



UPPSALA
UNIVERSITET

Global nedgång av migrerande fåglar

Vart tar flyttfåglarna vägen?

Carl Lehto

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2012
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

Fåglars migration är ett globalt fenomen som uppskattas involvera ungefär hälften av alla 10000 fågelarter. Forskning de senaste 30 åren har visat att populationer av flyttfåglar uppvisar tydligt minskande trender. Studierna visar att det är ett globalt problem, som rör fågelarter över alla kontinenter. Orsakerna bakom de vikande populationerna är ännu inte klarlagda, men det är tydligt att flyttfåglar idag hotas från ett flertal håll. Habitatförstörelse, klimatförändringar, jakt och kollisioner med byggnader är några av de faktorer som diskuterats som möjliga bakomliggande faktorer. I denna översiktsartikel beskriver jag grundläggande karaktärer hos flyttfåglar samt kunskapsläget kring populationstrenderna och de bakomliggande orsakerna. Jag diskuterar även möjliga åtgärder för att förbättra den nuvarande situationen.

Inledning

Människan har alltid fascinerats och förundrats av det enorma skådespel som utgörs av djurs säsongsbundna migrationer. Migration är ett utbrett fenomen, som berör djur från många taxa. Exempel hittas bland fiskar, amfibier, insekter, däggdjur, kräddjur, men framförallt hos fåglar (Dingle & Drake 2007). Man uppskattar att ungefär hälften av alla 10000 fågelarter migrerar. Många av dessa förflyttningar är över avsevärda avstånd, till exempel kan en silvertärna *Sterna paradisaea* under ett år flyga från sin häckningsplats i Sibirien eller Alaska ända ner till Antarktis och tillbaka; en sträcka på över 7000 mil (se Figur 1) (Newton 2010). Det är således ett storskaligt globalt fenomen, något som har fångat intresset hos många vetenskapsmän under de senaste århundradena. Genom biologins konstanta framfart har förståelsen för migrerande fåglar ökat; många teorier och modeller har presenterats och många har förkastats. Genom denna ökande kunskap har dock insikten om att migrerande fåglar idag möter många svåra problem framträtt (Birdlife International 2008).

Under de senaste tvåhundra åren har stora förändringar skett på jorden. Den industriella revolutionen med påföljande populationstillväxt av människor och allt högre naturresursuttag har utarmat många ekosystem, med hundratusentals artutrotningar som följd (Chapin m.fl. 2000). Den moderna människans aktiviteter har lett till utsläpp av toxiner, överexploatering av populationer, förändring av näringsnivåer och fragmentering av landskap. Under de senaste decennierna har även en ny företeelse hamnat i rampljuset: antropogent pådrivna klimatförändringar (IPCC 2007). Ingen djur- eller växtgrupp är skonad från människans framfart; vissa är dock mer drabbade än andra. Vi ser idag en global nedgång av migrerande djur, till exempel visade en studie på större flockmigrerande däggdjur att alla undersökta arter hade minskat omfattningen av sin migration, och att en fjärdedel hade upphört att migrera helt (Harris m.fl. 2009). Exempel hittas även i havet; biomassan av migrerande lax på den nordamerikanska västkusten har minskat till mindre än en tiondel efter den europeiska koloniseringen (Gresh m.fl. 2000). Då laxen dör efter att den återmigrerat till sötvatten och lekt leder detta till en näringstillförsel från havet till floderna. Den minskande mängden av migrerande lax har därmed strypt näringstillförseln till 6-7 % av ursprungliga nivåer (Gresh m.fl. 2000). Studier på migrerande fåglar visar en liknande trend; populationer av många arter av flyttfåglar har minskat signifikant jämfört med sedentära fåglar (stannfåglar) (Berthold m.fl. 1998, Robbins m.fl. 1998, Lloyd-Evans & Atwood 2004, Sanderson m.fl. 2006, Heldbjerg & Fox 2008). Där de bakomliggande orsakerna till minskad migration hos vissa djurgrupper är enkla att förstå, som i laxens fall där vattenkraftsutbyggnad direkt hindrar den från att vandra, är orsakerna till minskningarna av flyttfåglar mer komplexa. Kartläggningen av problemen är idag ett hett forskningsområde. Utöver populationsnedgångar tycks även migrerande fåglars

rörelsemönster i vissa fall vara under snabb förändring, med kortare eller till och med helt upphörande migration hos vissa populationer (Newton 2010).

I denna uppsats vill jag ge en överblick av läget för migrerande fåglar idag. Min målsättning är att beskriva de populations- och beteendeförändringar vi ser, och försöka ge en bild av de bakomliggande orsakerna till dessa förändringar. Frågan kring vilka faktorer som påverkar populationerna mest negativt tas upp: Habitatförluster har länge ansetts vara det största hotet mot biodiversitet, är fallet så även här eller är andra faktorer som jakt eller kollisioner med byggnader mer tongivande? Mycket forskning kring klimatförändringarnas negativa effekter har skett under senare år och detta kommer att undersökas i detalj. Jag ämnar också att beskriva möjliga ekologiska konsekvenser av utebliven migration; fåglar är en divers grupp organismer som utför många ekosystemtjänster. Bland fåglar hittar vi arter som pollinerar, sprider frön, äter kadaver eller skapar habitat åt andra arter; till exempel när en hackspett gör födosökshål i ett träd (Şekercioğlu 2006). Ur ett antropogent perspektiv kan fåglar spela en viktig roll i kontrollen av skadeinsekter (Koh 2008). Utrotningar av enskilda arter kan leda till stora ekologiska förändringar, till exempel anses utrotningen av passagerarduvan i Nordamerika (en art som bildade enorma migrerande flockar med miljoner individer) ha lett till att ett viktigt störningsmoment i skogen gick förlorat (Ellsworth & McComb 2003). Slutligen vill jag undersöka vilka bevarandeåtgärder som behövs för att åtgärda detta globala problem, och vilken framtida forskning som behövs.

Jag tänker börja med en grundlig genomgång av migrationsbeteendet som fenomen hos fåglar; vad som karaktäriserar en flyttfågel, hur fåglar flyttar och vilka flyttvägar som finns. Jag kommer att presentera de anpassningar som säsongsbundna flyttare uppvisar, och teorierna kring det evolutionära ursprunget till migration.

Definition av migration

Som många andra begrepp är migration ett som används på många olika sätt med flera olika betydelser. Framförallt används det på olika sätt när man rör sig mellan olika områden inom biologi; inom biogeografi kan termen till exempel användas för att beskriva förändringar av arters utbredningsområden över tid, medan man inom populationsgenetik syftar på spridning av alleler mellan populationer. När ordet används i denna artikel menas en återkommande, riktad säsongsbunden rörelse av en individ över längre avstånd, typiskt exemplifierat av en flyttfågel.

Den ekologiska och evolutionära bakgrunden till fågelmigration

Det är inte helt intuitivt självklart varför många av de arter av fåglar vi ser runt omkring oss idag har evoluerat migrationsbeteende. Varför utsätta sig för en farlig, strapatsrik färd till nya habitat? För oss som lever på nordliga breddgrader är det ganska uppenbart varför en organism skulle gynnas av att migrera söderut under vinterhalvåret, då den tiden på året är en krävande period för allt liv. Minskad tillgång på mat, låga temperaturer och kort dagslängd ger hög mortalitet (Sherry m.fl. 2005). Men för en art med mer tropisk utbredning, där säsongsbunden variation i väderförhållanden inte är lika markant, är fördelarna med migration mindre. Grupperar man fåglar efter huruvida de migrerar eller ej finner man att majoriteten av migrerande fåglar rör sig mellan områden med tydliga säsongsvariationer i habitatkvalitet, och

att majoriteten av sedentära fåglar hittas i tropikerna där man har mer stabila miljöer (Newton 2010). Detta är grunden till tanken om att det selektiva trycket för att evolvera ett migrationsbeteende kommer ur fördelen av att kunna utnyttja säsongsvariationer i habitatkvalitet. Att dela upp fåglar i sedentära arter som lever kring ekvatorn och migrerande arter som rör sig mellan säsongsbundna områden är dock en förenkling; variationen i migrationsbeteende är stor. Det varierar ofta inom arter, en vanlig företeelse är att nordliga populationer av en art migrerar medan mer sydliga är stannfåglar eller migrerar kortare avstånd (Newton 2010). Magnituden av migrationen varierar mycket mellan arter, dessa variationer härstammar ur de skilda ekologiska förutsättningar som olika arter har. Det är inte särskilt förvånande att en mindre tättings migrationsbeteende selekteras på ett annorlunda sätt mot en stor rovfågels (Hedenström 2007).

Evolutionen av migration

Att just fåglar är den djurgrupp som utvecklat det mest utpräglade migrationsbeteendet tros bero på att de i sitt ursprungliga tillstånd hade en adaptation som lämpade sig väldigt väl för rörelser över stora avstånd: förmågan att flyga (Hedenström 2007). Flykt är ett väldigt energieffektivt sätt att röra sig på, och ger dessutom en hög hastighet (Schmidt-Nielsen 1972). Med denna preadaptation på plats kan man tänka sig ett flertal olika sätt som migrationsbeteendet hos fåglar kan ha evolverat; dessa teorier är dock i princip omöjliga att testa vetenskapligt och således endast spekulationer. Det är möjligt att migrationsbeteende fanns redan hos förfadern till fåglar, studier har visat att migration tycks vara en ursprunglig egenskap och att förändringar i migrationsbeteende kan ske snabbt (Berthold 1999). Till exempel utfördes ett avelsexperiment på svarthättor *Sylvia atricapilla* med individer från en ursprunglig population med ungefär 25 % sedentära och 75 % migrerande individer. En grupp selekterades för migrationsbeteende och en för sedentaritet; efter 3-6 generationer av avel var första gruppen nästan uteslutande bestående av individer som uttryckte migrationsbeteende, medan den andra gruppen bestod nästan uteslutande av sedentära fåglar (Berthold 1999). Även om en individ, population eller till och med art ej uttrycker migration tycks således en genetiska variation finnas där redo för selektionen att verka på.

Evolutionen av migration hos fåglar har debatterats bland forskare i över hundra år, och en sammanfattning av alla teorier som uppkommit under denna tid är en uppgift som är för omfattande för denna översiktsartikel; ett intressant inlägg är dock en syntes av tidigare teorier av Salewski & Bruderer (2008) där de lanserar sin teoretiska spridnings-migrationsmodell. I denna modell föreställer sig författarna en fågelpopulation som nästan uteslutande består av fenotypiska stannfåglar. Vidare antas att en del juveniler av denna population sprids slumpmässigt en sträcka från sina föräldrars häckningsplats för att hitta en egen plats att häcka. Vid populationens utbredningsgräns kommer vissa juveniler att spridas ut ur den nuvarande utbredningen, varpå de antingen dör då det inte finns ett lämpligt habitat eller häckar framgångsrikt. Detta leder till en utökning av den nuvarande utbredningen av populationen, en utbredning som gradvis kommer ske i den eller de riktningar där det finns lämpliga habitat. När individer sprids till livsmiljöer med årstidsväxlingar (och därmed en säsongsvariation av nödvändiga resurser) skapas därmed ett selektionstryck på att migrera. Migrationsrutten kommer med stor sannolikhet att selekteras tillbaka längs den riktning som utbredningsområdet har expanderat, då det med säkerhet finns lämpliga habitat där. Om utbredningen av populationen sker mot en gradient av ökad säsongsvariation kommer detta leda till att en allt större del av populationen uppvisar migrationsbeteende längs gradienten. Stöd för denna teori finns; till exempel såg man denna process när den europeiska staren *Sturnus vulgaris* och

husrosenfinken *Carpodacus mexicanus* introducerades till den nordamerikanska kontinenten. Framförallt var det tydligt i fallet med husrosenfinken som i sin ursprungliga population uppvisade migration hos 2-3 % av individerna, något som förändrades snabbt när den började breda ut sig i Nordamerika (Salewski & Bruderer 2007).

Anpassningar till ett liv som migrant

När fåglarna väl började migrera skapades nya selektionstryck, något som har lett till många anpassningar till ett liv som migrant. Majoriteten av fåglar flyttar på natten, då detta skyddar mot predation samt möjliggör födosök under dygnets ljusa timmar. Detta ger dock upphov till sömnbrist hos fåglarna, något som kompenseras genom korta episoder av sömn under dagen. Dessa episoder är sällan längre än 30 sekunder, och innefattar ibland endast ena hjärnhalvan (Fuchs m.fl. 2006). Ett liv som migrant innebär många subtila skillnader, till exempel behöver flyttfåglar ett starkare immunförsvar då de besöker flera olika habitat med olika parasitfauna under ett år. Hos fåglar är i huvudsak två organ relaterade till immunförsvarsförmåga: mjälten samt bursa Fabricius (det organ som producerar blodkroppar). Hos flyttfåglar är dessa organ större relativt kroppsstorleken än hos stannfåglar (Møller & Erritzøe 1998). Med långa flyttningar blir det viktigt att ha möjligheten att lagra större mängd energi, och att veta när det är passande att stanna längs vägen och fylla på dessa fettdepåer; till exempel inför en flyttning över en ekologisk barriär som Saharaöknen (Fransson 2006). Att ha en effektiv flygstil blir också viktigare, flyttfåglar har generellt en mer aerodynamisk profil gentemot stannfåglar med längre, smalare, spetsigare vingar; en kortare och mer fyrkantig stjärt; mindre, plattare huvuden samt mindre hjärnor (Hedenström 2007).

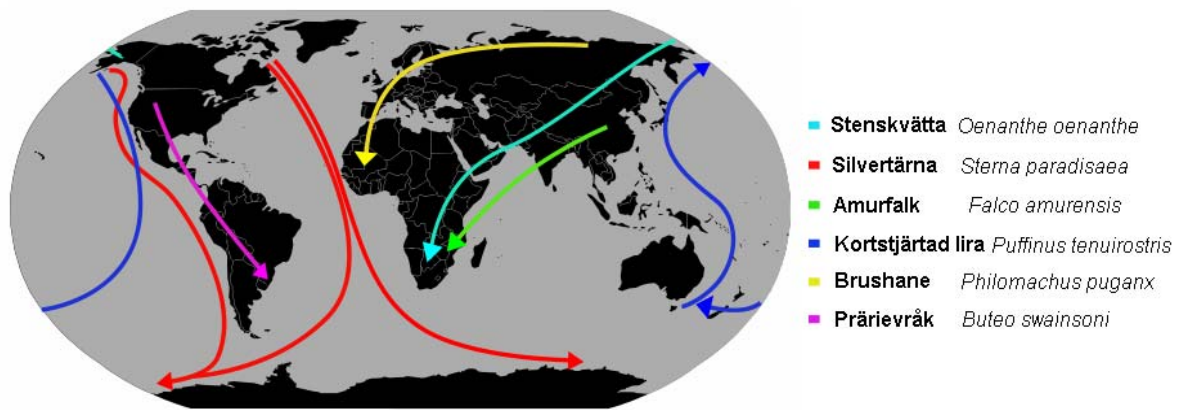
Navigation

Hur fåglar hittar vägen på sina långa resor är en fråga som har intresserat biologer under lång tid. Vilka sinnen använder de för att år efter år hitta rätt, och är det en medfödd eller inlärd förmåga? En lång rad av experiment har belyst frågan genom åren, med många intressanta upptäckter. Tidiga försök under 1900-talet fångade in fåglar innan höstmigrationen och flyttade dem en sträcka innan de ringmärktes och släpptes lösa för att se hur detta påverkade var fåglarna flög. Dessa experiment visade att det fanns en skillnad mellan adulter och juveniler; adulta fåglar anpassade sin flyttning och hittade i stor utsträckning till övervintringslokalen, medan juveniler flög i samma riktning och lika länge som de borde ha flugit för att komma till sin övervintringsplats om de hade startat där de blev infångade (Bellrose 1958). Det visade sig även att de juvenila fåglarna under vårmigreringen återvände till den häckningsplats där de hade blivit födda, alltså den plats som de hade blivit flyttade från innan höstmigreringen. Dessa resultat visade att detta inte endast var en medfödd förmåga, utan att fåglarna lärde sig hitta med erfarenhet, och att fåglar kunde hitta till en plats de endast levte på utan att ha genomfört några flyttningar från den platsen. Fåglarna tycktes ha ett inbyggt sofistikerat kartsystem, en egenskap som visades i ett flertal experiment där häckande fåglar av olika arter flyttades från sina häckningsplatser och släpptes lösa på en annan plats (Matthews 1953). Sedentära arter kunde hitta tillbaka på avstånd av högst ungefär tio kilometer, medan flyttfåglar uppvisade några remarkabla bedrifter. I ett experiment med mindre liror *Puffinus puffinus* flyttades 696 individer från sina häckningsplatser på ön Skokholm utanför Wales till platser på olika avstånd och riktning. En individ flögs över atlanten och släpptes utanför Baltimore på USAs östkust, varpå fågeln återvände på mindre än 13 dygn till sin häckningsplats, en resa på ungefär 500 mil. I studien återvände 463 av de 696 flyttade individer (Matthews 1968).

Så vilket eller vilka verktyg använder sig fåglarna av för att hitta hem? Experiment har visat att flyttfåglar kan använda både stjärnhimlen och solen för att navigera. Studier har även visat att flera arter kan se solljusets polarisering, och med denna egenskap kan de även i dåligt väder bestämma solens position då polariserat ljus alltid är vinkelrätt mot solens position (Munro & Wiltschko 1995). Utöver detta har de möjlighet att utnyttja jordens magnetfält för att bestämma riktning samt latitud, då magnetfältet har olika lutning på olika platser: från att vara nästan vertikalt nedåtriktad vid den magnetiska nordpolen till helt horisontell vid ekvatorn och nästan vertikalt uppåtriktad vid den magnetiska sydpolen. För att använda dessa hjälpmedel krävs att fågeln kalibrerar sin världsbild så den vet hur den ska använda sig av dem på olika platser; detta då natthimlen och solens vandring över himlen förändras beroende på var på jorden du betraktar den, likaså varierar magnetfältet i styrka (Newton 2010). Magnetfältet är också det stimuli som reglerar när fågeln når platser längs sin resa som är lämpliga för att bygga upp fettdepåer (Henshaw m.fl. 2009).

Flygsätt och rutter

Man kan dela in flyttfåglar i två huvudgrupper med avseende på flygsätt. Den första gruppen är de flaxande flygarna som konstant måste röra på vingarna för att flyga, och den andra är glidflygarna. Den sistnämnda gruppen består till största del av stora rovfåglar, som har stor nog vingyta för att kunna glida långa sträckor utan att behöva flaxa. En del av dessa fåglar utnyttjar luftströmmar som skapas i landskapet, till exempel genom solens ojämna uppvärmning av markytan eller längs bergskammar där vindarna tvingas uppåt. De glidande flygarna flyttar primärt på dagen när solen skapar luftströmmar, och har flyttrutter som i så stor utsträckning som möjligt undviker att flyga över öppet hav. Detta gör att dessa fåglar på grund av jordens geografi under migration måste passera en av fem ”flaskhalsar”: Panama på den nordamerikanska kontinenten, gibraltarsundet i västra Europa, norra delen av det östafrikanska gravsänkesystemet i mellanöstern, väster om Indonesien i sydostasien och genom öarna i östra Asien till Filippinerna (vissa av dessa flaskhalsar kan ses i Figur 1). Dessa punkter är goda platser att observera och inventera de miljontals förbiglidande rovfåglarna (Newton 2008).



Figur 1. Exempel på migrationsrutten för sex olika arter. Dessa rutten är endast exempel, inom varje art finns variation mellan populationer vad gäller flyttväg. Till exempel är häckningsområdet för silvertärnan cirkumpolärt, därmed är migrationsrutten för en silvertärna som häckar i norra Kanada väldigt annorlunda mot migrationsrutten för en individ som häckar i Sibirien. Silvertärnan är den art som migrerar längst avstånd per år av alla kända organismer, med en typisk färdlängd på 7000 mil. Notera exemplet på rundmigration hos den kortstjärtade liran, detta migreringsmönster skiljer sig mot de flesta andra migranter som mer eller mindre följer sin pil tillbaka åt andra hållet när häckningsperioden nalkas. Bild modifierad och reproducerad med tillstånd från Wikimedia Commons (2011).

Metoder för att följa fåglar

Att följa migrerande fåglar har tidigare varit en svår syssla, men tack vare teknologins utveckling finns det idag ett flertal olika lösningar på problemet. För många fågelarter har vi idag fortfarande bristande kunskap kring relationerna mellan häckningsplatser och övervintringsplatser: vi vet utbredningsområdet för arten under häckningsperioden och övervintringsperioden, men kunskapen kring exakt vilka populationer som flyttar var är bristande (Webster m.fl. 2002). Begreppet "konnektivitet" beskriver hur stark relationen mellan häckningsplats och övervintringsplats är, där man med hög konnektivitet menar att sambandet mellan häckningsplatser och övervintringsplatser är starkt för en population, det vill säga att de flesta individer från en viss population flyttar mellan dessa två platser. Låg konnektivitet skulle då innebära att en population av häckande fåglar delar upp sig och övervintrar på ett flertal olika platser eller vice versa (Webster m.fl. 2002). Kunskap om populationers rörelser kan vara viktigt för bevarandeåtgärder, eller för studier kring smittspridning.

Ringmärkning

Den traditionella metoden för att ta reda på var fåglarna tar vägen har varit ringmärkning. Detta har pågått sedan 1899, och har gett upphov till många viktiga resultat när det kommer till studier av livshistorier av olika arter (Cottam 1956). När det kommer till att studera migration skiljer sig metodens effektivitet mellan taxa; för vadare och andfåglar har den varit tämligen god, då av två anledningar. Dels har dessa fåglar möjligheten att ha stora, synliga märkningar, något som gör att fåglarna inte behöver fångas in utan data kan samlas in i fält med kikare (se Figur 2); dels har dessa fåglar ett större antal observatörer i form av jägare. Sådana fåglar kan ha återfångstfrekvenser av upp till 20 %, men för mindre, mer kortlivade fåglar har det varit svårare att studera migration då sannolikheten att återfånga en ringmärkt fågel är låg (Webster m.fl. 2002). Till exempel återfångades i Storbritannien och Irland en fågel för var 60:e som ringmärktes under 2011 (Robinson & Clark 2012).



Figur 2. En större fregattfågel *Fregata minor* med en stor, tydlig vingmärkning. Detta möjliggör enkel identifikation av en individ i fält utan behov av infångning, men kan endast användas på större fåglar. Bild reproducerad med tillåtelse från U.S. Fish and Wildlife Service (2010).

Satellitmetri

Användandet av radiosändare i samband med satelliter för att följa fåglar, så kallad satellitmetri, är en teknik som revolutionerat studiet av fågelmigration de senaste årtiondena. Med denna metod fästs en sändare på fågeln, som sedan sänder ut signaler om till exempel position, temperatur och höjd över havet. Dessa signaler fångas upp av satelliter i Argos-systemet, vilket är ett nätverk av satelliter som sedan driftstarten 1978 använts i stor utsträckning för att följa djurs rörelser. Med satellitmetri får man med en hög upplösning veta rutten som en individ följer under sin migration, och är således ett kraftfullt instrument för att kartlägga migrerande fåglar (se Figur 3) (Webster m.fl. 2002). Problemet med satellitmetri har tidigare varit att sändarna varit för stora för att användas på mindre fåglar. Ett nytt projekt, ICARUS (International Cooperation for Animal Research Using Space), är dock i startgroparna för att lösa detta problem. Detta projekt ämnar att sätta en radiomottagare på den internationella rymdstationen, vilket kommer möjliggöra mindre sändare då de inte behöver skicka en lika stark signal (Pennisi 2011). Projektet skulle generera en nära global täckning, vilket skulle kunna ge upphov till mycket spännande forskning (Wikelski m.fl. 2006). Ett problem med satellitsändare är att priset för sändare är högt.



Figur 3. Med hjälp av satellitmetri kan fåglar följas globalt med hög precision. Här ses rutten hos ett antal myrspövar *Limosa lapponica* som migrerar från Nya Zeeland till trakterna kring kinesiska havet. Denna migration utgör den hittills längst uppmätta non-stopflygningen, då fåglarna flög över tusen mil på nio dagar. Bild modifierad och reproducerad med tillåtelse från U.S. Geological Survey (2011).

Radar

Radarteknologin utvecklades av britterna under andra världskriget för att upptäcka fiendens flygplan. Under 50-talet började tekniken användas i ornitologins tjänst, och då till stor nytta då forskare nu fick möjligheten att exakt bestämma fåglars flygbeteende oberoende av väderförhållanden eller tid på dygnet. Med detta nya hjälpmedel upptäckte man bland annat att fåglar i större utsträckning migrerade på natten och på högre höjd än vad man tidigare hade kännedom om. Tekniken är dock inte precis nog att detektera enskilda fåglar, utan ger endast information om fågelflockars beteenden. Radar är än idag ett verktyg för att studera migration (Gauthreaux & Belser 2003).

Dagslängdsmätare

En billigare, enklare teknik är att fästa små kretsar på fågeln som varje dygn mäter dagslängden. Genom att korrelera dagslängden med tidpunkten på året kan latituden beräknas, och genom att korrelera tidpunkten för soluppgång och solnedgång kan longitud beräknas. Dessa kretsar innehåller ingen radiosändare och är således mindre och billigare, men kräver återfångst av fågeln. De har heller inte samma precision, med en typisk felmarginal på ungefär 200 km (Phillips m.fl. 2004).

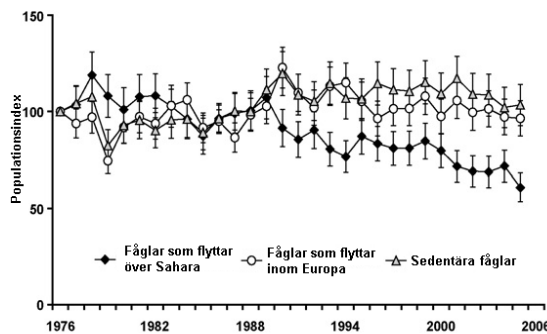
Stabila isotoper

En annan intressant teknik som har använts för att fastställa härkomst av migrerande organismer är isotopanalys av vävnadsprov. Isotoper är varianter av grundämnen med fler neutroner än vad grundämnet vanligtvis har, till exempel C_{13} eller C_{14} (som har en respektive två neutroner fler än vad kol i sitt grundtillstånd har, C_{12}). Vissa isotoper är stabila, som C_{13} , medan andra är radioaktiva och sönderfaller, som C_{14} . Tekniken bygger på att förekomsten av stabila isotoper skiljer sig över jorden, till exempel varierar kvoten C_{13}/C_{12} på grund av att kvoten C_3 -växter / C_4 -växter varierar mellan olika ekosystem; de olika växttyperna inkorporerar olika mycket C_{13} under fotosyntes (Rounick & Winterbourn 1986). Det finns ett flertal grundämnen som har intressanta isotoper, till exempel varierar kvoten H_2/H_1 med latitud. Ett flertal andra grundämnen kan användas, till exempel Sr, O och N, och genom att använda flera olika samtidigt kan en högre precision erhållas. Målet med metoden är att analysera kvoterna av stabila isotoper som ackumulerats i en fågels vävnader, och därmed bestämma härkomsten av en individ (Chamberlain m.fl. 1997).

Minskande populationer av flyttfåglar

Nedgångarna i populationer av flyttfåglar har varit kända för vetenskapen under en längre tid. En 25-årig studie påbörjad 1972 i centraleuropa påvisade en generell populationsnedgång för flyttfåglar, en nedgång som var mest markant för fåglar som flyttade stora avstånd (Berthold m.fl. 1998). Forskning i Nordamerika vid denna tid fann också negativa trender, till exempel visade en studie under 1968-1987 på att det funnits en signifikant nedgång sedan 1978 (Robbins m.fl. 1989). Denna studie använde sig av data från den Nordamerikanska inventeringen av häckande fåglar (på engelska: North American Breeding Bird Survey, vanligtvis förkortad BBS). En senare studie använde sig av fångstdata under 1970-2001 från en forskningsstation längs Massachusetts kust, och trots skillnaderna i metodik uppvisades i stor utsträckning samma trender (Lloyd-Evans & Atwood 2004).

Forskning i Europa uppvisade liknande mönster. En studie på fåglar som häckar i Europa visade en signifikant skillnad i populationstrend mellan flyttfåglar som flyttar längre avstånd (definierat som utanför Europas gränser) och fåglar som flyttade inom Europa eller inte flyttade alls (Sanderson m.fl. 2006). Analysen gjordes genom att gruppera arter av flyttfåglar med nära besläktade stannfåglar (eller kortdistansflyttare) och sedan göra parvisa jämförelser av populationstrender under perioderna 1970-1990 och 1990-2000. Att parvisa jämförelser med nära besläktade arter användes var för att i så stor utsträckning som möjligt kontrollera för effekter av fylogeni och ekologiska aspekter som habitat- eller födoval. Under båda dessa perioder minskade populationerna av långdistansflyttfåglar signifikant gentemot stann- eller kortdistansflyttare. Studien undersökte även om det fanns skillnader i populationstrender mellan arter med olika habitat- eller födoval och fann att den enda signifikanta effekten var för fåglar som övervintrade i öppna och torra habitat, till exempel savann eller jordbruksmark. Denna grupp hade minskat (Sanderson m.fl. 2006).



Figur 4. Populationstrender (\pm se) för 62 arter av fåglar som häckar i Danmark. Indexet för alla populationer är satt till 100 år 1976. Arterna är grupperade efter migrationsbeteende. Ur grafen ses en signifikant nedgång av långdistansflyttare gentemot de två andra grupperna. Omritad efter Heldbjerg och Fox (2008).

En studie på danska fågelpopulationer visade en liknande trend, se Figur 4. Denna studie kontrollerade ej för fylogenetiska samband, utan undersökte endast populationsförändringar hos 62 fågelarter som häckade på danskt territorium mellan åren 1976-2005. Resultatet var att långdistansflyttfåglar uppvisade en genomsnittlig årlig minskning på 1,3 %, medan kortdistansflyttare hade ökat med 1 % och stannfåglar med 1,4 % under perioden (Heldbjerg & Fox 2008). Dessa studier visar alla på en generell nedgång för populationer av migrerande fåglar, värt att påpeka är dock att det finns en variationen mellan arter med vissa arter uppvisandes positiva trender.

Bakomliggande orsaker

Vilka faktorer ligger till grund för dessa nedgångar av populationer? Frågan är stor och komplex. Vad som står klart är att flyttfåglar idag hotas av ett flertal olika faktorer, och det är svårt att säga vilka som har störst negativ påverkan. Olika arter av migrerande fåglar kan också ha olika hotbilder; där en art är mer påverkad av till exempel habitatförstörelse kan en annan art i högre utsträckning vara drabbad av klimatförändringarna.

Habitatförluster

Det mänskliga jordbruket, skogsbruket och utbyggnaden av infrastruktur har under lång tid varit en av, om inte den starkast drivande faktorn till artutrotningar och populationsminskningar av vilda djur och växter globalt (Chapin m.fl. 2000). Datorsimuleringar uppskattar att mänskliga landskapsförändringar har minskat vilda fågelpopulationer med över 20 % (Gaston m.fl. 2003). Idag uppskattas habitatförändringar påverka 90 % av rödlistade fågelarter negativt i någon utsträckning (Birdlife International 2008). Både flytt- och stannfåglar är drabbade av habitatförluster, men flyttfåglar påverkas i synnerhet då de är beroende av flera olika habitat; de behöver både en övervintringslokal och en häckningslokal av god nog kvalitet, dessutom kan de påverkas av förändringar längs deras migrationsrutt.

Habitatförluster sker globalt, men vissa platser är mer utsatta än andra. Tropiska ekosystem som regnskogar, mangroveträsk och sumpskogar har länge utpekats som viktiga habitat för fågelbiodiversiteten med många endemiska arter; dessa habitat är även exempel på ekosystem som har degraderats i en väldigt hög hastighet (Sodhi & Smith 2007).

Klimatförändringarna

De pågående antropogent drivna klimatförändringarna riskerar att höja jordens medeltemperatur med 1,1-6,4 °C under 2000-talet (IPCC 2007). Denna ökning av temperatur kan bland annat leda till höjda havsnivåer, förändrade nederbördsmonster, högre risk för extrema väderfenomen och sannolikt en ökad ökenutbredning. Dessa förändringar hotar arter globalt, med varierande riskbilder beroende på taxa (IPCC 2007). Med ökade temperaturer har ett selektivt tryck skapats på arter att förändra sina utbredningsområden; bland många taxa (varav fåglar är ett av dem) ser vi nu en nordförskjutning (Hickling m.fl. 2006). Den kritiska frågan för många arter är huruvida de kan förändra sina utbredningsområden i takt med klimatförändringarna eller om de successivt halkar efter. I vissa fall kan det också vara omöjligt för arten att förändra sitt utbredningsområde, till exempel om artens nordgräns definieras av nordgränsen för dess huvudföda. Om artens föda inte är lika värmekänslig har den inte samma behov av att förskjuta sitt utbredningsområde, varpå fågelarten inte kan förändra sitt utbredningsområde då fågelarten inte kan utnyttja födokällan i samma utsträckning. En studie av Devictor m.fl. (2008) baserad på data från den franska häckningsinventeringen under åren 1989-2006 visade att arterna i studien i genomsnitt hade förskjutit sina utbredningsområden 91 km norr, medan temperaturförändringarna under denna tid uppskattas ha förskjutit klimatet 273 km norr. Resultaten indikerar att fåglar inte har möjligheten att svara lika snabbt som klimatförändringarna sker. Det är dock tänkbart att arterna till viss del svarar på det selektiva trycket temperaturhöjningarna ger upphov till genom lokal adaptation, det vill säga att de blir mer värmetaliga. Detta tycks inte så troligt med tanke på den hittills korta tidsrymd som klimatförändringarna verkat på (Devictor m.fl. 2008).

Temperaturförändringarna påverkar både stannfåglar och flyttfåglar, men många studier visar på att flyttfåglar har en ökad hotbild (Jenni & Kéry 2003, Visser m.fl. 2005, Both m.fl. 2006, Devictor m.fl. 2008, Both m.fl. 2009, Jones & Cresswell 2010). Flera av dessa studier fokuserar på den så kallade ”fenologifelsynkroniseringshypotesen” (på engelska: the phenology mis-match hypothesis). Denna hypotes baserar sig på att de globala klimatförändringarna uppvisar tydlig spatial variation, till exempel kan temperaturhöjningens hastighet skilja sig från plats till plats (IPCC 2007). Då tidpunkten för flyttfåglars ankomst till häcknings- eller övervintringsområdet selekterats till att sammanfalla med en tidpunkt då det är stor tillgång på den födoresurs de utnyttjar, skulle denna förändringshastighetsskillnad kunna leda till en felsynkronisering, med följderna att fågeln inte migrerar när det är optimalt att göra så (Jones & Cresswell 2010). Med optimalt menas den tid för flyttning då fågeln maximerar sin överlevnad och reproduktion. Detta problem tror man förvärras av att fåglar generellt använder sig av dagslängden för att avgöra när det är dags att migrera, medan deras födobas kanske svarar på ett annat stimuli (Newton 2010). Till exempel är även temperatur en viktig parameter för utvecklingshastigheten hos insekter och växter (Davidson 1944). Styrkande bevis för denna hypotes har visats i studier på till exempel talgoxar *Parus major* där datumet för populationstoppen av larver har förskjutits med tio dagar gentemot den tid då talgoxen behöver maximera sitt födointag (Visser m.fl. 2005). En annan studie visade att flyttfåglar som häckade i miljöer med en mer säsongsbunden födotillgång var hårdare drabbade än flyttfåglar som häckade i miljöer med mindre säsongsbunden födotillgång (Both m.fl. 2009). Stannfåglar eller kortdistansfåglar i dessa olika miljöer uppvisade ingen populationsnedgång under studieperioden, vilket indikerar att habitatkvaliten under denna period var konstant och således inte förklarade populationsnedgången hos långdistansflyttfågeln (Both m.fl. 2009). En annan studie har även visat att de arter som inte svarat på klimatförändringarna i tillräckligt hög grad (det vill säga de som flyttat fram sin vårmigration minst) är de arter som drabbas hårdast (Møller m.fl. 2008). Selektionstrycket på flyttfåglar i Europa tycks dock skilja sig mellan de fåglar som flyttar över Saharaöknen och de som bara flyttar till Nordafrika eller kortare. Hos de som flyttar över Sahara ser vi den förväntade tidigareläggningen av höstmigrationen, troligtvis på grund av det selektiva trycket att ta sig över Sahelbältet innan torrperioden (Jenni & Kéry 2003). För de fåglar som flyttar kortare sträckor ser vi däremot en senareläggning av höstmigrationen, ett fenomen vi även hittar hos fåglar som har en större plasticitet i hur många kullar de kan få under en säsong. En möjlig förklaring är att dessa fåglar har större möjlighet att ta igen förlorade kullar (Jenni & Kéry 2003). Den tidigare våren och senare hösten har även skapat ett selektivt tryck att uttrycka sedentaritet över migration, något som setts hos ett flertal vilda populationer där en allt större del av fåglarna blir stannfåglar (Pulido & Berthold 2010).

En omfattande studie som jämförde temperaturförändringar mellan 193 fågelpopulationers häcknings- och övervintringsområden och korrelerade detta med populationstrender för dessa arter fann en signifikant korrelation (Jones & Cresswell 2010). Detta gällde både för nordamerikanska och europeiska fåglar; för det nordamerikanska systemet var dock längden på migrationsträckan en starkare prediktor av populationsnedgång, alltså att fåglar som migrerade längre sträckor i högre utsträckning uppvisade negativa populationstrender. Migrationslängd och temperaturförändringar på häcknings- respektive övervintringsplats är dock korrelerade variabler, då temperaturförändringarna antas variera mer mellan två platser med stor latitudskillnad (Jones & Cresswell 2010).

Med klimatförändringarna förväntas att extrema väderfenomen som stormar kommer ske med ökad frekvens (IPCC 2007). För flyttfåglar är dåligt väder under migration en stor källa till dödlighet; en plötslig storm kan i värsta fall slå ut hela populationer (Newton 2008). Ett mer

instabilt vädersystem skulle kunna bli ännu en ökad börda för flyttfåglar.

Överexploatering av populationer

Jakt på vilda djur har alltid varit en viktig resurs för människan, och är något som återfinns i alla kulturer. Genom historien har exploatering ofta lett till markanta nedgångar av djurpopulationer och arter. Även om vikten av jakt på vilda djur för att tillgodose våra resursbehov har minskat i dagens moderna samhälle, så är jakt fortfarande väldigt utbrett, speciellt i vissa delar av världen som till exempel länderna kring medelhavet. De senaste 500 åren har jakt varit en bidragande faktor till minst 50 fågelarters utrotning, och idag uppskattas att ungefär en sjundedel av alla fågelarter jagas för sitt kött (Birdlife International 2008). Kunskapsläget är för närvarande till viss del bristfälligt, men man uppskattar att 500-1000 miljoner fåglar, då i synnerhet sångfåglar, dödas varje år för sitt kött i medelhavsregionen (UNEP/CMS 2009). Även om siffrorna är något osäkra är jakt troligtvis en bidragande faktor till tillbakagången för många migrerande arter.

Vindkraftverk

Utbyggnaden av vindkraftverk har ökat med tio gånger de senaste tio åren. Idag står vindkraft för ungefär tre procent av den totala energiproduktionen i världen (WWEA 2012). I och med att vindkraftverken blivit vanligare har deras miljöpåverkan hamnat i fokus. Fågelkollisioner med turbiner har visat sig vara en källa till dödlighet för fåglar, och då i synnerhet migrerande fåglar (Kikuchi 2008). Att uppskatta hur många fåglar totalt som dör till följd av kollisioner med vindkraftverk är svårt, då studier har visat att dödligheten skiljer sig väldigt mycket mellan olika platser. Det som är fastställt är att olika fåglar drabbas olika hårt; större fåglar som rovfåglar drabbas mer än mindre fåglar, och fåglar som flyttar i mörker (till exempel de flesta sångfåglar) krockar i hög utsträckning. Arter som flyger i flock påverkas också i högre grad (Drewitt & Langston 2008). En ökad dödlighet hos rovfåglar är extra oroväckande, då dessa arter generellt har låg reproduktionstakt och är en grupp av fåglar som traditionellt är hotade. Även om dagmigrerande fåglar generellt flyger på högre höjder kan även de bli påverkade, då de i dåligt väder tenderar att flyga på lägre höjd samtidigt som sikten försämras. Även vid passager över bergskammar flyger de på lägre höjd, vilket är problematiskt då bergskammar är en typisk plats där man installerar vindkraftverk (Kikuchi 2008). Fortsatt forskning på konsekvenserna av den pågående utökningen av vindkraft krävs för att få en klarare bild av effekten på migrerande fåglar.

Höga master och andra byggnader

Utöver vindkraftverk har kollisioner med höga master och andra byggnader uppmärksammas som ett växande problem. Idag byggs det många höga radio-, TV- och andra kommunikationsmaster som ofta är upplysta i flygsäkerhetssyfte. Naturliga migranter lockas av ljuset när dåligt väder råder och påbörjar en cirklande rörelse runt masterna, varpå de krockar med de relativt tunna, svårupptäcka stödvajrar som förankrar masten. Liksom med vindkraftsturbiner finns det här endast en mindre kvantitet standardiserad data att tillgå. De flesta studier är relaterade till engångshändelser då man räknat döda fåglar efter katastrofala nätter, till exempel när ungefär 12000 fåglar dog av kollisioner med en TV-mast i Wisconsin 1963 (Erickson m.fl. 2005). Den amerikanska myndigheten US Fish and Wildlife Service uppskattar att mastkollisioner dödar mellan 4-50 miljoner fåglar varje år (USFWS 2002). Kollisioner med fönsterglas anses vara en ännu större källa till mortalitet, med uppskattade

dödlighetstal mellan 100-1000 miljoner individer varje år (Klem 1990). Detta motsvarar 2-20 % av den totala populationen av landhäckande fåglar i Nordamerika (PiF 2011). De stora osäkerheterna i dessa uppskattningar påvisar behovet av standardiserad forskning kring dödligheten hos migrerande fåglar.

En studie med syfte att undersöka om kollisioner med byggnader kunde vara en faktor i flyttfåglars populationsnedgångar fann ingen signifikant korrelation mellan populationstrender hos arter och dessa arters risk att krocka med en byggnad (Arnold & Zink 2011). Studien fann en stor variation i risken för att dö i en kollision mellan olika arter; den minst kollisionsbenägna hade en mer än tusenfalt lägre risk att kollidera än den mest kollisionsbenägna arten. Studien fann också att fåglar som flyttade längre sträckor och fåglar som flyttade på natten hade högre risk att kollidera. Svagheter med studien är att den baserar sig på det nuvarande kunskapsläget, vilket som tidigare nämnt lider av bristfälliga data.

Konsekvenser av utebliven migration

Vilka skulle konsekvenserna av utebliven migration kunna bli? Det är uppenbart att en säsonsberoende förflyttning av tiotusentals ton av biomassa påverkar de ekosystem som fåglarna rör sig mellan. Fåglar är ekologiskt viktiga på många olika sätt, och fyller många olika funktioner. Bland fåglar hittar vi arter som sprider frön, pollinerar, äter kadaver och skapar livsutrymme åt andra arter, till exempel när en hackspett gör hål i träd (Şekercioğlu m.fl. 2004). De utgör en viktig länk i näringsväven, och deras bortfall skulle kunna leda till trofiska kaskader (Şekercioğlu m.fl. 2004). Det är tänkbart att en avsaknad av migranter skulle kunna kompenseras genom att residenta fåglar på deras häcknings- eller övervintringsplats utökade sitt livsutrymme. Arters populationsminskning eller försvinnande kan få dramatiska ekologiska följder. Ett exempel återfinns hos vandringsduvan *Ectopistes migratorius*. Denna nordamerikanska art var otroligt talrik innan den europeiska koloniseringen av kontinenten, med en population som uppskattas ha bestått av 3-5 miljarder individer (Ellsworth & McComb 2003). Vandringsduvan bildade enorma flockar och rörde sig över stora områden. Flocken flyttade varefter att födan som bestod av frön och nötter blev uttömd på plats efter plats. Under 1800-talet påbörjades storskalig jakt på duvan som en källa till billigt kött vilket tillsammans med de habitatförändringar som europeerna medfört till slut ledde till artens utrotning mot slutet av 1800-talet (Ellsworth & McComb 2003). Dessa stora flockar spekuleras ha varit ett viktigt störningsmoment i det nordamerikanska skogsekosystemet; tyngden av en häckande flock kunde bryta grenar och till och med fälla hela träd. Vandringsdubans utrotning spekuleras ha förändrat många arters populationsdynamik i det nordamerikanska skogssystemet, till exempel skulle det kunna vara en förklaring till varför rödek *Quercus rubra* har brett ut sig på bekostnad av vitek *Quercus alba* i modern tid (Ellsworth & McComb 2003).

En studie visade att fåglar spelar en viktig roll i att hålla nere populationer av skadeinsekter på oljepalmsplantage (Koh 2008). Denna effekt blev väldigt påtaglig under den kinesiska kampanjen mot skadedjur under slutet av 50-talet och början av 60-talet; som ett led i kampanjen dödades miljontals sparvar då de ansågs äta jordbrukarnas frön. Följden blev att populationer av skadeinsekter ökade mångfalt följande år, med stora konsekvenser för jordbruket. Ett annat mer samtida exempel på fåglars nytta för människan hittar vi i den pågående populationskraschen av gamar på den indiska kontinenten med omnejd. Där har alla tre arter av gam (*Gyps indicus*, *Gyps tenuirostris* och *Gyps bengalensis*) minskat med över 90

% sedan 90-talet. Den bakomliggande orsaken är att gamarna får i sig den antiinflammatoriska medicinen diklofenac när de äter kadaver av djur som behandlats med medicinen vilket leder till akut njursvikt. I och med tillbakagången av gammalpopulationerna har förvildade hundar tagit över deras nisch i stor utsträckning och ökat drastiskt i antal, något som lett till en ökad smittspridning av rabies (Markandya m.fl. 2008).

En mer subjektiv aspekt av minskande antal migranter är också förlusten av naturens biologiska mångfald, något som många människor värdesätter högt. Att det är något som är av stort värde för många människor speglas i den tid och den mängd pengar som spenderas på fågelskådning och relaterade aktiviteter varje år.

Diskussion

Populationsminskningarna beror som tidigare nämnt på många olika faktorer och kräver en mångfacetterad ansats. Vad som står klart är också att mer forskning krävs för att få ett tydligare svar på vilka av dessa hot som är de mest tongivande. Med nya metoder och ny teknologi hägrar möjligheten att göra detaljerade mortalitetsstudier på även mindre fåglar, och därmed se var populationerna är begränsade i dagsläget (Wikelski m.fl. 2006). För många arter är kunskapsläget vad gäller deras grundläggande biologi (till exempel migrationsrutten, övervintringsplatser) bristfälligt, något som fler studier med satellitsändare eller isotopanalyser skulle kunna avhjälpa (Faaborg m.fl. 2010). Fler studier på påverkan av till exempel vindkraft vore också av värde då vindkraftsinstalleringen fortsätter att accelerera.

Bevarandet av flyttfåglar är på grund av migrationens inneboende natur en global process. För att ha en chans att vända den vikande trenden krävs multilaterala avtal, där människor i alla länder axlar sin del av bördan. Idag finns det redan ett antal avtal med syfte att skydda fågellivet, däribland EU:s fågeldirektiv och det nordamerikanska flyttfågelsavtalet (på engelska: Migratory Bird Treaty Act). En oberoende analys visade på att EU:s fågeldirektiv som grundades 1979 har fyllt sitt uppdrag väl och varit ett instrumentellt verktyg för bevarandet av fågelbiodiversiteten i Europa (Donald m.fl. 2007). Avtalet tycks således vara en god grund att bygga på för fortsatt samarbete inom Europa.

De pågående klimatförändringarna är även de ett globalt problem som kräver långtgående samarbeten mellan nationer. Avtal för att minska utsläpp är dock något som visat sig vara svårt att få till stånd.

Fåglar är i ett avseende en tacksam grupp att bevara då den (åtminstone i västvärlden) avnjuter ett stort intresse från allmänheten, med många människor engagerade i fågelskådning. Således är det lättare att få stöd för bevarandeåtgärder som habitatskydd och jaktrestriktioner än för många andra djurgrupper, som till exempel fiskar (Greenwood 2007). Med ett stort intresse följer också att det finns många amatörer med goda kunskaper i artidentifiering, något som länge utnyttjats av vetenskapen genom de stora fågelinventeringar och ringmärkningsprojekt där volontärer spelar en väldigt viktig roll (Greenwood 2007).

Jag vill avsluta denna artikel med ett citat av den amerikanske författaren och naturalisten Scott Weidensaul (2000), som på ett elegant sätt fångar skönheten hos migrerande fåglar samt vårt ansvar för detta fenomenets fortsatta existens. Låt oss göra allt som står i vår makt för att inte fler arter ska följa vandringsduvans livsöde!

”Propelled by an ancient faith deep within their genes, billions of birds hurdle the globe each season...They are not residents of any single place but of the whole, and their continued survival rests almost entirely within our hands.” - Scott Weidensaul

Tack

Jag vill framförallt tacka min handledare Katariina Kiviniemi Birgersson för engagerad och givande handledning under arbetet med denna artikel. Jag tackar även mina medstudenter på kursen för den konstruktiva kritik jag blivit delgiven.

Referenser

- Arnold TW, Zink RM. 2011. Collision mortality has no discernible effect on population trends of North American birds. PLoS ONE, doi:10.1371/journal.pone.0024708.
- Bellrose FC. 1958. The orientation of displaced waterfowl in migration. Wilson Bulletin : 20-40.
- Berthold P. 1999. A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. Journal of African Ornithology **70**: 1-11.
- Berthold P, Fiedler W, Schlenker R, Querner U. 1998. 25-year study of the population development of Central European songbirds: A general decline, most evident in long-distance migrants. Naturwissenschaften **85**: 350-353.
- Birdlife International. 2008. State of the world's birds. WWW-dokument 2008: <http://goo.gl/QLtYs>. Hämtad 2012-02-28.
- Both C, Van Turnhout CAM, Bijlsma RG, Siepel H, Van Strien AJ, Foppen RPB. 2009. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. Proceedings of the Royal Society Biology **277**: 1259-1266.
- Chamberlain CP, Blum JD, Holmes RT, Feng X, Sherry TW, Graves GR. 1997. The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds. Oecologia **109**: 132-141.
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. Nature **405**: 234-242.
- Cottam, C. 1956. Uses of marking animals in ecological studies: marking birds for scientific purposes. Ecology **37**: 675-681.
- Davidson J. 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. Journal of Animal Ecology **13**: 26-38.
- Devictor V, Julliard R, Couvet D, Jiguet F. 2008. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. Proceedings of the Royal Society Biology **275**: 2743-2748.
- Dingle H, Drake VA. 2007. What is migration? Bioscience **57**: 113-121.
- Donald PF, Sanderson FJ, Burfield IJ, Bierman SM, Gregory RD, Waliczky Z. 2007. International conservation policy delivers benefits for birds in Europe. Science **317**: 810-813.
- Drewitt AL, Langston RHW. 2008. Collision effects of wind-power generators and other obstacles on birds. Annals of the New York Academy of Sciences **1134**: 233-266.
- Ellsworth JW, McComb BC. 2003. Potential effects of passenger pigeon flocks on the structure and composition of presettlement forests of eastern North America. Conservation Biology **17**: 1548-1558.
- Erickson WP, Johnson GD, Young DP. 2005. A summary and comparison of bird mortality from anthropogenic causes with an emphasis on collisions. USDA Forest Service General Technical Report **191**: 1029-1042.
- Faaborg J m.fl. 2010. Conserving migratory land birds in the New World: Do we know enough? Ecological Applications **20**: 398-418.
- Fransson T, Jakobsson S, Kullberg C, Mellroth R, Petterson T. 2006. Fuelling in front of the Sahara desert in autumn - an overview of Swedish field studies of migratory birds in the eastern Mediterranean. Ornis Svecica **16**: 74-83.
- Fuchs T, Haney A, Jechura TJ, Moore FR, Bingman VP. 2006. Daytime naps in night-migrating birds: behavioural adaptation to seasonal sleep deprivation in the Swainson's thrush, *Catharus ustulatus*. Animal Behaviour **72**: 951-958.
- Gaston KJ, Blackburn TM, Goldewijk KK. 2003. Habitat conversion and global avian biodiversity loss. Proceedings of the Royal Society Biology **270**: 1293-1300.
- Gauthreaux SA Jr, Belser CG. 2003. Radar ornithology and biological conservation. The Auk

- 120**: 266-277.
- Greenwood JJD. 2007. Citizens, science and bird conservation. *Journal of Ornithology* **148**: S77-S124.
- Gresh T, Lichatowich J, Schoonmaker P. 2000. An estimation of historic and current levels of salmon production in the northeast pacific ecosystem. *Fisheries* **25**: 15-21.
- Harris G, Thirgood S, Hopcraft JGC, Cromsigt JPGM, Berger J. 2009. Global decline in aggregated migrations of large terrestrial mammals. *Endangered Species Research* **7**: 55-76.
- Hedenström A. 2007. Adaptations to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biology* **363**: 287-299.
- Heldbjerg H, Fox T. 2008. Long-term population declines in Danish trans-Saharan migrant birds. *Bird Study* **55**: 267-279.
- Henshaw I, Fransson T, Jakobsson S, Jenni-Eiermann S, Kullberg C. 2009. Information from the geomagnetic field triggers a reduced adrenocortical response in a migratory bird. *Journal of Experimental Biology* **212**: 2902-2907.
- Hickling R, Roy DB, Hill JK, Fox R, Thomas CD. 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* **12**: 450-455.
- IPCC. 2007. IPCC Fourth assessment report: climate change 2007.
- Jenni L, Kéry M. 2003. Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society Biology* **270**: 1467-1471.
- Jones T, Cresswell W. 2010. The phenology mismatch hypothesis: are declines of migrant birds linked to uneven climate change? *Journal of Animal Ecology* **79**: 98-108.
- Kikuchi R. 2008. Adverse impacts of wind power generation on collision behaviour of birds and anti-predator behaviour of squirrels. *Journal for Nature Conservation* **16**: 44-55.
- Klem D Jr. 1990. Collisions between birds and windows: Mortality and prevention. *Journal of Field Ornithology* **128**: 120-128.
- Koh LP. 2008. Birds defend oil palms from herbivorous insects. *Ecological Applications* **18**: 821-825.
- Lloyd-Evans TL, Atwood JL. 2004. 32 years of changes in passerine numbers during spring and fall migrations in coastal Massachusetts. *The Wilson Bulletin* **116**: 1-16.
- Markandya A, Taylor T, Longo A, Murty MN, Murty S, Dhavala K. 2008. Counting the cost of vulture decline - An appraisal of the human health and other benefits of vultures in India. *Ecological Economics* **67**: 194-204.
- Matthews GVT. 1953. Navigation in the Manx Shearwater. *Journal of Experimental Biology* **30**: 370-396.
- Matthews GVT. 1968. *Bird Navigation*. 2:a uppl. Cambridge University Press, Cambridge.
- Munro U, Wiltschko R. 1995. The role of skylight polarization in the orientation of a day-migrating bird species. *Journal of Comparative Physiology A* **177**: 357-362.
- Møller AP, Erritzøe J. 1998. Host immune defence and migration in birds. *Evolutionary Ecology* **12**: 945-953.
- Møller AP, Rubolini D, Lehikoinen E. 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *PNAS* **105**: 16195-16200.
- Newton I. 2008. *The Migration Ecology of Birds*. 1:a uppl. Academic Press, London.
- Newton I. 2010. *Bird Migration*. 1:a uppl. HarperCollins Publishers, London.
- Partners in Flight. 2011. Partners in Flight landbird population estimates database. WWW-dokument 2011: <http://goo.gl/i2qiT>. Hämtad 2012-03-20.
- Pennisi E. 2011. Global tracking of small animals gains momentum. *Science* **334**: 1042.
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR. 2004. Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series* **266**: 265-272.
- Pulido F, Berthold P. 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the

- evolution of residency in a migratory bird population. PNAS **107**: 7341-7346.
- Robbins CS, Sauer JR, Greenberg RS, Droege S. 1989. Population declines in North American birds that migrate to the neotropics. Proceedings of the National Academy of Science USA **86**: 7658-7662.
- Robinson RA, Clark JA. 2012. The Online Ringing Report: Bird ringing in Britain & Ireland in 2011 BTO. WWW-dokument 2012-03-15: <http://www.bto.org/ringing-report>. Hämtad 2012-05-07.
- Rounick JS, Winterbourn MJ. 1986. Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems. Bioscience **36**: 171-177.
- Salewski V, Bruderer B. 2007. The evolution of bird migration - a synthesis. Naturwissenschaften **94**: 268-279.
- Sanderson FJ, Donald PF, Pain DJ, Burfield IJ. 2006. Long-term population declines in Afro-Palearctic migrant birds. Biological Conservation **131**: 93-105.
- Schmidt-Nielsen K. 1972. Locomotion: Energy cost of swimming, flying and running. Science **177**: 222-228.
- Sherry TW, Johnson MD, Strong AM. 2005. Does winter food limit populations of migratory birds? I: Marra PP, Greenberg S (red.). Birds of Two Worlds: The Ecology and Evolution of Migration, ss. 414-425. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Sodhi NS, Smith KG. 2007. Conservation of tropical birds: Mission impossible? Journal of Ornithology **148**: S305-S309.
- U.S. Geological Survey. 2011. Migration of the Bar-tailed Godwit *Limosa lapponica*. WWW-dokument 2011: <http://goo.gl/lsSVv>. Hämtad 2012-02-30.
- U.S. Fish and Wildlife Service. 2002. Migratory bird mortality. WWW-dokument 2002-02: <http://goo.gl/MX7s0>. Hämtad 2012-02-28.
- U.S. Fish and Wildlife Service. 2010. Female Great Frigate bird with wing tag. WWW-dokument 2010: <http://goo.gl/zYfp6>. Hämtad 2012-02-28.
- United Nations Environment Programme. 2009. A Bird's eye view on flyways - A brief tour by the Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals. 1:a uppl. Hermann-Ehlers, Bonn.
- Visser ME, Holleman LJM, Gienapp P. 2005. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. Oecologia **147**: 164-172.
- Şekercioğlu ÇH, Daily GC, Ehrlich PR. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. PNAS **101**: 18042-18047.
- Şekercioğlu CH. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. Trends in Ecology and Evolution **18**: 464-471.
- Webster MS, Marrab PP, Haig SM, Bensch S, Holmes RT. 2002. Links between worlds: Unraveling migratory connectivity. Trends in Ecology and Evolution **17**: 76-83.
- Wikimedia Commons. 2011. Migration routes of birds. WWW-dokument 2012: <http://goo.gl/c39ok>. Hämtad 2012-03-04.
- Wikelski M, Kays RW, Kasdin NJ, Thorup K, Smith JA, W. Swenson G Jr. 2006. Going wild: What a global small-animal tracking system could do for experimental biologists. Journal of experimental Biology **210**: 181-186.
- World Wind Energy Association. 2012. Statistik över global vindkraft. WWW-dokument 2012-02-07: <http://goo.gl/s33X4>. Hämtad 2012-02-18.