

Utgitt av Universitetsforlaget / Universitetsforlaget, Oslo (1991) / 978-82-03-10000-0

Kolbjørn Skipnes

Blant kosmopolitter

Om fuglenes vandringer



Selv om fuglenes vandringar alltid har interessert menneskene, har nesten all informasjon om de sesongmessige vandringene blitt samlet fra midten av det nittende århundret og særlig i de siste årtiene. I dag finnes det enorme mengder av litteratur om fugletrekk, basert på omfattende felt- og laboratoriestudier. Denne artikkelen gir et kort sammendrag av utvalgte deler av denne litteraturen.

Fuglene viser stor variasjon i hvor stor grad de endrer utbredelsesområdet i løpet av året. Noen holder seg på samme stedet året rundt, mens andre foretar lange vandringar fra den ene verdensdelen til den andre. De mest utpregede trekkfuglene foretar årlige vandringar mellom faste hekkeområder og faste overvintringsområder. Verdens lengste trekk har rødnebbternene (*Sterna paradisaea*), som kan hekke helt nord til nordspissen på Grønland og trekke helt sør til Antarktis. Hvert år trekker disse ternene ca. 38 000 km (Annon. 1989). De lengste trekkene blant spurvefuglene er også imponerende. Således trekker de steinskvettene (*Oenanthe oenanthe*) som hekker i Alaska, vestover via Sibir til Afrika, en tur på over 10 000 km hver vei. Steinskvetter som hekker i det østlige Canada og Grønland trekker non-stop opptil over 3000 km når de krysser Atlanteren. Denne turen kan ta over 100 timer og medføre at steinskvettene halverer sin kroppsvekt, fra ca. 40 g når de starter fra Grønland til ca. 20 g når de ankommer Frankrike/Spania (Alerstam 1981, Conder 1989, Perrins 1986). Også disse steinskvettene overvintrer i Afrika, nær overvintringsområdene til de som kommer fra Alaska.

Fuglenes vandringar er nært knyttet til reproduksjon, næringsøk, klima og vær. Den omfattende invasjonen av Arktis under den korte sommeroppblomstringen er et tydelig eksempel. Da vil snø- og isfrie områder gi en rikelig tilgang på friske planteskudd, frø, bær, insekter, fisk og annen mat. Når områdene blir mer ugjestmilde eller direkte farlige, er det nødvendig å trekke til gunstigere områder.

Bilde på side 91:

Fig. 1. I motsetning til steinskvettene trekker låvesvalene ikke alltid til Afrika, bare de europeiske populasjonene. De amerikanske populasjonene trekker til Sør-Amerika, de asiatiske til India og De indonesiske øyer.

In contrast to the Wheatears the Swallows do not always migrate to Africa. Depending on their breeding areas they winter in South America, Afrika or Southern Asia.

*Torfinn Reve

Fig. 2. Rødnebbternene utfører de mest omfattende trekk av alle fugler. De overvintrer ved den antarktiske pakkisen.

The Arctic Terns are performing the most extensive migrations of any bird. The main wintering area lies in Antarctic pack ice.

* Kolbjørn Skipnes

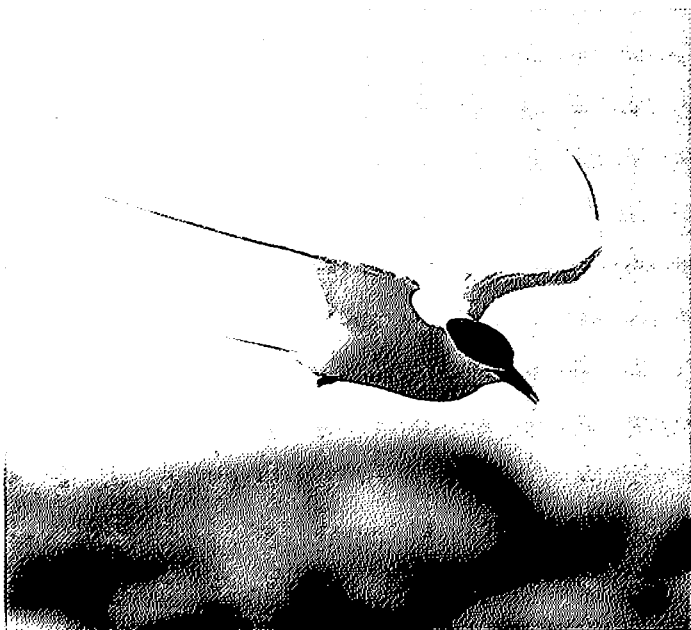


Fig. 3. Steinskvettene har en meget vid utbredelse. Alle steinskvettpopulasjonene overvintrer i Afrika. De som hekker i Alaska, flyr over 10.000 km på turen til overvintringsområdene i Afrika, det lengste trekket blant spurvefuglene.

Wheatears breeding in Alaska are performing the most extensive passerine migration. All populations breeding in North America, Greenland, Europe and Asia winter in Africa.

* Magnar Bø



Stand- og streiffugler

Standfugler oppholder seg på samme stedet året rundt. I Norge er det få arter som kan regnes som standfugler. Eksempler på standfugler er gråspurv (*Passer domesticus*), skjære (*Pica pica*) og kattugle (*Strix aluco*). Streiffuglene sprer seg i alle himmelretninger etter forplantningsseongen. Likevel har mange streiffugler en tendens til å spre seg i sørlig eller sørvestlig retning om høsten. Som regel vil bare deler av en bestand (særlig ungfugler) være streiffugler, mens resten er standfugler. Eksempler på dette finner vi bl.a. hos mange meisearter. Det finnes også *overgangsformer* mellom standfugler og trekkfugler. Gamle svarttrosthanter (*Turdus merula*) er således ofte standfugler, mens hunnene og de yngre hannene er trekkfugler (Perrins 1986).

Ulike trekktyper

Partielt trekk.

Ulike populasjoner (samlinger av alle fugler av en art innenfor begrensede områder), av og til også ulike individer i en populasjon, viser gjerne store forskjeller i trekkmønsteret. Andelen av fugler som trekker øker ofte mot nord.

Rødstrupene (*Erithacus rubicula*) er eksempel på *en slik geografisk variasjon* i trekkdriften. I Finland trekker alle rødstrupene ut av landet. I Norge trekker de fleste rødstruper, men noen overvintrer, særlig på Sørvestlandet. I England er det bare en mindre del som trekker, mens de spanske rødstrupepopulasjonene er standfugler (Perrins 1986).

Burforsøk med munk (*Sylvia atricapilla*) har vist at den geografiske variasjonen i trekkdrift har et *genetisk grunnlag*. Fugler som holdes i fangenskap viser en trekkuro på de tidspunkter som de normalt skulle trekke. Alle de vestlige populasjonene av munk trekker, mens bare deler av de afrikanske populasjonene gjør dette. Trekkuroen hos en serie munker varierte mye. Den var mest intens og langvarig hos finske fugler, markert svakere og mer kortvarig hos fugler fra Afrika. Fugler fra Tyskland viste alle trekkuro, mot bare 23 % fra et afrikansk utvalg. Tysk-afrikanske hybrider, som var oppfostret i fangenskap, viste en intermediær trekkdrift i forhold til foreldrene, både med hensyn til intensitet og varighet. Disse eksperimentene viser at trekkdriften må være genetisk betinget (Berthold 1984, Waterman 1989).

Alder og kjønn har også betydning for trekkdriften hos mange arter. Yngre fugler trekker oftere enn eldre og hunner oftere enn hanner hos svarttroster. Svaner og gjess danner par som varer livet ut, og kjønnene trekker sammen, mens trekkmønsteret hos ender er svært forskjellig. Ved en studie av fem andearter trakk hannene, som ikke deltar i rugingen, til myteområdene tidlig i rugeperioden. Etter mytingen dro de til de nordligste delene av artenes overvintringsområder. Hunnene ble en god stund tilbake på hekkplassene og foretok mytingen der. Tidlig på vinteren nådde de hannenes overvintringsområder, og for en stor del fløy de forbi disse og overvintret lengre sør (Owen & Black 1990, Perdeck & Clason 1983, Perrins 1986). Også varierende *klima* vil ofte påvirke andelen av fugler som trekker. I Skandinavia vil den delen av en bokfinkpopulasjon (*Fringilla coelebs*) som overvintrer, ha større problemer med å overleve i harde vintre enn i milde vintre. Derfor vil andelen av fugler som trekker være større etter harde vintre enn etter milde (Perrins 1986).

Fig. 4. Teistene trekker i mindre grad bort fra hekkeområdene enn andre alkefugler og de fleste andre sjøfugler. I store deler av utbredelsesområdet er de stand- og streiffugler.

The Black Guillemot shows less movement than other west Palearctic Alcidae and most other seabirds.

* Kolbjørn Skipnes



Invasjoner

Mange fugler har et meget varierende trekkemønster. F.eks. foretar vesteuropeiske vipper (*Vanellus vanellus*) i enkelte år ekstra lange trekk sørover. Dette skjer i år med spesielt kalde perioder i de normale vinterhabitater, slik at bakken fryser til og næringstilgangen blir dårlig. I Spania kalles vipene ofte for "frostfuglene", fordi deres værinduserte bevegelser gjerne er et forvarsel om kaldt vær.

Uregelmessige utvandringar kan også være betinget av store variasjoner i næringsproduksjonen fra år til år. I næringsrike år blir ungeproduksjonen ekstra stor, og som en følge av den høye populasjonstettheten vil en stor del av populasjonen, hovedsaklig årets produksjon, trekke ut av det normale utbredelsesområdet. På den måten oppstår det i enkelte år *invasjoner* av arten i områder der de normalt ikke holder til.

Typiske invasjonarter er gjerne avhengige av bare en eller to næringsarter, som varierer kraftig fra år til år. De omfatter i første rekke frøpisere og visse rovfugler og ugler som er avhengige sykliske byttedyrpopulasjoner (f.eks. smågnagere).

Frøpisere. Frøproduksjonen til trærne kan variere enormt fra år til år. Mange trær trenger mer enn ett år til å akkumulere de byggestoffer som er nødvendige for å produsere frukt. Intervallene mellom frøårene er lengre mot nord, hvor vekstsesongen er kortere. Gran har f.eks. en tendens til å ha frøår hvert 2. eller 3. år i sentrale strøk av Europa, mens avstanden mellom frøårene er 3-4 år eller mer lengre nord. For å få et godt frøår må været være fint og varmt høsten i forveien, når knoppene dannes, og under blomstringen om våren. Hvis værforholdene om våren er dårlige, kan frøsettingen bli utsatt ett år. I et bestemt område vil derfor de fleste trær av en art være i fase med hensyn til frøsettingen, siden de påvirkes av det



Fig. 5. Nøttekråka er en frøtende invasjonsart.

Nutcracker, a seed-eating irruptive bird.

* Magnar Bø

samme klimaet. Resultatet blir en enorm næringstilgang i enkelte år, fulgt av ekstrem næringsknapphet i de påfølgende år.

Trær i vidt forskjellige områder kan ha frøår i forskjellige år, slik at næringstilgangen kan være god i noen områder, mens den er dårlig i andre. Videre kan de gode næringsområdene i enkelte år være relativt mange og spredt over store landområder, mens de i andre år er få og ligger langt fra hverandre.

Fugler som er avhengige av slike frø, vil ofte konsentreres på områder med god næringstilgang i den aktuelle tidsperioden. De fleste fugler trekker hver vår og høst, men de kan hekke og overvintre i forskjellige områder i påfølgende år. De ulike hekkepopulasjoner vil derfor variere sterkt med variasjonene i frøårene. Det samme gjelder overvintringsområdene. Fuglene har en tendens til å begrense vandringene når de finner gode næringsområder. Derfor vil lengden av vandringene variere mye fra år til år. Det er bare i år hvor fuglene er spesielt tallrike, eller når det er næringsknapphet over store områder, at de trekker til de fjerneste overvintringsområder, slik at disse områdene da får en invasjon av arten det året. Ofte vil flere arter foreta en utvandring fra de samme områdene, på grunn av at flere næringsplanter i et område får et dårlig år samtidig. Næringsmangel som leder til ekstra lange vandringer, vil være særlig markerte hvis populasjonene er spesielt store. Dette skjer ofte, fordi gode frøår normalt følges av dårlige (Newton 1972, Bock & Lepthien 1976).

De vide og varierende overvintringsområdene til invasjonsarter, og den svake stedtrokapsen disse artene har til hekkeområdene, er atferdsmessige egenskaper som bidrar til at fuglene bedre mestrer de store variasjoner i næringstilgangen. Dette står i kontrast til de mer retningsbestemte trekkene til relativt faste overvintringsområder og den sterke stedtrokapsen til hekkeområdet hos arter som lever på et mer stabilt næringsgrunnlag.

Eksempler på frøspisende invasjonsarter er flaggspett (*Dendrocopos major*), sidensvans (*Bombycilla garrulus*), grønnsisik (*Carduelis spinus*), gråsisik (*C. flammea*), grankorsnebb (*Loxia curvirostra*), furukorsnebb (*L. pytyopsittacus*), nøtteskrike (*Garrulus glandarius*) og nøttekråke (*Nucifraga caryocatactes*).

Fig. 6. Store svingninger i smånagerpopulasjonene gjør at jordugla opptrer som invasjon-
art.

Irruptive movements are known from those species which feed on cyclic prey, emigrations occurring in the years when prey are scarce. The Short-eared Owl feed on rodents.

* Magnar Bø



Rovfugler og ugler. I likhet med mange andre fuglearter som har et stort utbredelsesområde, er også mange rovfuglearter trekkfugler i den nordligste delen av utbredelsesområdet og standfugler i de sørligste områdene. I de mellomliggende områdene trekker bare deler av bestanden (partiell trekk). Generelt kan man si at graden av trekk varierer med næringstilgangen om vinteren (Craighead & Craighead 1956, Mebs 1964).

I visse tempererte strøk varierer trekkdistansen fra år til år, slik at de fleste overvintrer i de nordligste overvintringsområdene når byttedyrtettheten er høy der, mens de trekker lengre sørover når byttedyrtettheten i nordområdene er lav. Masseutvandring er vanlige for rovfugl- og uglearter som er avhengige av sykliske byttedyrarter. Eksempler på slike byttedyr er smånagere og ryper, som gjerne har "toppår" hvert 3-4 år. Utvandringene skjer i "bunnårene", når byttedyrtettheten er lav. De forskjellige byttedyrpopulasjonene får ikke en topp samtidig i hele utbredelsesområdet, men toppårene kan være synkronisert over relativt store områder. På samme måte som hos de frøspisende invasjonartene, vil også rovfugler og ugler som opptrer som invasjonarter ofte endre hekke- og overvintringsområdene i takt med næringstilgangen (Lack, D. 1954, Newton 1979, Saurola 1989, Sulkava 1964).

Eksempler på predatorarter som kan opptre som invasjonarter er fjellvåk (*Buteo buteo*), snøugle (*Nyctea scandiaca*), jordugle (*Asio flammeus*), haukugle (*Surnia ulula*), slagugle (*Strix uralensis*) og varsler (*Lanius excubitor*).

Mytetrekk

Fuglene skifter fjærdrakten (*myter*) fra tid til annen. Oftest skjer dette på en så gradvis og systematisk måte at flyveferdigheten opprettholdes. Noen arter mister imidlertid flyve- og halefjærene samtidig, slik at de ikke er i stand til å fly på flere uker. Dette gjelder bl.a. de fleste ender, gjess, alkefugler, dykkere, rikser og traner. Før mytingen trekker flere arter til spesielle

myteområder. Dette er som regel næringsrike områder som er beskyttet mot forstyrrelser. De fleste vannfugler myter svingfjærene innen få dager etter at de har kommet til myteplassene. Gjenveksten tar oftest 3-4 uker, men f.eks. krikkender (*Anas crecca*) kan begynne å fly igjen når håndsvingsfjærene bare har nådd ca. 75% av endelig lengde. Dette er mulig fordi endene på denne tiden er 10-20% lettere enn normalt (Jehl 1990, Mead 1983, Owen & Black 1990, Salomonsen 1968, Sjøberg 1988).

Mytetrekkene er ikke bare begrenset til fugler som mister flyvefjærene samtidig, men omfatter bl.a. også en del vadefugler. Svømmesnipa (*Phalaropus lobatus*) skifter kropps-fjærene og noen få håndsvingsfjær i vestlige nordamerikanske saltsjøer før de trekker til sine overvintringsområder. Som hos vannfugler forekommer det markerte topper i trekket. Hos svømmesnipene skjer trekket til hunnene flere uker før hannene. Dette er mulig fordi det er hannene som ruger ut eggene og foretar ungepasset. I Great Salt Lake, Utah, kan det samles opp til 400.000 svømmesniper i enkelte år. (Jehl 1987, 1988, 1990).

En viktig forskjell mellom mytetrekkene og trekkene mellom hekkeplassene og overvintringsområdene, er at mytetrekkene kan skje i helt andre trekkretninger enn de førstnevnte trekkene. Mytetrekkene til gjess skjer gjerne mot nord, mens trekkene til overvintringsområdene skjer mot sør. Det er ikke alltid at alle alderskategorier og kjønn deltar i mytetrekket. Forskjellige deler av en populasjon kan dessuten gjennomføre trekket til forskjellige tidspunkter. Hos f.eks. kvinender (*Bucephala clangula*) skjer mytingen først hos ungfuglene. Deretter trekker de voksne hannene, mens de voksne hunnene myter til slutt (Jepsen & Jensen 1973). Oftest er myteområdene svært begrensede, med et relativt stort antall og en høy tetthet av mytende fugler (Jehl 1990, Salomonsen 1968).

Hos de fleste ender deltar hannene ikke i oppfostringen av ungene. De drar gjerne fra hekkeplassene kort etter at parringstiden er over og samles på hannenes myteområder. Hos gjess forblir begge kjønn sammen med ungene til etter at de er flyvedyktige. De foretar derfor mytingen av vingefjærene på hekkeplassene. Mytetrekk blir imidlertid foretatt av ikkehekkende fugler og fugler som har hatt mislykket hekking (Cramp 1977, Jehl 1990, Owen & Black 1990).

Et av de mest kjente mytetrekkene i Europa finner vi hos gravender (*Tadorna tadorna*). Over 90% av de vesteuropeiske gravender, ca. 200.000 ender, trekker til De frisiske øyer utenfor Tyskland. Dette trekket omfatter ikkehekkende fugler om våren og voksne hanner og hunner om sommeren (Jehl 1990). Etter mytingen trekker mange av fuglene tilbake til hekkeplassene.

Den største myteplassen som er beskrevet er Mono Lake i California. Ved en undersøkelse i årene fra 1981 til 1987 varierte maksimumstallet av svarthalsdykkere (*Podiceps nigricollis*) i Mono Lake mellom ca. 600.000 og 900.000 fugler. I tillegg kom mange fugler av andre arter (Jehl 1990).

Ikkehekkende alkekonger (*Alle alle*) forlater hekkeplassene på Grønland i slutten av juli eller i august, før hekkefuglene, og trekker nordover til de næringsrike områdene langs kanten av pakkisen (Jehl 1990). Den viktigste forskjellen mellom dette trekket og mytetrekket til vannfuglene, er at lokaliteten til myteområdene til alkekongene varierer fra år til år, avhengig av isforholdene.



Fig. 7. Grågås på myteplass.

Greylag Geese on moulting ground.

* Kolbjørn Skipnes

Svømmetrekk

Lomvier (*Uria aalge*) og polarlomvier (*U. lomvia*) har lange svømmetrekk sammen med ungene før ungene er flyvedyktige. De voksne fuglene starter mytingen på den tiden ungene forlater hekkeplassene, slik at både foreldre og unger blir flyvedyktige på den tiden. Polarlomvier som hekker på Vest-Grønland, svømmer over 1000 km sammen med ungene sine. Magellanpingviner (*Spheniscus magellanicus*) har et enda lengre svømmetrekk. De svømmer fra sydspissen av Sør-Amerika til det sydlige Brasil (Løfgren 1984). Dette er en strekning som tilsvarende en tur fra Lindesnes til Nordkapp.

Døgntrekk

Ved siden av de lengre trekkene har mange arter regelmessige døgntrekk innenfor det såkalte "home range" eller hjemstedsområdet. Dette er et område hvor fuglene oppholder seg over lengre tid (sommer eller vinter). Døgntrekk er daglige trekk mellom soveplassene og de områdene som fuglene søker næring på. Noen arter sover enkeltvis, som f.eks. rødstrupene,

mens andre søker sammen i større eller mindre grupper. Utenom forplantningstiden sover en del arter gjerne i store flokker. Dette gjelder arter som stær (*Sturnus vulgaris*), kråker (*Corvus corone*), kaier (*C. monedula*), måker og terner. I Rogaland har vi flere større overnattingsplasser for kråker. I Mosvannsområdet overnatter det f.eks. opptil ca.10.000 kråker og kaier. De store kråkeflokkene, som trekker til og fra Mosvannsområdet i halvmørket morgen og kveld, har nok imponert mange. Men dette trekket er lite sammenlignet med trekket i tilknytning til en overnattingsplass i Washington D.C., der det på det meste samles mellom 150.000 og 200.000 kråker hver kveld (Skutch, A.F. 1989).

Sesongmessig fordeling av trekket.

Noen fuglearter trekker til nokså faste tidspunkter (avhengig av daglengden på stedet), mens andre trekker til mer varierende tidspunkter (avhengig av næringstilgangen og værforholdene). Ternene er typiske eksempler på den første gruppen, "instinktugler", mens f.eks. vipene er typiske "værtrekker". Om våren er trekket hos en art ofte mer synkronisert enn om høsten.

Innenfor en art kan forskjellige kjønns- og aldersgrupper trekke til forskjellige tidspukter. Om våren vil ofte hannene ankomme hekkeplassene før hunnene, og gamle fugler før ungfuglene. Om høsten varierer trekkforløpet mye mer fra art til art. Hos f.eks. storspoven (*Numenius arquata*) overlater hunnen ungepasset til hannen og forlater landet, ofte allerede i slutten av juni. Hannene reiser i slutten av juli, mens ungene ikke trekker før i august-september.

Døgnrytme

De fleste langdistansetrekkinge spurvefugler, som trekker fra tempererte eller arktiske hekkeområder til tropiske overvintringsområder, er *natt-trekker*. De starter gjerne trekket 1-2 timer etter solnedgang. Selv om de hovedsaklig flyr om natten og lander ved soloppgang, kan noen (f.eks. steinskvetter) fly non stop i flere døgn over ugjestmilde områder. Mange av de artene som primært trekker om nettene, er insektetere i hekkesesongen, men de kan også spise frukt og bær i tiden like før trekket og i dagspausene under trekket. Utenom de ovenfor nevnte spurvefuglene trekker de fleste større fugler med aktiv ("flaksende") flukt hovedsaklig om nettene. Dette gjelder mange ender, gjess og vadere (Evans 1985, Kerlinger & Moore 1989).

De fleste kortdistansetrekkinge spurvefugler, som hovedsaklig trekker innenfor den nordlige tempererte sone, er *dagtrekker*. De starter gjerne trekket like før soloppgang, men i motsetning til natt-trekkerne trekker de som regel i bare noen få timer før de stopper for å spise. De kortdistansetrekkinge spurvefuglene er ofte frø- og fruktspisere (Evans 1985).

Sveveflyvere, som stork og mange rovfugler, trekker hovedsaklig midt på dagen, når de kan utnytte termikkvinder som dannes ved soloppvarmingen (Evans 1985, Kerlinger & Moore 1989).



Fig. 8. Rødvingetrosten er en av våre vanligste natt-trekkere.

The Redwing, a nocturnal migrant.

* Magnar Bø

Vade- og måkefugler kan starte på et hvilket som helst tidspunkt på døgnet, siden deres aktivitetsmønster er så avhengig av tidevanns-syklusen. De starter trekket på det tidspunktet som de normalt ville ha flydd til sin florasteplass (Evans 1985).

Energetikk og vannøkonomi under trekk

Vindtunneleksperimenter med duer har vist at duene i begynnelsen av en lengre flyvetur hovedsaklig forbruker karbohydrater som drivstoff. Imidlertid vil de i løpet av den første timen gradvis gå over til å forbruke fett, som etter hvert overtar helt som drivstoff på resten av flyveturen (Nachtigall 1990). Fett er et meget velegnet drivstoff på lengre flyveturer og er hoveddrivstoffet til fuglene på trekket, da det frigis over dobbelt så mye energi pr. vektenhet ved forbrenningen av fett som ved forbrenning av karbohydrater. Videre vil en som et biprodukt av fettforbrenningen få produsert vann, som kan være en begrensende faktor for hvor langt en fugl kan fly non-stop (Blem 1980, Meier & Fivizzani 1980, Nachtigall 1990, Ramenofsky 1990). Når fett forbrennes under flukten, vil det produseres ca. 39 kJ energi og 1 g vann pr. gram fett som forbrennes (Nachtigall 1990).

Siden hoveddrivstoffet under trekket som regel er fett, vil trekkfuglene ofte lagre betydelige mengder fett før og under trekket. Fettmengden er positivt korrelert med trekkdistansen. Langdistansetrekkere kan bli så fete at kroppsvekten kan bli opptil 100% over kroppsvekten ellers i året. Fettlagringen er særlig stor foran kryssinger av større økologiske barrierer som hav- og ørkenområder (Alerstam & Lindstrøm 1990, Bairlein 1990, Berthold 1975, Blem 1980, Løvei 1989).

Under flukten frigir duene mer varmeenergi enn den som er nødvendig for å opprettholde en konstant kroppstemperatur. De får derfor behov for å frigi en del varmeenergi til omgivelsene.



Fig. 9. For avreise fra stoppestedene på trekket avsetter steinvenderne og de fleste andre vadefugler energireserver i form av fett.

Before departure from staging posts, most shorebirds increase in body mass, a result chiefly of deposition of fat. In Turnstones this is achieved by increasing intake rate and decreasing vigilance.

* Kolbjørn Skipnes.

Ved økende lufttemperaturer avtar den energimengden som kan avgis ved konduksjon og konveksjon, og en stadig større del av overskuddsvarmen må da frigis ved fordampingsvarme via utåndingsluften. For å unngå dehydrering (uttørring), pleier duene i det lengste å unngå å benytte fordampningsavkjøling. Ved lave temperaturer holder duene føttene skjult under fjærdrakten, mens de ved temperaturer over ca. 7,5 grader Celsius lar føttene henge under fjærdrakten for å avkjøle seg (Nachtigall 1990).

Ved temperaturer under 5 grader Celsius vil den metabolske vannproduksjonen (ved fettforbrenningen) være lik eller overstige vanntapet ved fordampningsavkjøling. Ved høyere temperaturer vil flyvetiden og dermed også flyvelengden være begrenset av dehydreringsprosesser framfor mangel på drivstoff. Undersøkelser tyder på at duene kan tolerere et vanntap på ca. 5% av kroppsvekten. Med dette som utgangspunkt er det beregnet at de kan fly non-stopp i bare et par timer og tilbakelegge 90 km ved en utetemperatur på 25 grader Celsius. Ved 10 grader Celsius kan de fly i ca. 15 timer og tilbakelegge 650 km (Nachtigall 1990).

Hvis lufttemperaturerne som fuglene flyr i, ligger over de temperaturer hvor en stor andel av den produserte energien kan frigis uten fordampningsvarme, vil fuglene bli dehydrert ved fordampningsavkjøling og tvunget til å avbryte flukten uten at energireservene er blitt oppbrukt. For å redusere dette problemet pleier mange fugler å regulere flyvehøyden til de når en gunstig temperatur når de skal fly lengre strekninger uten muligheter for å drikke vann. Langdistansetrekkere trekker gjerne også om nettene, noe som er særlig gunstig når de skal krysse varme strøk (Bierbach 1990, Kerlinger & Moore 1989, Nachtigall 1990).

Orientering

Fuglene foretar ofte lange flyveturer, ikke bare på regulære trekk, men også på næringssøk i tilknytning til oppfostring av unger. Enkelte sjøfuglarter (stormfugler) drar regelmessig på turer på inntil 1000 km etter mat til ungene (Løfgren 1984). De er i stand til å finne veien tilbake til hekkeplassene etter å ha fløyet i dagevis over åpent hav, uten å se fastland eller øyer. Noen fugler vender hvert år tilbake til den samme reirplassen fra overvintringsområder som ligger mange tusen kilometer fra hekkeplassen. Hos mange vannfugler, som danner par i overvintringsområdene, har det blitt påvist at det er hunnens troskap til oppvekstområdet som leder maken til sitt hekkeområde. Dette kan ofte ligge langt fra klekkestedet til hannen (Owen & Black 1990).

De hjelpemidlene som fuglene benytter til å finne veien til bestemmelsesstedet, varierer fra art til art, med erfaring, tid på døgnet og værforholdene. Det har blitt utført utallige eksperimenter i forsøket på å finne ut hvilke faktorer som har betydning for navigeringen. I mange tilfeller har en benyttet trekkfugler i bur. Hvis en ung trekkfugl holdes i fangenskap i et konstant kunstig miljø på det tidspunktet hvor den normalt ville være på trekk, vil den periodevis hoppe og flakse omkring i buret. Den viser såkalt *trekkuro*. Det har blitt påvist at langdistansetrekkere har vist trekkuro i lengre perioder enn kortdistansetrekkere. Trekkuroen hos trekkfugler har også en *retningskomponent*, som kan registreres automatisk på en trykkfølsom sitteplass. Dette er gjerne en plass hvor fuglene får farge på beina. Fuglene hopper og flakser i mange retninger og avsetter fargemerker. Hvis en regner ut gjennomsnittsretningen over f.eks. en måneds tid, ser en at fuglene stort sett vender seg i den normale trekkretningen (Baker 1984, Berthold 1984, Waterman 1989).

Solen er en viktig faktor ved orienteringen, med et element av *lidskompensasjon* for å ta hensyn til solas tilsynelatende bevegelse over himmelen. Burfugler endrer retningen etter som solas tilsynelatende posisjon endres ved hjelp av speil. De endrer også sin vinkel til en fast, kunstig sol i løpet av dagen. Videre vender de seg 90 grader dersom deres indre klokke endres med 6 timer ved at de holdes i et kunstig døgn, hvor lys-mørkesyklusen er forskjøvet 6 timer (Baker 1984, Waterman 1989). 90 grader tilsvarer solas tilsynelatende bevegelse over himmelen i løpet av seks timer.

Jordas rotasjon medfører også at stjernehimmelen tilsynelatende foretar en rotasjon. På den nordlige halvkule synes himmelen å rotere om en akse som går igjennom Polaris, polar-

stjernen. Hvis stjernene er synlige, skjer det en kompassorientering som ikke er påvirket av endringer i den biologiske klokken. Dette tyder på at det er *stjernemønsteret og deres relasjoner til Polaris* som blir brukt for å bestemme himmelretningen. Detaljstudier av dette har blitt utført på spurvefugler i bur under buen på et planetarium. De uerfarne fuglene lærer først punktet med minst mulig rotasjon på nattehimmelen og relasjonen til stjernemønsteret (som ikke behøver å være det naturlige). Senere blir stjernemønsteret benyttet for å bestemme nord-sydretningen (Baker 1984, Matthews 1985).

Natt-trekkere trekker helst under klar eller delvis klar himmel, slik at holdepunkter fra stjernehimlen kan brukes ved navigeringen. Imidlertid foregår det også trekk i overskyet vær. Dette har stimulert interessen for studier av fuglenes navigasjon i relasjon til jordens magnetfelt. Det har vist seg at fugler har kunnet orientere seg i den riktige retningen i lukkede rom og har endret retningen når man har dreiet et magnetfelt omkring rommet. Det er ting som tyder på at det magnetiske kompasset blir brukt til å kalibrere sol- og stjernekompasset. Hvordan fuglene utnytter magnetfeltet er uklart, men det har vært foreslått at magnetjernsteinskrystaller (som har blitt funnet i hodet på fugler) kan være hjelpemiddel (Baker 1984, Matthews 1985, Waterman 1989).

Når trekkfugler kommer ut av kurs, på grunn av vind eller at de blir forflyttet eksperimentelt, vil unge fugler ha en tendens til å fortsette i den programmerte retningen. Eldre fugler, som har erfaring fra minst ett trekk, har derimot en tendens til å korrigere for avdrift og på den måten nå det normale vinterkvarteret (Baker 1984, Matthews 1985).

Ved *forflytningseksperimenter* har mange fugler vendt tilbake til hjemstedet fra imponerende lange avstander. Eksperimentene utføres helst med hekkefugler, siden motivasjonen for å vende tilbake er ekstra sterk hos disse, og fordi det da bare er nødvendig å kontrollere et begrenset område rundt reiret. En ringmerket havlire (*Puffinus puffinus*) trakk fra De britiske øyer til Brasil på 16 dager. Dette er en strekning på 11.840 km, slik at gjennomsnittshastigheten var på 740 km/dag. Ved et annet forflytningseksperiment fløy en laysanalbatross (*Diomedea nigripes*) en strekning på 5150 km på 10 dager (515 km/dag). Disse og mange kortere distanser har blitt tilbakelagt på tider som indikerer en mer eller mindre rettlinjert flukt til hjemstedet. Orientering mot hjemstedet har også blitt demonstrert mens fuglene enda har vært innenfor synsfeltet til observatøren (Løfgren 1984, Matthews 1985).

Hovedmengden av eksperimentarbeidet har konsentrert seg om spredningen av de punktene hvor fuglene har forsvunnet ut av syne ved individuelt frigitte fugler. Distansene som fuglene har blitt fulgt, har gradvis blitt øket, i noen tilfeller ved hjelp av små radiosendere som har blitt festet på ryggen til fuglene. Albatrosser har blitt fulgt Stillehavet rundt via satellittoverføring. Tamduen (*Columba livia*) har vært den mest brukte arten ved forflytningseksperimenter. Dette fordi tamduene er lette å holde i fangenskap i stort antall og kan oppales under kontrollerte betingelser. Skjønt de stammer fra ikketrekkende fugler, har fugler blitt selektert over mange generasjoner til et stadium der mange vil trekke hurtig hjem etter å ha blitt forflyttet hundrevis av kilometer. Det har blitt argumentert med at hvis duer kan utføre navigasjonsmessige oppgaver, kan langdistansetrekkere gjøre det enda bedre.



Fig. 10. Duer har blitt mye brukt ved forflytningseksperimenter.

Pigeons have been much used in homing experiments.

* Kolbjørn Skipnes

Orientering til hjemstedet innen få kilometer fra hjemstedet skjer ved hjelp av *visuell gjenkjenning av kjente landemerker*. Lengre fra hjemstedet har flere forskere funnet en "disorienteringssone". Først ved avstander på over 80 km gjenoppstår en sikker orientering mot hjemstedet. Dette tilsynelatende kravet på en minimumsforflytning har resultert i begrepet "*navigasjonsgradnett*" eller kart. Dette synligjør minst to fysiske egenskaper som varierer mer eller mindre regelmessig på en kvantitativ måte over jordens overflate. Verdiene til faktorene ved frigivelsespunktet (hvis dette er tilstrekkelig langt borte) vil være registrerbart forskjellig fra de hjemlige verdiene og indikere sin relative posisjon på gradnettet, og derfor også retningen som fuglen må fly for å komme hjem (Matthews 1985).

En lang rekke eksperimenter antyder at *luktesansen* kan spille en rolle ved orienteringen mot hjemstedet. Denne har blitt påvirket ved kirurgisk eller annen påvirkning av nervebaner og lukteorganer, eller ved å endre vindretningen ved hjemstedet. Teorien går ut på at duene bygger opp et olfaktorisk kart av området rundt hjemstedet, idet de assosierer en type lukt med en bestemt vindretning, og en annen med en annen lukt osv. Det finnes motstridende data, og et slikt system kan ikke være effektivt på stor avstand fra hjemstedet (Matthews 1985).

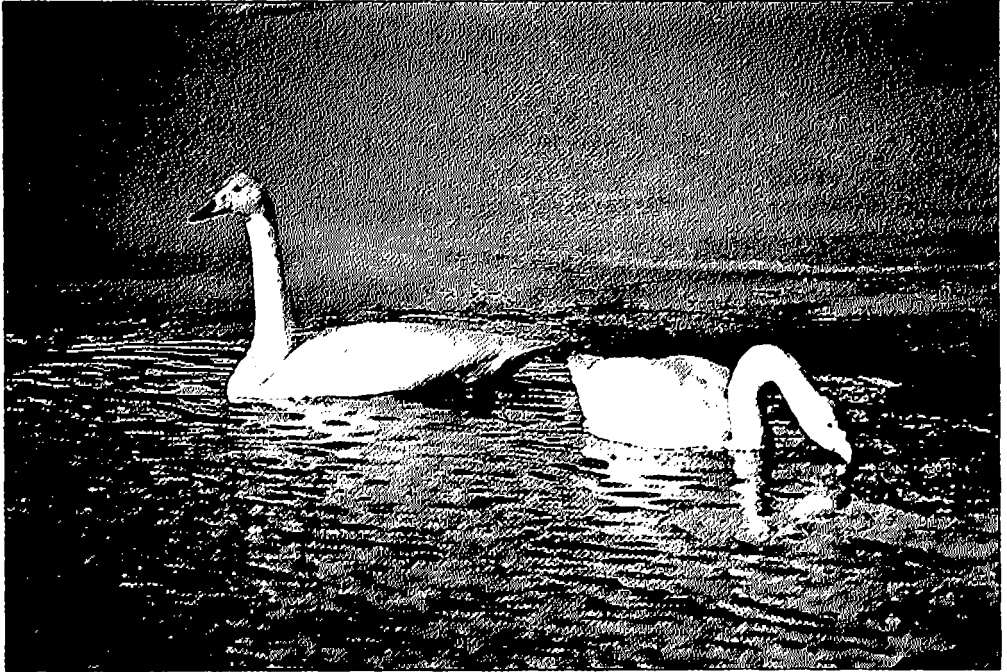


Fig. 11. Sangsvanene er en av de artene som hekker i arktiske strøk, og som overvintre i Rogaland.

The Whooper swan are one of the arctic breeding species wintering in Rogaland.

* Torfinn Reve

Litteratur:

- Alerstam, T. 1981. The course and timing of bird migration. In Aidley, D. J. (ed.) *Animal Migration*, pp. 9-54. Cambridge: Cambridge University Press.
- Alerstam, T. & Lindström, Å. 1990. Optimal Bird Migration: The relative Importance of Time, Energy, and Safety. In Gwinner, E. (ed.) *Bird Migration. Physiology and Ecophysiology*, pp. 331-351. Berlin: Springer-Verlag.
- Annon. 1989. *Bird Movements and Migration. RSPB Project Guide*.
- Bairlein, F. 1990. Nutrition and Food Selection in Migratory Birds. In Gwinner, E. (ed.) *Bird Migration. Physiology and Ecophysiology*, pp. 198-213. Berlin: Springer-Verlag.
- Baker, R. R. 1984. *Bird Navigation: the solution of a mystery?* London: Hodder and Stoughton.
- Berthold, P. 1975. Migration: Control and Metabolic Physiology. In Farner, D. S. & King, J. R. *Avian Biology*. Vol. 5, pp. 77-128. London: Academic Press.
- Berthold, P. 1984. The endogenous control of bird migration: a survey of experimental evidence. *Bird Study* 31: 19-27.
- Bierbach, H. 1990. Strategies of Trans-Sahara Migrants. In Gwinner, E. (ed.) *Bird Migration. Physiology and Ecophysiology*, pp. 352-367. Berlin: Springer-Verlag.
- Blem, C. R. 1980. The energetics of Migration. In Gauthreaux, S. A. Jr. *Animal Migration, Orientation, and Navigation*. Pp. 175-223. London: Academic Press.
- Conder, P. 1989. *The Wheatear*. London: Christopher Helm.
- Cramp (chief ed.). 1977. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Vol 1. Oxford: Oxford University Press.

- Craighead, J. J. & Craighead, F. C. 1956. Hawks, owls and wildlife. Pennsylvania: Stackpole.
- Evans, P. R. 1985. Migration. In Campbell, B. & Lack, E. (eds.) A Dictionary of Birds, pp. 348-352. Calton: Poyser.
- Jehl, J. R. Jr. 1987. Molt and moult migration in a transequatorially migrating shorebird: Wilson's phalarope. *Ornis Scand.* 18: 173-178.
- Jehl, J. R. Jr. 1988. Biology of the eared grebe and Wilson's phalarope in the nonbreeding season: a study of adaptations to saline lakes. *Stud. Avian Biol.* 12.
- Jehl, J. R. Jr. 1990. Aspects of the Molt Migration. In Gwinner, E. (ed.) Bird Migration. Physiology and Ecophysiology. pp. 102-113. Berlin: Springer-Verlag.
- Jepsen, P. U. & Jensen, A. H. 1973. The distribution and numbers of goldeneye (*Bucephala clangula*) moulting in Denmark. *Dan. Rev. Game Biol.*: 1-8.
- Kerlinger, P. & Moore, F. R. 1989. Atmospheric structure and avian migration. In Power, D. M. (ed) Current Ornithology. Vol.6, pp.109-142. New York: Plenum Press.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford: University Press.
- Lövei, G. L. 1989. Passerine Migration between the Palaearctic and Africa. In Power, D. M. (ed) Current Ornithology. Vol.6, pp.143-174. New York: Plenum Press.
- Løfgren, L. 1984. Ocean Birds. Their breeding, biology & behaviour. London: Croom Helm.
- Matthews, G. V. T. 1985. Navigation. In Campbell, B. & Lack, E. (eds.) A Dictionary of Birds, 378-379. Calton: Poyser.
- Mead, C. 1983. Bird Migration. Rushden: Country Life Books.
- Mebs, T. 1964. Zur Biologie und Populationsdynamik des Mausebussards (*Buteo buteo*). *J. Orn.* 105: 247-306.
- Meier, A. H. & Fivizzani, A. J. 1980. Physiology of Migration. In Gauthreaux, S. A. Jr. Animal Migration, Orientation, and Navigation. Pp. 225-282. London: Academic Press.
- Nachtigall, W. 1990. Wind Tunnel Measurements of Long-Time Flights in Relation to the energetics and Water economy of Migrating Birds. In Gwinner, E. (ed.) Bird Migration. Physiology and Ecophysiology, pp.319-327. Berlin: Springer-Verlag.
- Newton, I. 1972. Finches. London: Collins.
- Newton, I. 1979. Population ecology of Raptors. Berkhamsted: Poyser.
- Perdeck, A. C. & Clason, C. 1983. Sexual differences in migration and winter quarters of ducks ringed in the Netherlands. *Wildfowl* 34: 137-143.
- Perrins, C. 1986. Europas fugleliv. Norsk utg. Ree, V. (ed.). Oslo: Gyldendal norsk forlag.
- Owen, M. & Black, J. M. 1990. Waterfowl Ecology. Glasgow: Blackie.
- Ramenofsky, M. 1990. Fat Storage and Fat Metabolism in Relation to Migration. In Gwinner, E. (ed.) Bird Migration. Physiology and Ecophysiology. pp.214-231. Berlin: Springer-Verlag.
- Salomonsen, F. 1968. The moult migration. *Wildfowl* 19: 5-24.
- Saurola, P. 1989. Breeding Strategy of the Ural Owl *Strix uralensis*. In Meyburg, B.-U. & R. D. Chancellor (eds.) Raptors in the Modern World, pp.235-240. World Working Group of Birds of Prey and Owl (WWGBP): London.
- Sjöberg, G. 1988. The flightless period of free-living male Teal *Anas crecca* in northern Sweden. *Ibis*: 164-171.
- Skutch, A. F. 1989. Birds Asleep. Austin: University of Texas Press.
- Sulkava, S. 1964. Zur Nahrungsbiologie des Habich, *Accipiter gentilis* (L.). *Aquilo*, Ser.Zool. 3: 1-103.
- Waterman, T. H. 1989. Animal navigation. New York: Scientific American Library.

Summary

Although bird movements and migration has always fascinated Man, nearly all information on the seasonal movements of birds has been gathered since the middle of the nineteenth century and most within the last few decades. Today there is an enormous quantity of literature on bird migration resulting from extensive field and laboratory studies. This article gives a brief summary of some of the literature on bird migration.

The bird movements enable the birds to exploit favorable geographical areas and habitats. Seasonal migrations are responses to changes in food availability brought about by the annual climatic cycle. Those movements of bird populations occur at predictable times of each year, between breeding and non-breeding areas.

Irruptions are movements in which the proportion of birds leaving the breeding range, and the distance travelled, varies from year to year. Typically, irruptive species have diets based on one or two food types, which fluctuate greatly from year to year.

Moult is the shedding and replacement of plumage, in order to maintain a high level of flight performance, to assist in regulation of body temperature and to allow seasonal appearance. In some birds, for example ducks, geese and swans, divers and grebes, all flight feathers are shed simultaneously and the birds become flightless for several weeks. Because they are vulnerable to predators at this period, some species perform a moult migration to a relatively safe moulting area.

The energetics of the birds are closely related to the temporal patterns of migrations, distances to be travelled, and barriers to be crossed. Fat is the main fuel during bird migration. It provides more than twice as much energy per gram as does carbohydrates. The use of fat during flight produces a metabolic energy of 39 kJ and 1 g metabolic water per gram. Flight requires high rates of energy expenditure and may result in production of heat that is several times greater than that of resting birds. Excess heat is partly dissipated by evaporative water loss from the respiratory tract. The remainder is lost through radiation and convection. At higher ambient temperatures that proportion of heat produced that can be dissipated by non-evaporative mechanisms declines and evaporative mechanisms must be employed to a greater extent. Because flight time and thus flight distance at higher temperatures is limited by dehydration processes rather than by lack of fuel, it is of importance to the birds that they reduce the water loss. This can be achieved by nocturnal migration and flying at higher altitudes.

The birds seem to have several alternative methods to find their way from one place to another. Experienced birds can use familiar landmarks and celestial navigation, in which the sun, moon, planets and stars are used to obtain positional, directional, or temporal information. Magnetic, olfactory and acoustic clues may also play a role in finding the way.

Forfatters adresse/Author's address:

Kolbjørn Skipnes
Professor Hansteens gt. 77
N-4021 Stavanger