stubble fields were significantly larger than other available but unused fields (Table 5). The exploitation rate of large fields (>17 ha) with peas or wheat stubble was much higher than that of smaller fields with the same crop (Table 6). Similarly, the geese tended to prefer large fields with barley stubble over small ones (Table 5, not statistically significant). For oat stubble there was no significant difference in the size of used and unused fields; however, the number of fields with this crop was relatively low. Each autumn the ten most heavily used fields accounted for 90-100% of all goosedays.

In general, Greylag Geese fed on fields close to their roosts; distances between daytime roosts (and night roosts) and feeding areas were normally less than 5 km (Table 7). Only a few longer distances were recorded (in 1987). The geese flew significantly longer distances to pea fields than to wheat stubble ($\text{Chi}^2 = 11.92$, $P < 0.01$).

Table 2. Field type preference (D) in the special study area in 1986 and 1987 according to the Jacobs' index (Jacobs 1974): $D=(r-p)/(r+p-2rp)$, where r represents the proportion of geese in a given field type, and p is the proportion of the total (harvested) area consisting of that field type. The index ranges from -1 (total avoidance) to +1 (one field type selected).

Grågässens preferens för olika fälttyper (D) i intensivstudieområdet 1986 och 1987 enligt Jacobs index (Jacobs 1974): $D=(r-p)/(r+p-2rp)$, där r är andelen gäss på en given fälttyp och p är andelen av hela området som består av den fälttypen. Indexet sträcker sig från -1 (totalt undvikande) till +1 (endast en fälttyp utnyttjas).

1986	15-22.7	23.7-18.8	19-28.8	1-8.9	11-26.9	29.9	2-3.10	6-10.10
Grassland <i>Gräsmark</i>	+1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1
Peas <i>Ärtor</i>	-	+1	+1	+0.24	-1	-1	-	-
Wheat stubble <i>Vetestubb</i>	-	-	-1	-0.33	+1	+0.31	-1	+0.89
Barley stubble <i>Kornstubb</i>	-	-	-1	+0.03	-1	-1	+1	-0.63
Oat stubble <i>Havrestubb</i>	-	-	-1	-0.78	-1	-1	-1	-1
Rape stubble <i>Rapsstubb</i>	-	-1	-1	-1	-	-	-	-
Newly-sown cereals <i>Nysådd höstsäd</i>	-	-	-	-1	-1	+0.85	-1	-0.62
Ploughed fields <i>Plöjda fält</i>	-	-	-1	-1	-1	-1	-1	-1
1987	15.7-10.8	11.8	12-19.8	22-31.8	4-8.9	14-28.9	2-23.10	
Grassland <i>Gräsmark</i>	+1	+0.78	-1	-1	-1	-1	-1	
Peas <i>Ärtor</i>	-	-0.28	+1	+0.96	+0.65	-0.39	-	
Wheat stubble <i>Vetestubb</i>	-	-	-	-	+0.18	+0.56	+1	
Barley stubble <i>Kornstubb</i>	-	-	-	-	-	+0.49	-1	
Oat stubble <i>Havrestubb</i>	-	-	-	-	-	-1	-1	
Rape stubble <i>Rapsstubb</i>	-	-	-	-1	-1	-1	-1	
Newly-sown cereals <i>Nysådd höstsäd</i>	-	-	-	-	-1	-1	-1	
Newly-sown rape <i>Nysådd raps</i>	-	-	-	-0.70	-1	-0.02	-1	
Ploughed fields <i>Plöjda fält</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	

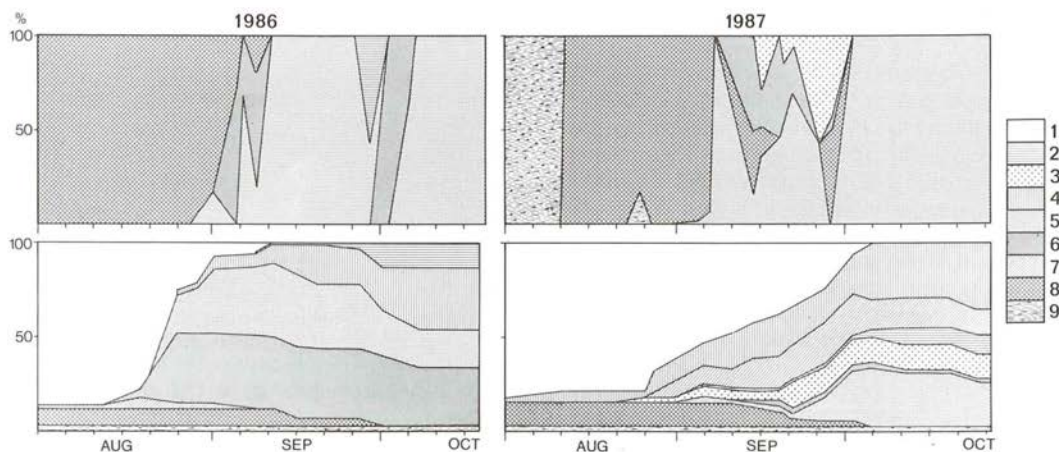


Fig. 4. Field choice of Greylag Geese (upper diagram) in relation to the availability of different field types (lower diagram) in the examined area in 1986 and 1987. Field choice is measured as the percentage of the total number of geese observed in a particular field type during the regular counts. The lower diagram shows the percentage of each field type each day. 1107 and 1080 ha were under observation during 1986 and 1987, respectively. Key: (1) Unharvested fields, (2) Newly-sown cereals, (3) Newly-sown rape, (4) Ploughed fields, (5) Wheat stubble, (6) Barley/oat stubble, (7) Rape stubble, (8) Peas, and (9) Grassland.

Grågässens fältval (övre diagrammet) i förhållande till de olika fälttypernas tillgänglighet (undre diagrammet) i det intensivstuderade området 1986 respektive 1987. Fältvalet beräknades som procentandelen av det totala antalet gäss som under de regelbundna inventeringarna sågs på respektive fälttyp. Det undre diagrammet visar områdets fördelning på olika fälttyper dag för dag. Åren 1986 och 1987 omfattade undersökningsområdet 1107 respektive 1080 ha. Nyckel: (1) Oskördat, (2) Nysådd stråsäd, (3) Nysådd raps, (4) plöje, (5) vetestubb, (6) Korn/havrestubb, (7) rapsstubb, (8) ärtor och (9) gräsmark.

Table 3. Use of different field types in the examined area in the autumns of 1985, 1986 and 1987, estimated as the percentage of total area used by Greylag Geese and as the level of exploitation, in number of goosedays/ha used area. Number of used fields in brackets.

Grågåsens utnyttjande av olika fälttyper i intensivstudieområdet höstarna 1985, 1986 och 1987 beräknat dels som procentandelen av den totala arealen som utnyttjades och dels som exploateringsgraden i antalet gåsdagar/ha utnyttjad areal. Antalet utnyttjade fält anges inom parentes.

Year	Total area (ha)	Used area %	Exploitation (goosedays/ha)
År	Total yta (ha)	Utnyttjad yta %	Exploatering (gåsdagar/ha)
Peas	85	70	81 (3)
Ärtor	86	100	100 (2)
	87	140	54 (3)
Wheat stubble	85	306	50 (5)
Vetestubb	86	469	53 (7)
	87	367	64 (6)
Barley stubble	85	219	29 (1)
Kornstubb	86	328	38 (3)
	87	48	66 (2)
Oat stubble	85	58	59 (1)
Havrestubb	86	112	3 (1)
	87	21	0 (0)
Rape stubble	85	250	0
Rapsstubb	86	61	0
	87	311	0

Daily activity pattern

In late summer and early autumn the geese visited the feeding grounds once in the morning and once in the evening (Fig. 5). They left the night roost at sunrise and flew directly to the feeding grounds. After 2-4 hours of feeding they returned to the lake or the sea to drink, bath and preen. They generally rested on the shores of the day roost or on adjacent fields, sometimes grazing with low intensity for shorter periods. In the evening they returned to the feeding grounds and stayed until about half an hour after sunset. On average, the geese fed for a shorter time (50 min. less) in the evening than in the morning.

In October, the activity pattern with two daily feeding periods began to weaken, with some geese staying on the feeding grounds all day (Fig. 5). In November, all geese spent the whole day on the feeding grounds.

The length of time spent on the feeding grounds per day increased from about 200 min. in mid-August to more than 400 min. in early October (Fig. 6). In 1987, when the harvest was delayed, the geese spent a significantly shorter time per day on the feeding grounds in late September and early October than they did during the corresponding period in 1986 (Fig. 6, $P < 0.001$).

Table 4. Field-type utilization, estimated as the percent of the total goosedays spent in each of the field types in the special study area in the autumns of 1985, 1986 and 1987.

Fältutnyttjandet beräknat som procentandelen av totala antalet gåsdagar som tillbringades på respektive fälttyp i intensivstudieområdet höstarna 1985, 1986 och 1987.

	1985	1986	1987	Mean Medel	Range Variation
Number of goosedays	78 070	80 260	77 860		
Antal gåsdagar					
Pastures Gräsmark	3.8	2.5	7.6	5	2-8
Peas Ärtor	18.9	35.9	38.4	31	19-38
Wheat stubble Vetestubb	38.1	43.4	39.6	40	38-43
Barley stubble Kornstubb	23.7	15.1	5.4	15	5-24
Oat stubble Havrestubb	15.5	0.4	0	5	0-16
Newly-sown cereals	0	2.7	0	1	0-3
Nysådd höstsäd					
Newly-sown rape	0	0	9.0	3	0-9
Nysådd raps					

Table 5. Mean size of used and unused fields for each of the main field types in the study area in 1985-1987. Number of fields in brackets.

Genomsnittlig storlek för av grågässen utnyttjade resp outnyttjade fält av de viktigaste fälttyperna i intensivstudieområdet 1985-1987. Antalet fält anges inom parentes.

	Mean size +- SE (ha) of the fields.	P for difference (t-test)	
	Medelstorlek +- SE (ha) för fälten		
	Used Utnyttjade	Unused Outnyttjade	
		P för skillnad (t-test)	
Peas Ärtor	31.3+-6.9 (7)	9.7+-2.2 (9)	<0.01
Wheat stubble Vetestubb	35.6+-5.1 (18)	20.8+-2.8 (16)	<0.01
Barley stubble Kornstubb	30.0+-7.0 (6)	23.8+-4.8 (17)	ns
Oat stubble Havrestubb	19.0 (2)	21.2+-9.9 (7)	ns

Table 6. Average exploitation rate (goosedays/ha) for different field-size categories of peas and wheat stubble in the study area, 1985-1987. The proportion (%) of the total area of each field type is presented in brackets for each of the field-size categories.

Genomsnittlig exploateringsgrad (gåsdagar/ha) för olika storlekskategorier av fält med ärtor resp. vetestubb inom intensivstudieområdet 1985-1987. Andelen (%) av den totala arealen av varje fälttyp som tillhörde respektive storlekskategori anges inom parentes.

	Field size (ha)		Fältstorlek (ha)	
	0.5-16.5	17.0-33.0	33.5-49.5	50.0-66.0
Peas Ärtor	24 (18)	244 (22)	339 (38)	174 (22)
Wheat stubble Vetestubb	5 (10)	85 (26)	86 (19)	98 (45)

Table 7. Distribution of distances flown by Greylag Geese from daytime roosts, in the western lake area, to fields with peas and wheat stubble, 1986 and 1987. Number of flocks in brackets. Differences between roosts were analysed using Chi-square.

Procentuell fördelning av sträckor som grågässen flög mellan fält med ärtor respektive vetestubb och dagvilolokaler i det västra sjöområdet 1986 och 1987. Antalet flockar anges inom parentes. Skillnader mellan vilolokaler analyserades med Chi².

	Distances between roost and fields		Avstånd viloplats-fält		No. of geese counted Antal inräknade gäss
	<1 km	1-2 km	ca 4 km	ca 9 km	
Peas Ärtor					
Björkesåkrasjön	-	-	88 (24)	12 (3)	8097 (27)
Klosterviken	46 (11)	9 (2)	45 (9)	-	5330 (22)
Böringesjön	60 (6)	40 (3)	-	-	2829 (9)
Wheat stubble Vetestubb					
Björkesåkrasjön	45 (19)	12 (5)	43 (18)	-	12805 (42)
Klosterviken	100 (8)	-	-	-	2856 (8)
Böringesjön	100 (5)	-	-	-	1230 (5)

Chi² = 38.47 (P<0.001) for difference in number of flocks on pea fields

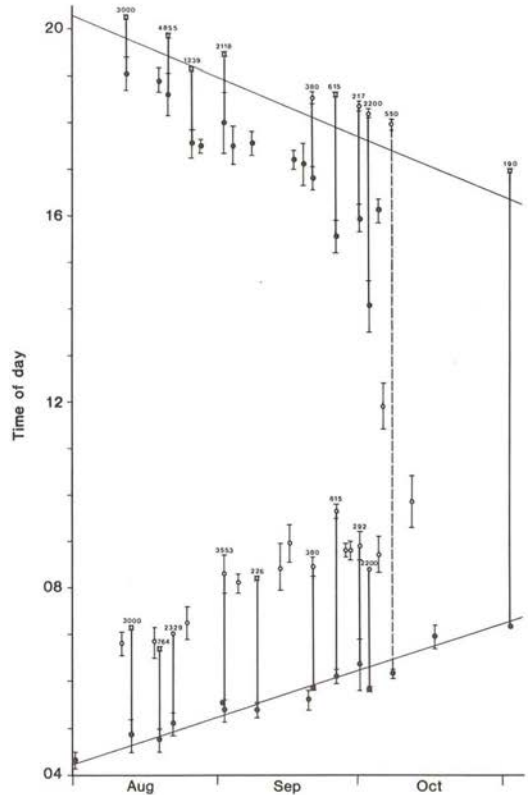
för skillnader i antal på ärtfält

Chi² = 12.23 (P<0.05) for difference in number of flocks on wheat stubble

för skillnader i antal på vetestubb

Fig. 5. Autumn feeding activity of Greylag Geese in relation to sunrise and sunset. Each symbol represents the mean value for all geese (numbers above each line) arriving at (filled symbols) or leaving (open symbols) the feeding grounds in one day. A vertical line between two symbols represents the time spent on the feeding grounds (a broken line means that some of the geese stayed on the feeding grounds all day, while the others visited the roost in the middle of the day). The figure includes material from the autumns 1985, 1986 and 1987.

Grågässens födosöksaktivitet under hösten i förhållande till soluppgång och solnedgång. Varje symbol representerar medelvärde för samtliga gäss (antalet anges ovanför respektive linje) som anlände till (fylld symbol) eller som lämnade (öfyllad symbol) födosöksområdena under en dag. En vertikal linje mellan två symboler representerar tiden som tillbringades på födosöksområdena (en streckad linje betyder att en del av gässen stannade här hela dagen, medan andra besökte sovplatsen mitt på dagen). Figuren innefattar observationer från höstarna 1985, 1986 och 1987.



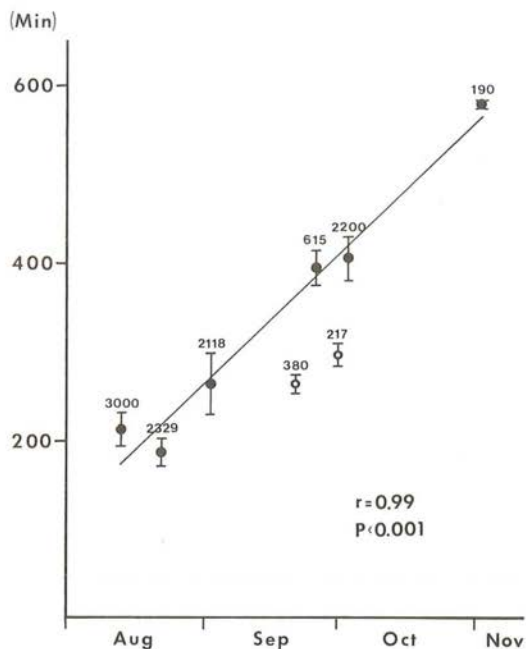


Fig. 6. Amount of time per day spent by Greylag Geese on feeding grounds at different times during the autumn. The figure includes data from 1986 (filled symbols) and 1987 (open symbols), but only data from 1986 were used to calculate the regression line. Accumulated totals of individuals in the flocks studied shown for each mean value.

Längden av grågässens vistelse på födosöksområdena vid olika tidpunkter på hösten. Figuren innefattar uppgifter från 1986 (fyllda symboler) och 1987 (ofyllda symboler), men endast material från förstnämnda år har använts för att beräkna regressionslinjen. Sammanlagda antalet individer i de studerade flockarna anges för varje medelvärde.

Roost sites

The types of roost sites preferred by the geese differed between night and day. In the evening they usually chose the nearest lake, whereas during the day they sometimes passed over several lakes to reach a preferred roost site. The most preferred daytime roost (Lake Björkesåkrasjön) was normally used by more than 50% of all geese in the western area (Table 8). Next in importance was Lake Klostersviken, usually with about one third of all geese. Lake Börringesjön was only used extensively in early autumn. Lake Yddingen was not used, while Lake Fjällfotasjön was only used as a night roost.

Table 8. Relative differences in the use of various lakes as daytime roosts by Greylag Geese during 1986-1987 in the western area. Other lakes in this area (Yddingen, Fjällfotasjön and Havgårdssjön) were not used. Number of counts in brackets.

Relativa skillnader i grågässens utnyttjande av olika sjöar som dagvilolokal i det västra sjöområdet 1986-1987. Övriga sjöar inom detta område (Yddingen, Fjällfotasjön och Havgårdssjön) utnyttjades inte. Antalet inventeringar anges inom parentes.

		Percent of total number on each lake Procentuell fördelning mellan sjöarna			No. of geese counted Antal inräknade gäss
		Björkes- åkrasjön	Kloster- viken	Börringe- sjön	
1986	Aug	72	3	25	4796 (7)
	Sep	55	29	16	13177 (10)
	Oct	70	30	0	1711 (5)
1987	Aug	26	59	15	4773 (10)
	Sep	53	41	6	8954 (8)
	Oct	54	38	8	4516 (6)

Table 9. Frequency of movements between the three autumn gathering areas in 1985-1987 of marked Greylag Geese from different breeding localities (number of movements per family, pair and subadult and 10-day period of observation). Number of each category in brackets. Mean+SD.

Frekvens av förflyttningar mellan de tre koncentrationsområdena 1985-1987 för märkta grågäss från olika häcklokaler (antalet registrerade förflyttningar per familj, par resp. subadult och 10-dagarsperiod). Antalet familjer, par och subadulter anges inom parentes.

	Families Familjer	Pairs Par	Subadults Subadulter
Western lake area Västra sjöområdet			
Yddingen	0.21+0.17 (31)	0.20+0.15 (11)	0.45+0.30 (15)
Fjällfotasjön	0.16+0.18 (12)	0.18+0.10 (6)	0.62+0.44 (17)
Klosterviken	0.12+0.14 (16)	0.22+0.23 (13)	0.33+0.34 (16)
Börringesjön	0.19+0.18 (7)		
Eastern lake area Östra sjöområdet			
Snogetholms- sjön	0.01+0.02 (15)	0.02+0.04 (5)	0.34+0.39 (6)

The preference for Björkesåkrasjön is reflected in the longer distances flown between this roost and the feeding grounds compared with the other roosts (Table 7).

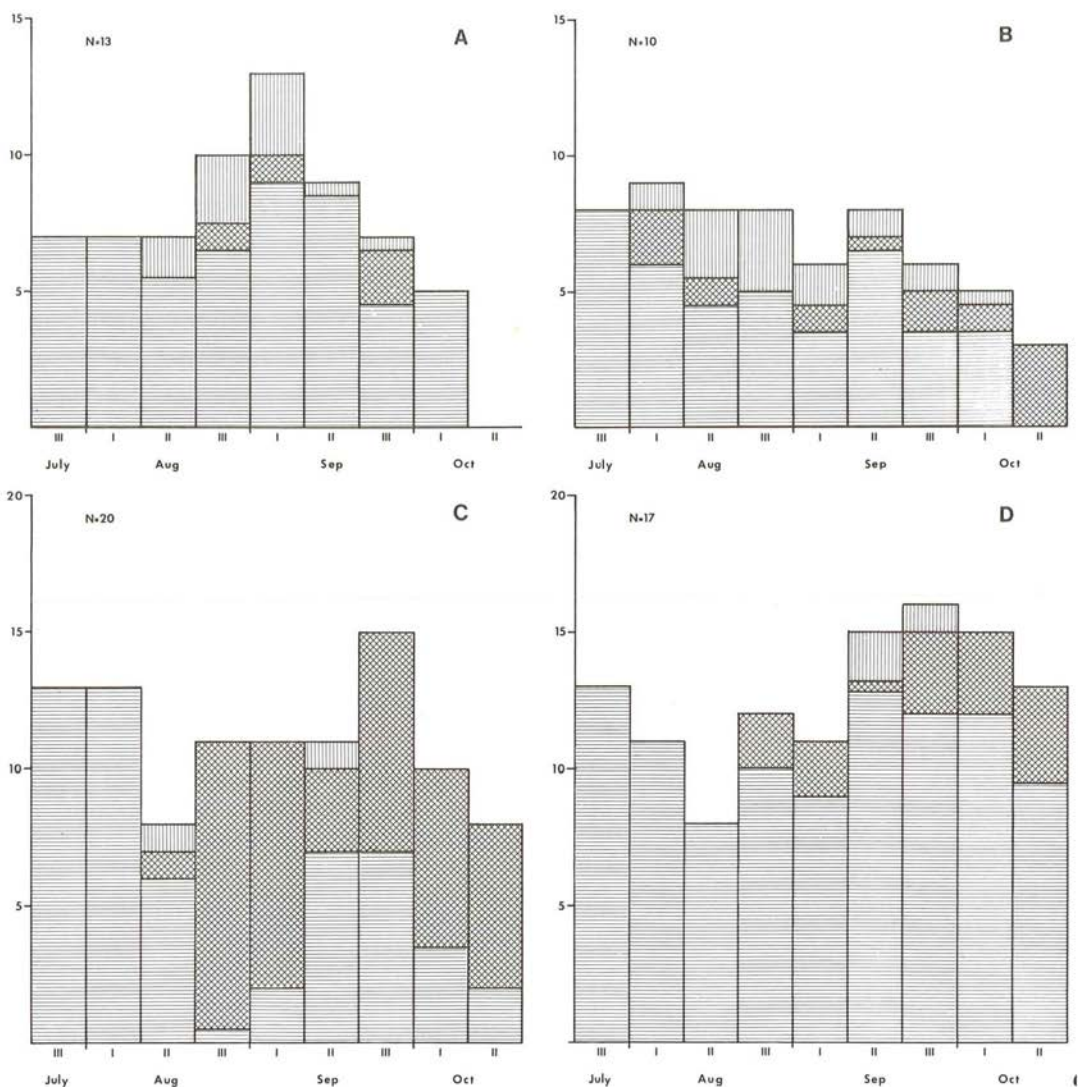


Fig. 7. Tendency of Greylag Goose families to stay in the breeding area in autumn, measured as the number of families observed (out of the total marked at selected breeding localities) during 10-day periods in the western lake area (horizontal lines), the eastern lake area (vertical lines) and the Foteviken area (cross-hatched). In cases where a family was seen in two gathering areas during a 10-day period, it was counted as half a family in both areas. Marked families from (A) Yddingen and Fjällfotasjön 1985, (B) Yddingen and Fjällfotasjön 1986, (C) Yddingen and Fjällfotasjön 1987 and (D) Klosterviken and Börringesjön 1987. N=number of marked families.

Grågås familjernas tendens att stanna kvar i häckningsområdet under hösten beräknat som antal familjer (av antalet märkta vid utvalda häckningslokaler) sedda under 10-dagarsperioder i västra sjöområdet (horisontalstreckat), östra sjöområdet (vertikalstreckat) och Fotevikensområdet (korsstreckat). I de fall då en familj sågs i två områden under en 10-dagars period räknas den som en halv familj i vardera området. Märkta familjer från (A) Yddingen och Fjällfotasjön 1985, (B) Yddingen och Fjällfotasjön 1986, (C) Yddingen och Fjällfotasjön 1987 och (D) Klosterviken och Börringesjön 1987. N = antalet märkta familjer.

Local movement patterns

The marked families not only stayed in SW Skåne the whole autumn (Fig. 7) but moreover, they rarely moved between different gathering areas (Table 9). On average, families from the western lake area moved once every eight weeks, whereas families from the eastern area (Lake Snogeholmssjön) remained in their breeding area until they left the country on autumn migration. Only once was a family from this lake seen outside the eastern area; they were resting in Foteviken in October 1987.

There were no significant differences between families and pairs without young with respect to the time they were present and the number of times they moved between the three gathering areas (Table 9). Subadults moved between gathering areas significantly more often than did mature birds.

In 1987 families from the two lakes in the western area that were not used as daytime roosts (Yddingen and Fjällfotasjön) showed a greater tendency to move to the coast (Foteviken) compared with families from the lakes that were also used as roosts (Klosterviken and Börringesjön, Fig. 7). The difference in distribution was highly significant in both August ($\text{Chi}^2 = 12.27, P < 0.001$) and September ($\text{Chi}^2 = 12.18, P < 0.001$). Similarly the distribution of families from Yddingen and Fjällfotasjön in 1986 was significantly different from that in 1987 ($\text{Chi}^2 = 10.74, P < 0.01$ and $\text{Chi}^2 = 11.54, P < 0.01$ in August and September, respectively). Although most families leaving the western lake area moved to Foteviken, some also visited the eastern area.

In the western lake area most families had visited each of the three daytime roosts on at least a few occasions (Table 10); still, they showed a marked preference for their breeding lake if it was used as a regular roost (Klosterviken).

Discussion

Field choice and food selection

In autumn, Greylag Geese have been reported to select stubble in Denmark (Madsen 1985a), the Netherlands (Dubbeldam 1978, Voslamber 1989) and Scotland (Newton & Campbell 1973, Bell 1988). They have been found to feed on a variety of other food items as well, such as *Scirpus* rhizomes, potatoes, sugar beet, winter wheat, seed-grass and rape (Dubbeldam 1978, van der Reest 1988, Voslamber 1989). Ripe seed battered down by rain was a preferred food source in some Swedish areas (Nilsson & Persson 1988).

The energy contents of grasses, cereal grains and peas are of the same order of magnitude, i.e. 18–19 kJ/g dry matter (Lantbrukshögskolan 1975), but the percentage of dry matter is much higher in cereal grains

than in grasses, being 83% and 20%, respectively (Lantbrukshögskolan 1975, Eriksson et al. 1976). Digestibility is much higher for grains than for grasses (Owen 1980). Geese can assimilate 69–89% of the energy content of cereal grains (Storey & Allen 1982, Madsen 1985b, Joyner et al. 1987), but only 25–40% of the energy content of grasses (Owen 1980, Madsen 1985b, Buchsbaum et al. 1986). The lowest energy values of grasses are found in winter and the highest ones during the growing season, especially in spring.

Using mean values of digestibility it can be estimated that a grazing Greylag Goose must consume about 10 times as much food (wet weight) as a grain-feeding one to gain the same amount of metabolisable energy. Although it is much easier to find grasses than spilled grain, it takes much longer for a goose to obtain the daily ration on grasslands than on stubble.

Raveling (1979) calculated that Cackling Canada Geese *Branta canadensis* needed only 2 hours to collect their daily food requirements when feeding on cereal grains, but more than 8 hours when grazing. In the second part of August in our study, a grazing flock spent 880 min. on the feeding grounds versus an average of only 220 min. for geese feeding on stubble at the same time. Accordingly, geese in this study preferred high-energy foods, i.e. peas and cereal grains. Usually geese not only take energy content into account but protein content as well (Owen 1975, Harwood 1977, Sedinger & Raveling 1984, Iedema & Kik 1985, Lorenzen & Madsen 1985). Thus it should be noted that peas are much richer in protein than are cereal grains, i.e. 27% and 12–13% of the dry weight, respectively (Eriksson et al. 1976). The need for a high-protein food is most marked during spring (Raveling 1979) and moulting (Coleman & Boag 1987).

Factors other than food availability can have a major influence on the choice of feeding areas. These factors include safety, a good all-round view, a minimum of human disturbance and short flying distances. Accordingly, Greylag Geese preferred large fields in open, sparsely wooded country with few roads and buildings in the vicinity of suitable roosting places, and where shooting and other disturbances were minimal. We only rarely found the geese fly more than 5 km to feed, a result also obtained by Newton & Campbell (1973), but see Bell (1988). The use of stubble may also be influenced by the accessibility of grain on the fields (cf. Sugden 1976, Clark et al. 1986). Moreover, the geese showed a high tendency to return to a field where they had previously fed safely. This explains why the geese fed on so few fields each autumn.

Food supply and autumn migration

Throughout the autumn the geese compensated for the decreasing availability of grain in the stubble (most of

Table 10. Use of different daytime roosts in relation to breeding locality, measured in terms of the total number of observations of marked Greylag Goose families at the various daytime roosts in the western lake area during 1985-1987. Number of marked families seen at least once in brackets.

Utnyttjandet av olika dagvilolokaler i förhållande till vilken häcklokal fåglarna kom ifrån, mätt som sammanlagda antalet observationer av märkta grågåsfamiljer på de olika dagvilokalerna i västra sjöområdet 1985-1987. Antalet märkta familjer som setts åtminstone vid ett tillfälle anges inom parentes.

Breeding locality <i>Häckningslokal</i>	No. of marked families <i>Antal märkta familjer</i>	Daytime roost <i>Dagvilokal</i>			Total no. of observations <i>Summa observationer</i>
		Klosterviken	Böringesjön	Björkesåkrasjön	
Klosterviken	18	116 (18)	24 (10)	21 (13)	161
Böringesjön	7	30 (6)	9 (5)	3 (3)	42
Fjällfotasjön	12	13 (10)	12 (8)	11 (6)	36
Yddingen	31	31 (18)	10 (6)	19 (11)	60

the grain eventually germinated) by increasing the length of their daily feeding periods. In 1987 the harvest was delayed, and consequently the supply of grain spill late in the season was better than in 1986. The geese spent a shorter time on the feeding grounds in late September and early October in 1987 than in 1986, and they left the inland areas a little later during autumn in 1987 than in 1985 and 1986. However, almost all geese left long before they had to stay all day long on the feeding grounds to satisfy their daily food requirements.

The geese left the inland areas between the end of September and the end of October, while minor flocks stayed a few weeks longer at a nearby coastal locality, as was also reported by Madsen (1985a) in Denmark. Foteviken is the only area in SW Skåne that still has extensive areas of *Scirpus maritimus*. Their rhizomes comprise the dominant food of Greylag Geese on their wintering grounds (Amat 1986, Caldron et al 1991, Dick et al. 1991) as also used to be the case on staging areas in the Netherlands (Loosjes 1974). A staging area on the Swedish west coast (Getterön) provides large beds of *Scirpus maritimus*. The Greylag Geese stay there through December, feeding mainly on *Scirpus* rhizomes (M. Forsberg, in litt).

Madsen (1985a) suggested that Greylag Geese left the inland areas due to exploitative competition with large flocks of Pink-footed Geese *Anser brachyrhynchus*. However, we found a similar time-table for Greylag migration in Skåne in the absence of Pinkfeet. In SW Scania it is perhaps instead the Bean Geese that interact with the Greylags in a corresponding way.

Greylag Geese in Skåne could probably stay longer into the autumn than they actually do if they switched to other food sources, e.g. potatoes or sugar beet, once the spilled grain becomes depleted. From mid-October to late November, Greylag Geese show a high preference for sugar-beet spill in the Netherlands (Dubbeldam & Poorter 1982, Voslamber 1989). Sugar beet is a com-

mon crop in Skåne, and is a preferred food of Bean Geese and Canada Geese in October-November (Nilsson & Persson 1984, 1991). Sugar-beet spill was not utilized by these species until quite recently; for example, it was not being used in Skåne 30 years ago (Markgren 1963). Greylag Geese in SW Skåne have also to some extent started to utilize sugar beet (own unpubl. obs). Starting in autumn 1988 an increasing number of Greylag Geese was exploiting harvested sugar-beet fields at Foteviken. Geese are quite apt to modify their feeding habits, as is exemplified by the evolution of potato-eating in British Greylag Geese (Kear 1963).

Local movement pattern

The number of geese in the western lake area (incl. Foteviken) in mid-August of 1985 and 1986 and in early September of 1987 was 8-9 times the number of breeding pairs in this area. Paludan (1973) estimated that autumn numbers in Denmark were about seven times the number of breeding pairs. Thus the autumn population in the western area in early autumn can be locally recruited. Later in the autumn the population at Foteviken increased as a result of geese arriving from other areas. The fact that the maximum number of geese in the eastern lake area in autumn was at least 30 times the number of breeding pairs indicates that the majority came from other breeding areas.

Rutschke (1982) found that Greylag Geese from the same breeding locality tend to stay together in the autumn. Similar behaviour has previously been reported for Canada Geese in North America (Raveling 1969). This tendency toward subflocking can explain why the distributions of marked goose families differed in the western area in 1987: The geese from Lake Böringesjön and Lake Klosterviken use their breeding lakes for roosting, whereas the Greylag Geese from the other lakes shift between brooding sites and are thus probably more inclined to move to the coast.

The families from the western lake area probably changed between different gathering areas in response to food shortage. Geese in the eastern lake area probably have ample food supply throughout the autumn, whereas in the western area, there may be temporary food shortages, especially in early autumn. These assumptions are supported by the fact that the total number of goosedays in the autumns of 1985-1987 has been on the same order of magnitude in the western area (Table 4), whereas it has increased markedly in the eastern lake area (Fig. 3). Moreover, geese disturbed by the farmers have fewer alternative fields to feed on in the western lake area. Many of the families from the western area that were found outside this region in early autumn returned later, indicating that they were temporarily looking for better foraging areas.

Even when geese could not find suitable fields close to their roost, they rarely flew more than 5 km between the roost and a better feeding ground. Instead they changed to another roost in another gathering area, flying a longer distance in one day instead of flying a little longer four times each day. This behaviour might change in the future if the number of geese in autumn continues to increase. Greylag Geese in East-Central Scotland have increased their flying distances between roost and feeding grounds, apparently in response to an increase in the number of geese (Bell 1988). The mean distance between roost and feeding grounds in NE Scotland was 10.7 km, with 68% of all Greylags feeding 8-22 km from their roost (Bell 1988).

Acknowledgements

Financial support for the study was obtained from the National Swedish Environmental Protection Board and from the Nordic Council for Wildlife Research (the neck-banding project).

References

Amat, J.A. 1986. Numerical trends, habitat use, and activity of Greylag Geese wintering in southwestern Spain. *Wildfowl* 37:35-45.

Bell, M.V. 1988. Feeding behaviour of wintering Pink-footed and Greylag Geese in north-east Scotland. *Wildfowl* 39:43-53.

Buchsbaum, R., Wilson, J. & Valiela, I. 1986. Digestibility of plant constituents by Canada Geese and Atlantic Brant. *Ecol.* 67:386-393.

Caldron, J., Manez, M. & Garcia, L. 1991. A note on wintering Greylag Geese Anser anser of the Guadalquivir Marismas. In Fox, A.D., J. Madsen & J. van Rhijn (Eds.). *Western Palearctic Geese*. Proc. IWRB Symp. Kleve 1989. *Ardea* 79(2):269-270.

Clark, R.G., Greenwood, H. & Sugden, L.G. 1986. Influence of grain characteristics on optimal diet of field-feeding Mallards *Anas platyrhynchos*. *J. Appl. Ecol.* 23:763-771.

Coleman, T.S. & Boag, D.A. 1987. Canada Goose foods: their significance to weight gain. *Wildfowl* 38:82-88.

Dick, G., Rehlfisch, M., Skinner, J. & Smart, M. 1991. Wintering Greylag Geese Anser anser in North Africa. In Fox, A.D., J. Madsen & J. van Rhijn (Eds.). *Western Palearctic Geese*. Proc. IWRB Symp. Kleve 1989. *Ardea* 79(2):283-286.

Dubbeldam, W. 1978. The Greylag Goose Anser anser in Flevoland in 1972-1975. *Limosa* 51:6-30. Dutch with English summary.

Dubbeldam, W. & Poorter, E.P.R. 1982. Short communication on Anser anser in The Netherlands, 1970-1980, with special reference to Oostvaardersplassen. *Aquila* 89:73-76.

Eriksson, S., Sanne, S. & Thomke, S. 1976. *Fodermedelstabeller och utfodringsrekommendationer*. LT:s förlag.

Fog, M., Lampio, T., Myrberget, S., Nilsson, L., Norderhaug, M. & Røvn, N. 1984. Breeding distribution and numbers of Greylag Geese Anser anser in Denmark, Finland, Norway and Sweden. *Swedish Wildlife Res.* 13:187-212.

Harwood, J. 1977. Summer feeding ecology of Lesser Snow Geese. *J. Wildl. Manage.* 41:948-955.

Hudec, K. & Rooth, J. 1970. *Die Graugans*. Die Neue Brehm-Bücherei, I. Edit., No. 429. Wittenberg, Lutherstadt.

Hummel, D. 1982. The Greylag Goose Anser anser in the Federal Republic of Germany. *Acta Sc. Nat. Brno* 16:15-20.

Iedema, C.W. & Kik, P. 1985. *Habitatgebruik en voedselkeuze van grauwe ganzen in de Oostvaardersplassen*. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad: R.I.J.P. 57 pp. Flevovericht nr 255.

Jacobs, J. 1974. Quantitative measurements of food selection. *Oecologia* 14:413-417.

Joyner, D.E., Jacobson, B.N. & Arthur, R.D. 1987. Nutritional characteristics of grains fed to Canada Geese. *Wildfowl* 38:89-93.

Kear, J. 1963. The history of potato-eating by wildfowl in Britain. *Wildfowl Trust Ann. Rep.* 14:54-65.

Lantbrukshögskolan 1975. Resursflöden i svenskt jord- och skogsbruk 1956 och 1972 med tonvikt på energiströmmar 1975. *Rapport från Inst. för Ekonomi och Statistik nr 64 och 65*.

Loosjes, M. 1974. Over terreingebruik, verstoringen en voedsel van Grauwe Ganzen Anser anser in een brak getijdengebied. *Limosa* 47:121-143.

Lorenzen, B. & Madsen, J. 1985. The goose populations at the Tipper peninsula, western Jutland, Denmark. II: Feeding ecology in relation to the carrying capacity of the area. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 79:113-132. Danish with English summary.

Madsen, J. 1985a. Habitat selection of farmland feeding geese in West Jutland, Denmark: an example of a niche shift. *Ornis Scand.* 16:140-144.

Madsen, J. 1985b. Relations between change in spring habitat selection and daily energetics of Pink-footed Geese Anser brachyrhynchus. *Ornis Scand.* 16:222-228.

Madsen, J. 1986. *Status of the staging goose populations and their haunts in Denmark, 1980-1983*. National Agency for the Protection of Nature, Monuments and Sites, Ministry of Environment, Copenhagen. 114 pp. Danish with English summary.

Madsen, J. 1987. Status and management of goose populations in Europe, with special reference to populations resting and breeding in Denmark. *Danish Review of Game Biology* 12(4):1-76.

- Madsen, J. 1991. Status and trends of goose populations in the western Palearctic in the 1980s. In Fox, A.D., J. Madsen & J. van Rhijn (Eds.). *Western Palearctic Geese*. Proc. IWRB Symp. Kleve 1989. *Ardea* 79(2):113-122.
- Markgren, G. 1963. Migrating and wintering geese in southern Sweden. *Ecology and Behaviour studies. Acta Vertebr.* 2:297-418.
- Newton, I. & Campbell, C.R.G. 1973. Feeding of geese on farmland in East-Central Scotland. *J. Appl. Ecol.* 10:781-801.
- Nilsson, L. & Persson, H. 1984. Non-breeding distribution, numbers and ecology of Bean Goose *Anser fabalis* in Sweden. *Swedish Wildlife Res.* 13:107-170.
- Nilsson, L. & Persson, H. 1988. Ducks, swans and geese in modern agriculture. In Andersson, S. (Ed.) *Fåglar i jordbrukslandskapet, Vår Fågelv. Suppl.* 12:85-94. Swedish with English summary.
- Nilsson, L. & Persson, H. 1991. Selection and exploitation of feeding areas by staging and wintering geese in southernmost Sweden. *Ornis Svecica* 1:81-92.
- Owen, M. 1975. Cutting and fertilizing grassland for winter goose management. *J. Wildl. Manage.* 39:163-167.
- Owen, M. 1980. *Wild geese of the world*. B.T. Batsford. London.
- Paludan, K. 1973. Migration and survival of Anser anser ringed in Denmark. *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.* 138:217-232.
- Persson, H. 1990. An increasing breeding population of Greylag Goose *Anser anser* in Skåne, South Sweden. *Anser* 29:147-152. Swedish with English summary.
- Raveling, D.G. 1969. Roost sites and flight patterns of Canada Geese in winter. *J. Wildl. Manage.* 33:319-330.
- Raveling, D.G. 1979. The annual energy cycle of the Cackling Canada Goose. Pp. 81-93 in Jarvis, R.L. & Bartonek, J.C. (Eds.). *Management and Biology of Pacific Flyway Geese*. Corvallis, Oreg., OSU Book Stores Inc.
- van der Reest, P.J. 1988. Distribution and feeding of geese wintering in a polder area in SW Netherlands. *Limosa* 61:73-77. Dutch with English summary.
- Rutschke, E. 1982. Stability and dynamics in the social structure of the Greylag Goose (*Anser anser*). *Aquila* 89:39-55.
- Rutschke, E. 1987. *Die Wildgänse Europas*. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- Rutschke, E., Naacke, J. & Litzbarski, H. 1982. Die Graugans *Anser anser* in der DDR. *Acta Sc. Nat. Brno* 16:21-49.
- Rutschke, E. & Schulze, K.-P. 1985. Tagesaktivität und Aktivitätsformen der Graugans (*Anser anser*). Vorbrutphase, Nichtbrüterverbände, Sommer-Sammelplatz-Gemeinschaften. *Beitr. Vogelkd.* 31:109-120.
- Sedinger, J.S. & Raveling, D.G. 1984. Dietary selectivity in relation to availability and quality of food for goslings of cackling geese. *Auk* 101:295-306.
- Storey, M.I. & Allen, N.K. 1982. Apparent and true metabolizable energy of feedstuffs for mature nonlaying female Embden geese. *Poultry Sci.* 61:739-745.
- Sugden, L.G. 1976. Waterfowl damage to Canadian grain: current problems and research needs. *Canadian Wildl. Serv. Off. Paper No. 24*.
- Voslamber, B. 1989. *Foeragegebieten van de Dollard-ganzen*. (Report) Provinciale Planologische Dienst, Groningen.
- Witkowski, J. 1983. Population studies of the grey-lag goose *Anser anser* breeding in the Barycz valley, Poland. *Acta Orn.* 19:179-216.

Sammanfattning

Furageringsområden och lokala rörelsemönster hos icke häckande grågäss i södra Sverige.

I likhet med andra gäss har grågäsen i Sverige och i andra delar av nordvästra Europa ökat kraftigt i antal under senare år (t.ex. Fog et al. 1984, Madsen 1986, 1991, Rutschke 1987). I södra Skåne har under de två senaste årtiondena ett häckbestånd på flera hundra par etablerats (Persson 1990, Tabell 1) och under sensommaren/hösten finns här koncentrationer på flera tusen fåglar (Fig. 3).

Målsättningen med denna undersökning var att karakterisera de av grågäsen utnyttjade furageringsområdena, gässens dagliga aktivitetsmönster samt deras lokala rörelser i ett koncentrationsområde i södra Sverige under sensommaren och hösten. Speciellt ville vi identifiera de faktorer som påverkar valet av furageringsområde och de lokala rörelserna.

Undersökningsområdet (Fig. 1) omfattade två sjöområden med häckande grågäss samt en grund havsvik som endast utnyttjades under icke häckningstid. Alla gåslokaler inom undersökningsområdet besöktes en gång i veckan från mitten av juli till mitten av december 1985-1987. Vid varje besök räknades antalet gäss på de olika lokalerna samtidigt som flockarna genomsöktes efter halsringmärkta individer. Intensivstudieområdet (Fig. 2) besöktes minst 2 gånger i veckan och här noterades också var gässen furagerade. Inom detta område registrerades dessutom vilken gröda som fanns på respektive fält, samt när någon förändring skedde, t.ex. skörd, plöjning eller sådd. För att karakterisera det dagliga aktivitetsmönstret följdes en gång i veckan en av flockarna från en timme före soluppgången till en timme efter solnedgången. Under somrarna 1985-1987 halsringmärkte vi i Yddingen, Fjällfotassjön, Klosterviken, Böringesjön och Snogeholmssjön totalt 436 häckande grågäss, såväl föräldrar som gässlingar, vilka sedan utnyttjades för att studera de lokala rörelserna.

Resultat

I början av hösten furagerade gässen på gräsmarker, men skiftade till ärtfält så snart som ärtorna började mogna (Fig. 4). Följaktligen började gässen ta ärtor långt innan fälten skördades och fortsatte att göra så tills vetefälten tröskats i slutet av augusti eller början av september. Därefter skedde det mesta av födosöket på vetestubbar där gässen utnyttjade spillsäden (Tabell 2-4).

Vanligtvis valde gässen en fälttyp och undvek alla andra tillgängliga fälttyper (Tabell 2), samtidigt som de koncentrerade sig till ett av de största fälten av den valda fälttypen (Tabell 5 och 6). Dessutom utnyttjade gässen vanligtvis fält i närheten av vilolokalen; avståndet mellan denna och furageringsområdet var vanligtvis mindre än 5 km (Tabell 7).

Gässen lämnade nattvilolokalen vid soluppgången och flög direkt till furageringsområdena (Fig. 5). Efter 2-4 timmars födosök återvände de till sjön eller havet för att dricka, bada och putsa sig. Vanligtvis vilade de på stränderna eller på något intilliggande fält och ibland betade de med låg intensitet under kortare perioder. På kvällen återvände de till furageringsområdena och kvarstannade där till ungefär en halvtimme efter solnedgången. I oktober började detta aktivitetsmönster med två dagliga födosöksperioder försvagas, gässen stannade längre tid på fälten och en del gäss stannade hela dagen (Fig. 5 och 6). I november tillbringade gässen hela dagen på furageringsområdena. På kvällen valde gässen vanligtvis den närmaste vilolokalen, medan de på dagen ibland flög över flera lokaler för att nå en viss lokal. Vanligen hyste Björkesåkrasjön en oproportionerligt stor andel av de rastande gässen under dagen (Tabell 8).

De märkta familjerna stannade i huvudsak kvar i sydvästra Skåne under hela hösten, vanligen inom samma koncentrationsområde (Fig. 7, Tabell 9). Familjerna i det västra sjöområdet skiftade i genomsnitt var åttonde vecka, medan familjerna från det östra området stannade kvar där tills de lämnade landet på höstflyttning. De subadulta fåglarna skiftade däremot betydligt oftare mellan de olika koncentrationsområdena. I det västra området besökte de flesta familjerna de tre olika dagvilokalerna vid åtminstone några tillfällen (Tabell 10), men de visade en klar preferens för sin häckningslokal om den också utnyttjades som en regelbunden vilolokal (Klosterviken).

Diskussion

Genom att använda genomsnittliga publicerade värden på födans energivärde kan det beräknas att en grågås då den betar gräs måste konsumera omkring 10 gånger så mycket föda (våtvikt) som då den äter spillsäd eller ärtor för att erhålla samma mängd utnyttjbar energi.

Även om det är mycket lättare att finna gräs än spillsäd tar det mycket längre tid för en gås att få ihop dagsrationen på gräsmark jämfört med på stubb. Följaktligen föredrog gässen högenergiföda, dvs ärtor och sädeskärnor. Eftersom det har visat sig att gäss i allmänhet väljer föda med ett högt proteininnehåll, bör det också framhållas att ärtor är mycket rikare på protein än sädeskärnor.

Genom hela hösten kom gässen den minskande tillgängligheten på spillsäd på stubbarna genom att förlänga tiden som de dagligen tillbringade på furageringsområdena. Nästan alla gäss lämnade dock landet långt innan de behövde stanna på furageringsområdena hela dagen för att få ihop dagsbehovet. Grågässen skulle förmodligen kunna stanna betydligt längre under hösten om de skiftade till en annan födokälla så snart resurserna på stubbarna var uttömda. De senaste åren har detta börjat ske i mindre skala vid Foteviken, där en flock gäss börjat utnyttja spill av sockerbeter och där gässen också stannat kvar längre på hösten i större antal än tidigare.

Antalet gäss i det västra sjöområdet (inkl. Foteviksområdet) var i mitten av augusti 1985 och 1986 samt i början av 1987 8-9 gånger större än antalet häckande par i detta sjöområde. Därmed kan höstpopulationen i det västra området under den tidiga hösten vara lokalt rekryterad. Senare under hösten ökade antalet vid Foteviken genom att fåglar anlände från andra häckningsområden. Antalet vid höstmaximum i det östra sjöområdet var däremot åtminstone 30 gånger antalet häckande par, vilket indikerar att majoriteten av gässen i detta område kom från andra häckningsområden.

Familjerna från det västra sjöområdet skiftade förmodligen mellan olika koncentrationsområden som svar på födobrist. Gässen i det östra området kan förmodligen finna föda under hela hösten, medan det kan uppstå tillfälliga bristperioder i det västra, speciellt under tidig höst. Många av familjerna från det västra området som observerades utanför detta område under tidig höst återvände senare, vilket indikerar att de tillfälligtvis sökt bättre furageringsområden.

Även när gässen inte kunde finna lämpliga furageringsområden nära vilolokalen flög de sällan mer än 5 km från denna till något lämpligt fält. Istället skiftade de över till en annan vilolokal i ett annat koncentrationsområde. De flög därmed en längre sträcka en dag istället för att fyra gånger dagligen flyga något längre sträckor.

Short Communications *Korta rapporter*

Blåstrupens *Luscinia s. svecica* trekkveier

GEIR SVERRE ANDERSEN & PER GYLSETH

Ellegren & Staav (1990) og Ellegren & Wallin (1991) har i analyser og eksperimenter vist at en vesentlig del av den nordiske blåstrupebestanden *Luscinia svecica svecica* trekker mot SØ. I tillegg hevder de at det "är dags att avfärda den gamla teorin om två sträckriktningar" (Ellegren & Staav 1990). Vi kan ikke helt støtte det siste synspunktet.

For det første: De svenske ringmerkingene er i alt vesentlig utført i østre Svealand, og gjelder fugler som allerede på sin første trekketappe har trukket mot ØSØ. At disse fuglene også fortsetter i samme retning er ikke overraskende. Dersom deler av blåstrupebestanden i den skandinaviske fjellkjeden trekker mot SSV (fra hekkplassene), kan deres trekkbevegelser trolig bare kartlegges ved omfattende merkevirkosomhet på hekkplassene eller på rasteplasser i Norge. Slik merking er hittil bare drevet i lite omfang.

For det andre: Ringmerking i Norge har gitt 13 gjenfunn mer enn 100 km fra merkeplassen (t.o.m. 1989). I alle fall to av disse viser trekk mot SSV. Begge fuglene er ringmerket i månedskiftet august/september ved Oslofjorden. Det fra Algerie — 27 grader N i april — er kjent av Ellegren & Staav og kan etter vår oppfatning vanskelig forklare som "feilorientering" fra et antatt overvintringsområde i Sør-Asia. Sannsynligvis dreier det seg ganske enkelt om en fugl på vei nordover etter overvintring i Afrika. Det andre er et nytt funn, en ung hann merket av oss ved Oslo, 28 august 1988 og kontrollert av ringmerker i Belgia 15 september samme år, 1037 km SSV. Et tredje funn som indikerer en SSV trekkretning er en hann som ble merket i Belgia 6 september 1965 og funnet igjen ved Trondheim 19 maj 1967 (Staav 1975). Et fjerde funn er en fugl ringmerket om høsten ved Mjøsa 22 august 1987 og funnet igjen følgende sommer, 1 juli 1988, i Snåsa (359 km NNØ).

Det må forøvrig påpekes at samtlige fire direktfunn av norskmerkete blåstruper i Ellegren & Staavs figur 3 ikke er merket i hekketiden og på hekkplass, slik det

sies i teksten og antydes i figurteksten, men under høsttrekket i perioden 20-23 august og på lavlandslokaliteter.

For det tredje: Blåstrupen raster regelmessig (om enn i lavere antall enn i Øst-Sverige) om høsten langs hele den norske Oslofjord- og Skagerrakkysten. Ifølge Sharrock (1970) forekommer underarten *L. s. svecica* årlig i lite antall om høsten i Storbritannia, og han tolker forekomsten slik at det gjelder fugler på regulært trekk. På bakgrunn av dette, og det som er sagt over, er det etter vår mening en tanke overilet å gå ut fra at samtlige afrikanske *svecica*, og det finnes mange påståtte slike, er feilbestemte eller overgangsformer. For oss ser det ut som om en mindre del av de skandinaviske blåstrupene virkelig trekker mot SSV.

Litteratur

- Ellegren, H. & Staav, R. 1990. Blåhakens *Luscinia s. svecica* flytting — en återfyndsanalys av fåglar märkta i Sverige och Finland. *Vår Fågelvärld* 49:323-336.
- Ellegren, H. & Wallin, K. 1991. Autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* orient in an east-southeasterly direction at Gävle, East Sweden. *Ornis Svecica* 1:47-50.
- Sharrock, J. T. R. 1970. Scarce migrants in Britain and Ireland during 1958-67. Part 4 Bluethroat and Ortolan Bunting. *British Birds* 63:313-324.
- Staav, R. 1975. Flytting hos nordiska blåhakar *Luscinia s. svecica*. *Vår Fågelvärld* 34:212-220.

Summary

The migration routes of the Bluethroat Luscinia s. svecica

Ellegren & Staav (1990) and Ellegren & Wallin (1991) showed that a substantial part of the Nordic Bluethroats migrate towards southeast. They maintain that it is time to dismiss with the old theory about two migration directions, one to the SE and another to the SSW. We do not fully support this view.

First, most Swedish Bluethroat recoveries come from birds that have been ringed at the eastern coast after already having made a first part of their autumn migration towards the southeast. It is not surprising that they will continue in the same direction. If a part of the

population flies towards SSW, this can be shown only by ringing at the breeding sites or on migration in Norway. However, too few birds have yet been ringed at such places.

Second, through 1989 there are 13 recoveries more than 100 km from the ringing site of Bluethroats ringed in Norway. Two birds were ringed at Oslofjorden at the turn of August/September. One was recovered in Algeria in April, probably on its way to the north. The other, ringed on 28 August 1988, was found in Belgium on 15 September in the same year, 1073 km SSW. A third recovery was made in Trondheim on 19 May 1967 of a bird ringed in Belgium on 6 September 1965 (Staa 1975). A fourth bird was ringed at Mjøsa on 22 August 1987 and was recovered at Snåsa, 359 km NNE, on 1 July 1988. It should also be pointed out that all four Norwegian birds that produced direct recoveries

according to figure 3 in Ellegren & Staav (1990) were not ringed in the breeding season as indicated in the text, but during the migration period (20-23 August) and at lowland localities.

Third, The Bluethroat occurs, though in lower numbers than in eastern Sweden, all along the Norwegian coasts of Oslofjorden and Skagerrak. Small numbers are also recorded every autumn in Britain.

In our opinion, a minor part of the Scandinavian Bluethroats performs a regular migration towards the SSW and winter in Africa.

Geir Sverre Andersen, Munkedamsveien 78B, N-0270 Oslo 2, Norway.

Per Gylseth, Stasjonsveien 69, N-1310 Blommenholm, Norway.

Instruktioner till författarna

Instruktions to authors

Allmänt gäller att bidrag skall vara avfattade enligt den modell som finns i tidigare häften av tidskriften. Titeln skall vara kort, beskrivande och innehålla ord som kan användas vid indexer- ing och informationssökning. Uppsatser, men ej andra bidrag, skall inledas med en Abstract på engelska om högst 175 ord. Texten bör uppdelas med underrubriker på högst två nivåer. Huvudindelningen bör lämpligen vara inledning, metoder/ studieområde, resultat, diskussion, tack och litteratur. Texten får vara på svenska eller engelska och uppsatsen skall avslutas med en fyllig sammanfattning på det andra språket. Tabell- och figurtexter skall förses med översättning till det andra språket. Tabeller, figurer och figurtexter skall finnas på sepa- rata blad. Det skall finnas minst 4 cm marginal till vänster om texten som skall vara maskinskriven med minst dubbelt rad- avstånd. Manus skall insändas i tre kopior inklusive tabeller och figurer. Originalfigurer skall insändas endast efter upp- maning.

Andra bidrag än uppsatser bör ej överstiga 2000 ord (eller motsvarande om det ingår tabeller och figurer). De skall inte ha någon inledande Abstract men däremot en kort sammanfatt- ning på det andra språket.

Författarna erhåller korrektur som skall granskas omgående och återsändas. Tillsammans med korrektur erhålls också beställningsblankett för särtryck. Av uppsatser, men ej övrigt, erhåller författaren 50 särtryck gratis.

Referenser skall i texten anges med namn och årtal samt bokstäver (a, b etc) om det förekommer referenser till samma författare och år mer än en gång. För litteraturlistans utform- ning se nedan.

Contributions should be written in accordance with previous issues of the journal. The title should be short, informative and contain words useful in indexing and information retrieval. Full length papers, but not other contributions, should start with an Abstract in English not exceeding 170 words. The text should be divided by no more than two levels of subheadings. The following primary subheadings are recommended: Introduction, Methods/Study areas, Results, Discussion, Acknowledgements, and References. The text may be in English or Swedish and the paper should end with a comprehensive summary in the other language. Table and Figure legends should be in both languages. Table and Figure legends must

be on separate sheets of paper. Manuscripts should be submit- ted in three copies with at least 4 cm margin to the left, typewritten with at least double line spacing. Do not send original Figures until requested.

Contributions other than full length papers should not exceed 2 000 words (correspondingly less if they contain Tables or Figures). There should be no Abstract but a brief summary in the other language.

Authors will receive proofs that must be corrected and returned promptly. They will also receive a form for ordering reprints. Fifty reprints of full length papers, but not of other contributions, will be free of charge.

References in the text should be given using name and year, and if there is more than one reference to the same author and year also letters (a, b, etc). How to write the reference list, see below.

Referenser *References*

I texten *In the text*: Andersson (1985), Bond (1913a, 1913b), Carlsson & Dennis (1956), Eriksson et al (1989), (Andersson 1985), etc.

I referenslistan *In the reference list*:

Andersson, B. 1985. Populationsförändringar hos tranan *Grus grus* under 100 år. *Vår Fågelvärld* 50:211-221.

Bond, A. P. 1913a. A new theory on competitive exclusion. *Journal of Evolutionary Biology* 67:12-16. (Om tidskrif- tens namn förkortas används internationell standard. *If name of journal is abbreviated international standard must be used.*) *J. Evol. Biol.* 67:12-16.

Bond, A. P. 1913b. Breeding biology of the Pied Flycatcher. Pp. 123-156 in *Ecology and Adaptations in Birds* (French, J. ed). Whinchat Publishers, Nairobi.

Carlsson, T. & Dennis, W. A. 1956. *Blåmesens liv*. Tower Univ. Press. Trosa.

Eriksson, S., Janke, V. von & Falk, J. 1999. *Remarkable events in the avian world*. Ph. D. Thesis, Dept of Ecology, Univ. of Lund, Sweden.

ORNIS SVECICA Vol 2, No 2, 1992

Contents - Innehåll

- 45 Borg, K. Blodparasiter och deras spridningsvägar inom fågelfaunan
Blood parasites and their mode of spread among birds
- 55 Piersma, T.
van de Sant, S. Pattern and predictability of potential wind assistance for waders and geese
migrating from West Africa and the Wadden Sea to Siberia
Vindarnas mönster och deras förutsägbarhet för vadare och gäss på vårflyttning från Västafrika och Vadehavet till Sibirien
- 67 Arvidsson, B. L.
Boström, U.
Dahlén, B.
de Jong, A.
Kolmodin, U.
Nilsson, S. G. The importance of mires as breeding habitat for wetland birds in Sweden
Myrarnas betydelse som häckningsbiotop för våtmarksfåglar
- 77 Nilsson, L.
Persson, H. Feeding areas and local movement patterns of post-breeding Greylag
Geese *Anser anser* in South Sweden
Furageringsområden och lokala rörelsemönster hos icke häckande grågäss i södra Sverige

Short Communications - Korta rapporter

- 91 Andersen, G. S.
Gylseth, P. Blåstrupens *Luscinia s. svecica* trekkveier
The migration routes of the Bluethroat Luscinia s. svecica