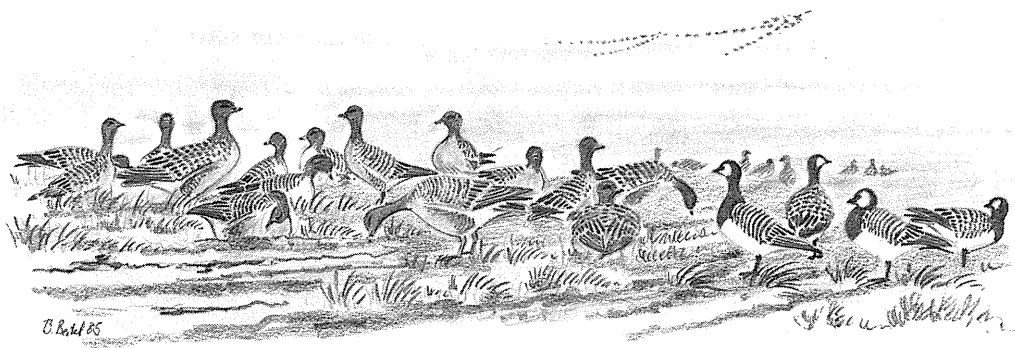


# Gåsebestandene på Tipperhalvøen. II: Græsningsøkologi i relation til områdets bæreevne

BENT LORENZEN og JESPER MADSEN



(With an English summary: The goose populations at the Tipper peninsula, Western Jutland, Denmark. II: Feeding ecology in relation to the carrying capacity of the area)

Fredningsstyrelsens forskningsrapport nr 28 fra naturreservaterne

## Indledning

I overvintringsområdet optræder de arktiske gæs ofte i store flokke, der søger føde på græsarealer. Om vinteren opholder flokkene sig umiddelbart syd for den sne- og isfrie zone, og gradvist i løbet af foråret bevæger de sig mod nord. Gæssenes valg af område og trækbevægelser kan ses som led i en optimering af det daglige fødeindtag og påvirkes af en række faktorer både inden for den enkelte rastepåds og flere rastepåds imellem. De grundlæggende faktorer er fødens kvalitet (Drent et al. 1981, Boudewijn 1984) og fødens mængde (Charman 1979, van Eerden 1984). Valget af område er dog også kraftigt modificeret af menneskelige forstyrrelser (Owens 1977, Madsen 1985a).

Om vinteren og foråret vil gåseflokkene, såfremt primærproduktionen på græsarealerne endnu er minimal, være udsatte for, at føderessourcerne gradvist reduceres. Belastningen af et område vil kunne nå en tærskel, hvor det ikke længere vil være profitabelt for gæssene at søge føde, hvorefter de vil skifte til andre fourage-

ringspladser. Denne tærskel kan tages som mål for områdets bæreevne, som er et udtryk for, hvor mange individer området kan ernære, og hvor områdets produktionsevne er i ligevægt med gæssenes behov. Når primærproduktionen sætter igang i løbet af foråret, vil gåseflokkene kunne vende tilbage til området gentagne gange uden at overudnytte ressourcerne. Hollandske undersøgelser (Prins et al. 1980, Ydenberg & Prins 1981) har tilmed vist, at gæssene kan holde vegetationen i en fase, hvor den er mest fordøjelig og har det højeste næringsindhold.

På Tipperhalvøen i sydenden af Ringkøbing Fjord (Fig. 1) forekommer fire gåsearter i løbet af vinteren og foråret: Kortnæbbet Gås *Anser brachyrhynchus*, Grågås *Anser anser*, Mørkbugget Knortegås *Branta bernicla bernicla* og Bramgås *Branta leucopsis* (Madsen 1980, 1985b). Området byder på en mulighed for at sammenligne arternes økologi og for at studere, hvordan de påvirker føderessourcerne og dermed hinandens mulighed for at udnytte områ-

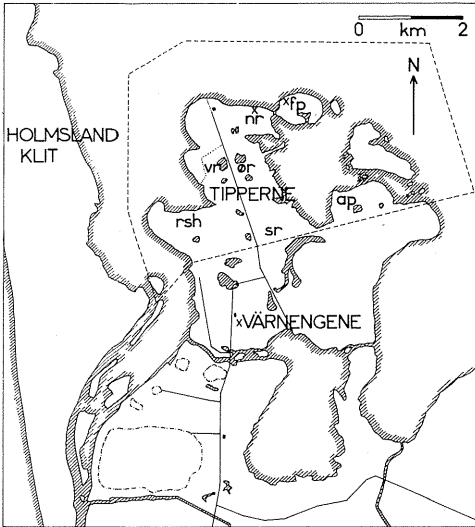


Fig. 1. Kort over Tipperhalvøen i sydenden af Ringkøbing Fjord. Reservatet Tipperne er indrammet med stiplet linie. Det nordvestlige hjørne på reservatet (angivet med punkteret linie) er kontrolområde uden pleje. Områder omgivet med punkterede linier på Værnengene er klitter. Områdebetegnelser på Tipperne: fp: Fuglepold, nr: Nordre Rad, vr: Vestre Rad, rsh: Rødsandshage, ør: Øster Rad, ap: Adamspold/Tippepold. Botaniske forsøgsfelter er angivet ved krydsr.

Map of the Tipper peninsula in the southern part of Ringkøbing Fjord. The reserve Tipperne is framed with a dashed line. Areas framed with dotted lines are dunes. Abbreviations denote area divisions. Crosses show vegetation sampling areas.

det. En observation fra december 1977, hvor 2-3000 Kortnæbbede Gæs opholdt sig på Tipperne (Fig. 2) antydede, at gæssene afgræssede området efter et bestemt mønster, som kunne være dikteret af fødegrundlaget. En mere tilbundsående analyse heraf er bl.a. emnet for denne artikel. Formålet er 1) at sammenligne gåsearternes fødevalg, fordeling og græsningstryk på Tipperne og Værnengene, 2) ud fra udviklingen i græsarealernes biomasse og netto-primærproduktion i områder med forskellig landbrugsmæssig drift at vurdere hvor stor en bestand af gæs, området kan bære, og 3) at undersøge dynamikken i gåseflokkenes udnyttelse af området for derigennem at belyse hvorvidt flokkenes bevægelser kan forklares ud fra fødens kvalitet og ressourcernes størrelse.

## Undersøgelingsområde og gåsebestande

Tipperhalvøen (Fig. 1) består hovedsageligt af ferske og svagt saltpåvirkede enge. Den nord-

lige del af halvøen, der udgør det naturvidenskabelige reservat Tipperne, har en lav landbrugsmæssig udnyttelse med en drift, som har til formål at bevare områdets karakter af strandeng. En nærmere beskrivelse frem til 1978 er givet af Madsen (1980); siden er der kun sket mindre justeringer. I sommerhalvåret (med. maj til med. oktober) afgræsses størstedelen af reservatet af kreaturer, og der foretages årligt høslet på Nordre Rad og Fuglepold (Fig. 1). På de øvrige engarealer foretages der høslet efter en rotationsordning.

På reservatet afgræsser gæssene især de næsten rene græsflader af krybhvene *Agrostis stolonifera* med islet af tagrør *Phragmites communis*, fløjlsgræs *Holcus lanatus* og knæbøjet rævehale *Alopecurus geniculatus*, samt et mere artsrigt samfund domineret af alm. hvene *Agrostis tenuis*, fløjlsgræs, vellugtende gulaks *Anthoxanthum odoratum* og med tuer af mosebunke *Deschampsia caespitosa*.

De syd for reservatet liggende Værnenge består af mere kulturpåvirkede og intensivt græssede græsarealer. Området kunstgødes 1-2 gange årligt; i sommerhalvåret afgræsses området af kreaturer, og høslet foretages i visse områder. De fleste fener (Fig. 3) er efter omlæg tilsået med kulturgræsblandinger, og der findes stadig mindre mængder af alm. rajgræs *Lolium perenne*, eng-rottehale *Phleum pratense* og engsvingel *Festuca pratensis*. Idag domineres engene af knæbøjet rævehale, eng-rappgræs *Poa pratensis*, alm. hvene og visse steder mosebunke. Den østlige fenne (E) gødes ikke så in-

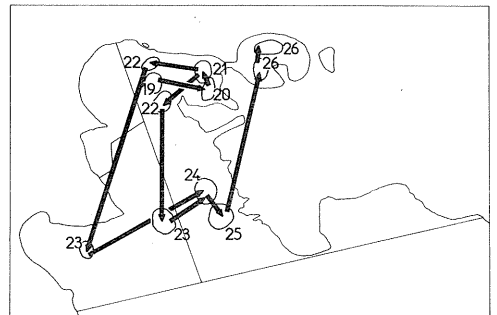


Fig. 2. Placeringen af flokke af Kortnæbbede Gæs (ca 3000) på Tipperne 19.-26. december 1977. Pile angiver bevægelsesretning. I hele perioden var gæssene uforstyrrede. Den 27. december forstyrredes gæssene af overflyvende helikoptere og fortrak delvis. The position and movements of flocks of Pinkfoot (c. 3000) at Tipperne 19-26 December 1977. Arrows indicate direction of movements. On 27 December the flocks were disturbed by helicopter overflights.

tensivt som de øvrige arealer, og plantesamfundene her ligner mere dem i reservatet. Her findes store rene hveneblader og samfund med alm. hvene, fløjlsgræs, eng-rapgræs og mosebunke.

Kun Kortnæbbet Gås og Knortegås forekommer i større koncentrationer om vinteren og foråret. I frostfrie perioder fra med. december til med. april græsser 2-3000 Kortnæbbede Gæs på engene. Mens de i januar foretrækker Værnengene, sker der i marts-april en daglig udveksling mellem græsning på Værnengene og Tipperne. Modsat forholder det sig med Knortegæssene. De ankommer til halvøen med. marts, og fra med. april til ult. maj tæller bestanden 2-4000 individer. Fra tidligere at have græsset på fladvandet omkring Tipperne har bestanden skiftet til næsten udelukkende at græsse på engene (Madsen 1985b). I marts og april græsser gæssene næsten udelukkende på reservatet, og først i maj opsøger de områder på Værnengene.

Bestandene af Grågås og Bramgås er små. Fra pri. marts til med. maj græsser ca 200 Grågås og 200 Bramgås på halvøen.

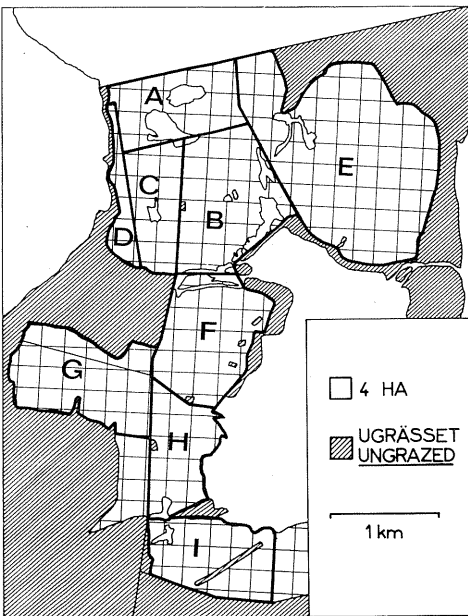


Fig. 3. Det afgræssede område på Værnengene inddelt i fletter. Kvadratnettet anvendes som grundlag for udtegning af gæssenes fordeling. Det skraverede landområde udgøres af rørskov, klitter og læhegn. The goose-grazed area on Værnengene divided into sections. The grid is used as the basis for the mapping of goose distributions. Hatched areas are reed beds, dunes and wind breaks.

## Materiale og metoder

### Optællinger og kortlægninger

På Tipperne foretages daglige optællinger og kortlægninger af fugleflokkene (se Madsen 1985b). Idet der ikke er god dækning af flokkene af Grågås fra observationstårnet nordligst på reservatet, er der kun benyttet indtegninger af flokkene nærmest tårnet, hvor de med næsten fuldstændig sikkerhed vil blive opdaget. Tællinger af arten fra andre positioner er ikke inddraget, idet disse registreringer sjældent foretages uden forudgående opskræmning af gæssene. De øvrige gåsearter går – modsat Grågæssene – i store, tætte flokke, der kan ses overalt på reservatet fra tårnet.

På Værnengene blev der i perioden 1. januar til ult. maj 1982 foretaget optællinger og kortlægninger af flokkene gennemsnitligt hver anden dag. I tilsvarende periode i 1983 blev der foretaget registreringer 1-2 gange dagligt.

De daglige kortlægninger giver en stikprøve af gæssenes placering, hvorudfra græsningsintensiteten er beregnet som gåsedage/ha (gæssene fouragerer ifølge Madsen (1985d) ca 80% af dagtimerne). For at kontrollere nøjagtigheden af denne metode benyttedes en anden metode til estimering af græsningsintensitet i et område på Værnengene i foråret 1983. Efter som gæssene producerer ekskrementer med korte intervaller, Bramgås hvert 3.-4. minut (Ebbinge et al. 1975) og Kortnæbbet Gås hvert 5.-6. minut (Madsen 1985d), giver tætheden af ekskrementer på et areal et følsomt mål for gåseudnyttelsen. I fenne B (Fig. 3) blev der udlagt fire transekter med 200 meters mellemrum vinkelret på den nord-syd gående vej. I permanente felter på 20 m<sup>2</sup> lagt med 40 meters mellemrum på transekterne blev ekskrementerne optalt og fjernet med tre ugers intervaller fra 1. januar til 1. juni. Felterne var afmærkede med et lille stykke gult plastik i jordoverfladen, og markeringen havde ingen effekt på gåseudnyttelsen.

### Fødevalgsanalyse

Gæs er ikke i stand til at fordøje cellulose (Mattocks 1971), og planternes cellevægge passerer derfor ufordøjede gennem tarmsystemet. Idet de fleste plantearter har artsspecifikke kendetegn i epidermis, kan man ved mikroskopisk analyse af gæssenes ekskrementer foretage identifikation af deres føde (efter forudgående opbygning af referencesamling af alle potentielle fødeplanters epidermislag).

Ved indsamling af ekskrementer fulgtes følgende procedure: Der indsamledes mindst 50 friske ekskrementer fra et område, hvor en gåseflok havde opholdt sig det meste af dagen, således at de producerede ekskrementer var dannet af plantemateriale indtaget i samme område. Inden for en måned samledes ekskrementer af såvidt muligt alle gåsearter fra samme område. Prøverne blev opslemmet til en flydende pasta i 70% alkohol.

Mikroskopering blev foretaget efter en metode beskrevet af Owen (1975a). Ud fra en prøve blev der taget mindst 15 mindre prøver, som blev udbredt på objektglas. Ved mikroskopering (200× forstørrelse) benyttedes et kvadratnet, således at kun epidermisfragmenter, der lå centralt i et kvadrat, blev registreret. I alt identificeredes 100 fragmenter fra hver prøve. Hos visse planter forbliver bladets øvre og nedre epidermislag undertiden sammenhæftede, hvorimod de to lag skilles hos mere fordeljelige arter. I analysen blev der korrigeret herfor ved at multiplicere antallet af observeret dobbeltlaget epidermis med en faktor to.

Lighed i fødevalg mellem gåsearterne parvist er udtrykt ved et index:

$$C_2 = \frac{\sum X_i y_i}{\sum X_i^2 \times \sum y_i^2}$$

hvor der summeres fra 1 til s. Her udnytter de to arter fødeemnerne 1 . . s med henholdsvis frekvenserne x og y procent (Morisita 1959). Udtrykket varierer mellem 0 (ingen lighed) og 1 (totalt overlap i fødevalg).

### Bestemmelse af biomasse

For at få et mål for den tilgængelige føde for gæs på halvøen og for effekten af gåsegræsning på vegetationen blev udviklingen i den overjordiske biomasse fulgt i områder, hvor højt græsningstryk kunne forventes (Madsen 1980).

I 1982, 1983 og 1984 blev der anlagt forsøgs-serier på tre forskellige områder på halvøen. Forsøgsrækkerne fulgte udviklingen i biomassen på et ugræsset og et græsset område inden for det samme plantesamfund og var i princippet anlagt som beskrevet af Cargill & Jefferies (1984):

1) I perioderne 12. februar til 9. juni 1982 og 25. marts til 17. maj 1983 i et fløjlsgræs-gul-

aks-samfund på nordkysten af Nordre Rad, Tipperne;

2) Fra 1. april til 19. september 1984 i et lignende samfund på nordkysten af Fuglepold (dog omtales kun perioden til og med juni i denne artikel). Samfundet dominerede vegetationen i et 200 m bælte fra kystvolden på nordkysten af Nordre Rad og Fuglepold;

3) Fra 5. januar til 6. juni 1983 i fenne B, Værnengene.

Udviklingen i den overjordiske biomasse blev fulgt ved anvendelse af destruktiv afhøstning (Milner & Hughes 1968) og/eller anvendelse af ikke-destruktiv måling af vegetationsreflektion af røde og nærinfrarøde bølglængder. Til reflektionsmålinger blev anvendt et fire-kanals integrerende photometer med pyranometer-reference og interferens-filtre (Jensen et al. upubl., Lorenzen & Jensen upubl.).

### NPP i ugræsset vegetation

Netto-primærproduktionen (NNP) er beregnet som den positive tilvækst i den levende, overjordiske biomasse i løbet af et tidsinterval i bure, der udelukkede gåsegræsning. Burene blev opsat før gæssenes besøg i området og nedtaget i maj-juni.

I 1982 blev der i fløjlsgræs-gulaks-samfundet på Nordre Rad placeret fem bure à 2 × 3 m. Burene var 40 cm høje og bestod af hønsetråd og en lægteramme monteret på fire ben. Burene blev placeret med en indbyrdes afstand på ca 100 m indenfor et areal på 200 × 100 m, hvor vegetationen fremstod som homogen. Reflektionen fra biomassen på to faste prøveflader (0,05 m<sup>2</sup>) indenfor hvert bur blev målt fire gange i forsøgsperioden, og på baggrund heraf blev biomassen og NPP beregnet.

I 1983 blev burene og metoden ændret. Tre bure blev placeret i området på Nordre Rad og tre bure i området på Værnengene. Burene var 5 × 10 m og bestod af fire hjørnepæle, to snore i henholdsvis 10 og 40 cm's højde over jorden, og to snore forbindende modsatte hjørner. For hver tre meter på snorene var der placeret et stykke gult plastik. Burene stod med en indbyrdes afstand på ca 100 m. Reflektionen fra vegetationen blev målt seks gange på Værnengene og tre gange på Nordre Rad, hver gang på fire tilfældigt valgte prøveflader (0,05 m<sup>2</sup>) indenfor hvert bur. Prøvefladerne blev udvalgt v.h.a. tilfældige tal og et udlagt koordinatnet. Umiddelbart efter de første og sidste reflektionsmålinger blev biomassen på prøvefla-



Kortnæbbede Gæs på Værnengene. Føden er hovedsageligt græs. Vinterbestandens størrelse synes her at være begrænset af føderessourcerne. Gæssene foretrækker de gødede Værnenge frem for Tipperne, sandsynligvis p.g.a. det højere næringsindhold i planterne. Foto: Erik Thomsen, Biofoto.

derne afhøstet. En jernring på fire ben (0,05 m<sup>2</sup>) blev presset ned i jorden omkring prøvefladen. Biomassen og ca tre cm tørv indenfor ringen blev skåret fri og samlet i plastpose. I laboratoriet blev den overjordiske biomasse klippet fri af tørv og sorteret i levende og dødt. Den levende biomasse blev inddelt i arter, dog blev der ikke differentieret mellem alm. hvene og krybhvene, mellem alm. rapgræs og eng-rapgræs og mellem mosser. Biomassen blev vasket i demineraliseret vand og tørret i ventileret ovn ved 105°C i 24 timer og vejnet. Prøver, der ikke kunne sorteres indenfor 30 timer efter afhøstning, blev dybfrosset og sorteret senere.

I 1984 blev tre bure à 6 × 15 m (konstruktion som i 1983) oprettet i området på Fuglepold. Burene havde en indbyrdes afstand på ca 100 m. Biomassen blev estimeret på baggrund af afhøstning på fire prøveflader i hvert bur to gange månedligt fra 1. april til 1. juli. Proceduren var som i 1983.

### NPP i græsset vegetation

Beregning af NPP i græsset vegetation vanskeliggøres af, at en del af biomassen fjernes af

planteæderne, her gæssene. Dette blev løst ved to fremgangsmåder:

#### *Ud fra udvikling i biomasse og konsumeret mængde.*

I forbindelse med de opsatte bure blev der markeret to prøvefelter, som kunne græsses frit af gæs. Felterne blev placeret mellem burene og i samme plantesamfund.

I 1982 oprettedes to felter à 30 × 30 m på Nordre Rad. Seks gange fra 12. februar til 9. juni blev reflektionen fra biomassen målt på otte tilfældigt udvalgte prøveflader pr felt. Lignende felter blev oprettet på Nordre Rad og Værnengene i 1983. Reflektionen målt seks gange på Nordre Rad fra 25. marts til 11. maj og seks gange på Værnengene fra 5. januar til 6. juni. Umiddelbart efter reflektionsmålingerne blev der i de fleste tilfælde suppleret med afhøstning af 10 tilfældigt udvalgte reflektionsprøveflader. I 1984 blev der ligeledes oprettet to prøvefelter på Fuglepold. Fra 1. april til 1. juli blev biomassen målt ved afhøstning af 16 tilfældigt udvalgte prøveflader med 14 dages intervaller.

NPP blev beregnet efter følgende formel:

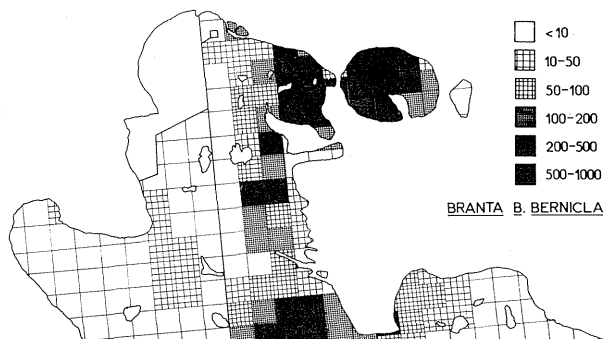
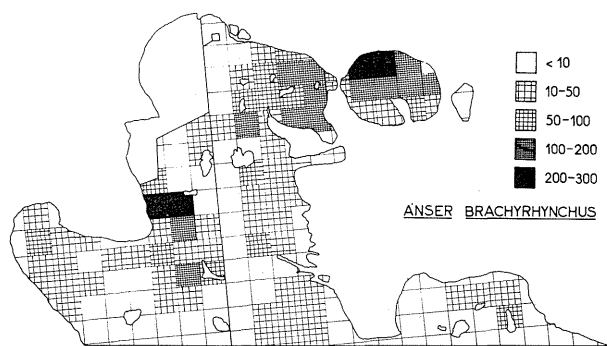


Fig. 4. Fordelingen af de tre hyppigste gåsearter på Tipperne udtrykt i græsningstryk (gåsedage/ha/sæson) i gennemsnit for 1981/82 og 1982/83. Kvadraterne er 4 ha.

*Distribution of the three most numerous goose species on Tipperne expressed by grazing intensity (goose-days/ha/year) (mean of 1981/82 and 1982/83). Grid size is 4 ha. Observations were made from a tower on the northern point of the peninsula. Greylags cannot be efficiently covered at more than 2 km distance and their distribution is only shown for the northern part of the reserve.*

$NPP = B_t + K - B_o$ , hvor  $B_t$  er biomassen efter gåsegræsning,  $B_o$  biomassen før græsning og  $K$  den mængde biomasse, gæssene konsumerede.

Den konsumerede mængde er beregnet på to måder: 1) Ud fra græsningsintensiteten (gåsedage/ha) og dagligt fødeindtag (for Kortnæbbet Gås i tidligt forår estimeret til 163 g tørvægt (Madsen 1985d) og for Knortegås i april/maj til 270 g tørvægt (Drent et al. 1981). 2) Ved brug af formlen:  $K = NPP + B_o - B_t$ , hvor  $NPP$  er nettoprimærproduktionen i korttidsbure (se nedenfor), og  $B_t$  og  $B_o$  som ovenfor.

*Ved brug af korttidsbure, d.v.s. biomasseudvik-*

*ling i græsset vegetation, der gøres utilgængelig for gæs i korte perioder.*

Hver gang der blev foretaget måling af biomasse eller refleksion, blev der opsat fem korttidsbure af samme konstruktion som beskrevet under  $NPP$  for ugræsset vegetation i 1983. Korttidsburene var dog udført i lettere materiale og målte  $1 \times 2$  m. Korttidsburene blev placeret i umiddelbar tilknytning til felterne og flyttet til nye steder hver gang, der blev foretaget måling af biomasse på prøvefladerne. For den første periode i hver sæson blev de faste bure betragtet som korttidsbure. I 1982 og 1983 blev refleksionen fra biomassen målt på to fa-

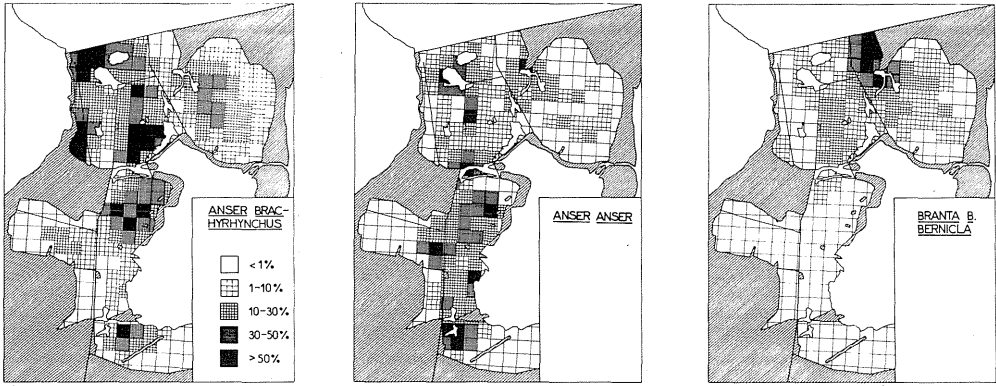


Fig. 5. Fordelingen af de tre hyppigste gåsearter på Værnengene udtrykt relativt i forhold til det højeste græsningstryk (gennemsnit af årene 1982 og 1983). Kvadraterne er 4 ha.  
*Distribution of the three most numerous goose species on Værnengene expressed relatively to the highest mean grazing pressure (mean of 1982 and 1983).*

ste prøveflader i hvert korttidsbur ved start og slutning af tidsintervallet; i 1984 afhøstedes to tilfældigt udvalgte prøveflader i hvert bur ved periodens afslutning. NPP blev beregnet som alle positive tilvækster i biomassen i tidsintervallerne.

#### Bestemmelse af nitrogen i plantemateriale

I 1983 og 1984 blev plantemateriale af de dominerende arter på henholdsvis Værnengene, Nordre Rad og Fuglepold analyseret for total N. Det anvendte plantemateriale blev indsamlet i forbindelse med måling af biomassen.

Plantematerialet blev knust, destrueret med svovlsyre (Schierup & Jensen 1981) og analyseret ved Kjeldahl destillation (Keltec system). Der blev foretaget dobbeltbestemmelser, og analysen blev gentaget, hvis de to værdier afveg med mere end 2,5% fra hinanden.

## Resultater

### Gæssenes fordeling på engene

Gæssenes overordnede fordeling på Tipperhalvøen er beregnet i 4 ha kvadrater (200 × 200 m). På Tipperne er udnyttelsen udtrykt direkte i græsningstryk, d.v.s. antallet af gåsedage/ha/sæson. Udtrykket repræsenterer et minimumtal, idet tællingerne ikke er udført på dage med tåge eller hård vind. Udnyttelsen er gennemsnit af sæsonerne 1981/82 og 1982/83.

På Værnengene, hvor optællingsfrekvensen ikke var ens i 1982 og 1983, er summen af antallet af gæs inden for et kvadrat beregnet for hvert år. Derefter er hvert kvadrats udnyttelse

udtrykt relativt i forhold til det kvadrat, der havde den højeste belastning i sæsonen; herudfra er så den gennemsnitlige, relative udnyttelse for de to år beregnet.

Fordelingen er vist for Kortnæbbet Gås, Grågås og Knortegås (Fig. 4 og 5), men ikke for Bramgås p.g.a. for lille materiale. Bramgæssene følger oftest flokkene af Kortnæbbede Gæs.

Sammenlignes antallet af gåsedage i 4 ha felterne i fenne B på Værnengene med den kumulerede ekskrementtæthed inden for de samme kvadrater i 1983, findes der god overensstemmelse ( $r=0,90$ ,  $n=23$ ,  $P<0,001$ ). Heraf fremgår, at de daglige kortlægninger giver et rimeligt pålideligt estimat af græsningstrykket.

På Tipperne faldt undersøgelsen i to år med lavt græsningstryk af Kortnæbbede Gæs (se Madsen 1985b), men fordelingen på engene er stadig som i årene 1976-78 (Fig. 4, sml. Madsen 1980), hvilket må tilskrives landbrugsdriften, der har ligget i faste rammer siden 1978. Fuglepold og Nordre Rad har stadig central betydning for arten, men også et område på Vestre Rad, der er blevet slået, har tiltrukket gæssene.

Grågæssenes fordeling på reservatet er kun vist for de nordlige dele af reservatet (Fig. 4). Det angivne græsningstryk er beregnet på basis af både efterår og forår, idet der ikke fandtes forskel i fordelingen mellem de to årstider. Udover det centrale område på Fuglepold og Nordre Rad udnytter Grågæssene områder på Rødsandshage og Adamspold/Tipperpold, hvor ingen af de andre arter forekommer i særlig grad.

Knortegæssenes centrale område er Fugle-

pold og Nordre Rad, hvor der var et græsningstryk på op til 1200 gåsedage/ha i 1983. Knortegæssene afgræsser de store homogene og plæneagtige flader.

Sammenfattende kan siges, at for alle tre arter er Fuglepold og Nordre Rad vigtige dele af reservatet, men derudover er der en vis segregation, som muligvis kan forklares ved de flokstorrelser, arterne optræder i. Grågæssene, der færdes i småflokke med gennemsnitligt 10 individer pr. flok (S.D.=12) har den videste udnyttelse af reservatet. De går både på de store homogene flader, i høj tuet vegetation og i den indre rørsump. De Kortnæbbede Gæs, der går i større flokke med i gennemsnit 362 individer pr. flok (S.D.=304), har også en vid udnyttelse af reservatet, men går fortrinsvis på de store ensartede græsflader. Knortegæssene, der optræder i de største flokke med i gennemsnit 850 individer pr. flok (S.D.=697), udnytter næsten udelukkende de store homogene flader med den korteste vegetation.

På Værnengene har de Kortnæbbede Gæs en vid udnyttelse af arealerne med den højeste udnyttelse i zonerne med en afstand på mere end 200-400 m fra vejene, hvor der dagligt passerer ca. 20 biler (Fig. 5). De højst registrerede græsningstryk i 1983 var 950 gåsedage/ha (i fenne F, Fig. 3) og 900 gåsedage/ha (i fenne B). En lille fenne beliggende op mod vejen i fenne F og med omlæg af græs i 1982 havde et græsningstryk på 710 gåsedage/ha på trods af nærheden til vejen. Kvadrater med samme afstand

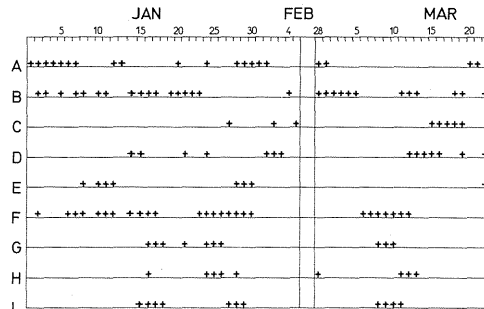


Fig. 6. Tilstedeværelsen af Kortnæbbede Gæs (angivet ved +) i fenner på Værnengene (se Fig. 3) i perioden 1. januar til 22. marts 1983. I perioden 6.-27. februar var der ingen gæs til stede. Kriterium for tilstedeværelse er, at der pågældende dag skal være tilbragt mere end to gåsedage/ha.

Presence of Pinkfeet (denoted by +) in sections of Værnengene (see Fig. 3) from 1 January to 22 March 1983 (no geese present from 6 to 27 February due to frost). Criterion for presence is that more than two goose-days/ha must be spent in the section.

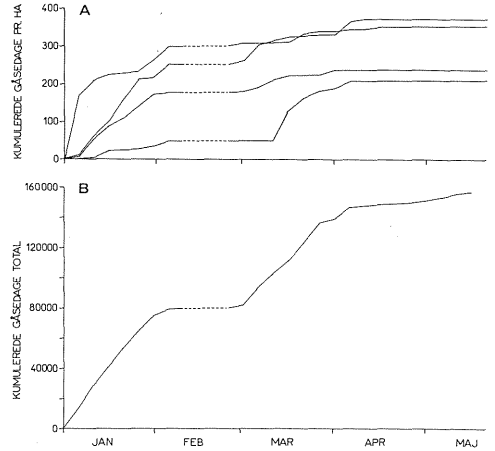


Fig. 7. A: Det kumulerede antal gåsedage/ha i de fire fener på Værnengene med det højeste græsningstryk i løbet af sæsonen 1983. Stiplet linie angiver periode, hvor kulde havde fortrængt gæssene fra halvøen. B: Det kumulerede antal gåsedage (kun Kortnæbbet Gås) på hele Tipperhalvøen i første halvdel af 1983. A: The cumulated number of goose-days/ha in the four sections on Værnengene with the highest grazing pressure in 1983. Dashed line shows period where frost had displaced the geese from the peninsula. B: The cumulated number of goose-days (Pinkfeet only) on the entire peninsula from January to June 1983.

til vejen i fenne F, men uden omlæg siden 1972, havde til sammenligning et gennemsnitligt græsningstryk på 170 gåsedage/ha. Bortset fra den lille fenne er det foretrukne plantesamfund græsarealerne domineret af knæbøjede rævehale og rapgræs. I fenne B var der i gennemsnit 175 gåseekscrementer/20 m<sup>2</sup> i felterne domineret af disse arter, mens der på hvenedominerede felter var i gennemsnit 11 ekscrementer/20 m<sup>2</sup> (antallet af ekscrementer er det kumulerede antal i løbet af sæsonen, og der er kun brugt data fra felter, der lå mere end 200 m fra vejene).

Grågæssene, der forekommer på Værnengene i samme periode som de Kortnæbbede Gæs (marts-april), foretrækker også engene med rævehale og rapgræs. Sammeliges de to arters udbredelse, ses der imidlertid at være betydelige forskelle (Fig. 5). Grågæssene udnytter modsat de Kortnæbbede Gæs i høj grad områderne tæt på vejene, og de har en vis tilknytning til områder med nærhed til et vandareal.

Knortegæssene udnytter Værnengene i maj måned, ca. 2-3 uger forskudt for kulminationen på Tipperne (se Madsen 1985b). Flokkene bevæger sig successivt fra Fuglepold/Nordre Rad mod syd til Søndre Rad og i maj måned til



Tab. 1. Fødevalget (i %) hos fire gåsearter på Fuglepold, Tipperne, i april.  
Diet (in %) of four goose species at Fuglepold, Tipperne, in April.

	<i>Anser anser</i>	<i>Anser brachyrhynchus</i>	<i>Branta bernicla</i>	<i>Branta leucopsis</i>
Græsser <i>Poaceae</i>				
<i>Alopecurus geniculatus</i>	10,9	17,4	15,7	12,3
<i>Agrostis</i> sp.	46,5	40,4	31,3	34,2
<i>Holcus/Anthoxanthum</i>	15,1	14,7	14,8	26,3
<i>Deschampsia caespitosa</i>	9,2	3,7	1,7	7,0
<i>Poa</i> sp.	2,5	2,8	0,0	14,0
<i>Festuca rubra</i>	16,0	13,8	15,7	6,1
Siv <i>Juncaceae</i>				
<i>Juncus gerardi</i>	0,0	6,4	19,1	0,0
Tokimbladede <i>Dicotyledones</i>				
<i>Trifolium</i> sp.	0,0	0,0	1,7	0,0
Mosser <i>Bryophyta</i>	0,0	0,9	0,0	0,0

Værnengene. Knortegæssene koncentrerer deres udnyttelse af Værnengene til det nordlige område af fenne E og i mindre grad fenne B og A. Som på Tipperne opsøger flokkene de store homogene flader. I fenne E er det således en stor plæneagtig flade domineret af krybhvene, der udnyttes mest.

#### Græsningsrutine hos Kortnæbbet Gås

Observationer fra december 1977 (Fig. 2) tydede på, at de Kortnæbbede Gæs afgræssede Tippernes enge efter et bestemt mønster. Disse observationer blev gentaget og udvidet på Værnengene fra 1. januar til 22. marts 1983, hvor der gik en fast bestand på 2000-3000 Kortnæbbede Gæs, kun afbrudt af en kuldepe-

riode 6.-27. februar, hvor gæssene forlod området. Værnengene inddeltes i ni fenner (Fig. 3), og kriteriet for, at gæs blev noteret som tilstedeværende i en fenne, var, at græsningstrykket den pågældende dag skulle overstige to gåsedage/ha, svarende til, at græsningstrykket var højere end det gennemsnitlige for alle fennerne.

En test for hypotesen om, at gæssene afgræsser området efter et bestemt mønster, vil være at påvise, at gæssenes forekomst i fennerne er klumpet fordelt i tid, d.v.s. at sandsynligheden for, at der er gæs til stede i en fenne, forøges, hvis der gik gæs i samme fenne den foregående dag. Gæssenes fordeling i tiden i de ni fenner er vist i Fig. 6. Ved den statistiske analyse er alle fenner slået sammen i ét langt tidsforløb. Der

Tab. 2. Fødevalget (i %) hos fire gåsearter i fenne B, Værnengene, i april til maj.  
Diet (in %) of four goose species in section B, Værnengene, April to May.

	<i>Anser anser</i>	<i>Anser brachyrhynchus</i>	<i>Branta bernicla</i>	<i>Branta leucopsis</i>
Græsser <i>Poaceae</i>				
<i>Lolium perenne</i>	0,0	4,4	0,0	4,6
<i>Alopecurus geniculatus</i>	52,3	54,0	58,2	37,6
<i>Phleum pratense</i>	0,0	0,9	0,0	0,0
<i>Agrostis</i> sp.	13,5	7,8	5,7	10,1
<i>Holcus/Anthoxanthum</i>	3,6	2,6	1,6	4,6
<i>Deschampsia caespitosa</i>	1,8	0,0	5,7	0,0
<i>Poa</i> sp.	20,7	27,8	7,4	22,9
<i>Festuca rubra</i>	2,7	0,0	2,5	3,7
<i>Festuca pratensis</i>	5,4	0,0	0,0	11,9
<i>Dactylis glomerata</i>	0,0	0,9	0,0	0,9
Siv <i>Juncaceae</i>				
<i>Juncus gerardi</i>	0,0	1,7	0,0	0,0
Tokimbladede <i>Dicotyledones</i>				
<i>Trifolium</i> sp.	0,0	0,0	18,1	1,8
Mosser <i>Bryophyta</i>	0,0	0,0	0,8	1,8

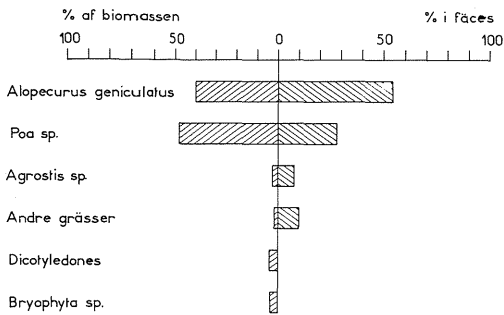


Fig. 8. Fødeselektion hos Kortnæbbet Gås på Værnengene i april 1983. Til venstre plantearternes procentvise andel i den levende biomasse, til højre arternes procentvise fordeling i ekskrementer.

*Food selection by Pinkfeet grazing on pasture on Værnengene, April 1983. To the left the frequency of food plants in the vegetation (% of live biomass), to the right the frequency in droppings.*

er ialt 131 dage med gæs i fænerne og ialt (35+22) dage  $\times$  9 fæner = 513 »fenne-dage«. Hvis fordelingen af gæs i fæner var tilfældig, ville det forventede antal dage med gæs, hvor der havde gået gæs i samme fenne dagen i forvejen, være  $131 \times 131/513 = 33,5$ . Den observerede værdi var 84, hvilket er signifikant forskelligt fra det forventede ( $\chi^2=137,7$ ;  $df=1$ ;  $P<0,001$ ). Dette sandsynliggør, at gæssene har en form for græsningsrutine.

Omend gæssene vendte tilbage til fænerne med en vis periodicitet (Fig. 6), ophørte de med at besøge områderne i slutningen af marts. Dette skete til trods for, at de forblev på halvøen (Fig. 7). I fænerne med det højeste kumulerede græsningstryk (A, B og D) flader kurven allerede ud i begyndelsen af februar. Gæssene

flytter til andre områder, især på Tipperne, men også til andre fæner på Værnengene.

### Fødevalg

Fra januar til maj var føden hos alle gåsearter domineret af overjordiske plantedele. Der blev indsamlet ekskrementer af samtlige fire gåsearter på Fuglepold i april og i fenne B på Værnengene med. april til pri. maj (fordelt over 1982 og 1983). I begge områder var græsser dominerende i føden (Tab. 1 og 2). På Fuglepold var hvene vigtigste fødeplante, efterfulgt af fløjlsgræs/vellugtende gulaks (kunne ikke adskilles i analysen) og knæbøjet rævehale. På kulturgræsen på Værnengene var knæbøjet rævehale og rapgræs dominerende i føden hos alle arter. Fig. 8 viser, at i fenne B på Værnengene er der overensstemmelse mellem frekvensen af fødeplanter i vegetationen og i ekskrementerne. Gæssene viser dog positiv selektion for knæbøjet rævehale og negativ selektion for rapgræs, de to hyppigste arter i vegetationen. Gæssene undgik tokimbladede og mosser totalt. Tilsvarende sammenhæng kan ikke vises for Fuglepold, idet de botaniske forsøg ikke blev udført i præcis samme områder, hvorfra ekskrementerne blev indsamlet.

For Kortnæbbet Gås og Grågås kunne der konstateres et sæsonmæssigt skifte i fødevalget på Nordre Rad. I januar 1983 var fløjlsgræs/gulaks således dominerende i føden hos begge arter (med 61% hos Kortnæbbet Gås og 80% hos Grågås). I april var hvene derimod blevet dominerende (hhv. 48% og 41%) og betydningen af fløjlsgræs/gulaks reduceret til henholdsvis 12% og 17%.

Tab. 3. Overlap i fødevalget udtrykt ved Morisitas index (se metodeafsnittet) hos fire gåsearter på tre forskellige lokaliteter på Tipperhalvøen.

*Overlap in diet, expressed by Morisita's index (Morisita 1959), of four goose species on three different sites at the Tipper peninsula.*

Lokalitet	<i>A. brachyrhynchus</i>	<i>B. bernicla</i>	<i>B. leucopsis</i>
I <i>A. anser</i>	0,98	0,92	0,94
<i>A. brachyrhynchus</i>	-	0,90	0,92
<i>B. bernicla</i>	-	-	0,82
II <i>A. anser</i>	0,97	0,86	0,90
<i>A. brachyrhynchus</i>	-	0,94	0,91
<i>B. bernicla</i>	-	-	0,81
III <i>A. anser</i>	0,95		0,95
<i>A. brachyrhynchus</i>	-		0,95

Lok. I: Fenne B, Værnengene, april-maj; Lok. II: Fuglepold, Tipperne, april; Lok. III: Fenne D, Værnengene, marts.

Tab. 4. Biomassens fordeling (i % af tørvægt) på forsøgsområderne primo april.

*Species distribution of the biomass (in % of dry weight) on the vegetation sampling areas primo April.*

	Værnengene 1.4.1983	Nordre Rad 6.4.1983	Fuglepold 3.4.1984
Dominerende græsser	90,0	88,5	64,0
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	-	9,5	1,0
<i>Alopecurus geniculatus</i>	40,0	-	-
<i>Agrostis</i> spp.	2,5	30,0	41,5
<i>Holcus lanatus</i>	+	25,5	18,0
<i>Poa</i> spp.	47,5	23,5	3,5
Dicotyledones	4,0	0,5	1,0
<i>Ranunculus acris</i>	-	-	+
<i>Ranunculus repens</i>	+	+	+
<i>Rumex acetosa</i>	-	+	+
<i>Lotus uliginosus</i>	-	+	+
<i>Trifolium repens</i>	+	-	-
<i>Leontoden autumnalis</i>	+	+	+
Bryophyta	3,0	8,5	35,0
Andre græsser og halvgræsser	3,0	2,5	+

(+) til stede på området.

Ligheden i fødesammensætningen er stor mellem alle fire arter på Fuglepold og i fenne B på Værnengene. Indsamling af ekskrementer af Kortnæbbet Gås, Grågås og Bramgås er endvidere foretaget i fenne D på Værnengene, og her er tilsvarende stort overlap i fødens sammensætning (Tab. 3). Visse forskelle forekommer, f.eks. tog Knortegæssene mere kløver på Værnengene og mere harril *Juncus gerardi* på Fuglepold end de andre arter; men generelt er fødesammensætningen så ens, at forskellene kan være udslag af tilfældigheder. På Nordre Rad i januar og april var der ligeledes stort overlap i føden hos Kortnæbbet Gås og Grågås ( $C_2$  hhv. 0,96 og 0,91).

#### Udviklingen i biomassen i ugræsset vegetation

De tre forsøgsområder var domineret af ganske få arter. Den procentvise fordeling af den levende biomasse (tørvægt) beregnet som et gennemsnit af afhøstningen af 10 prøvelfelter på hver af de tre områder i april ses i Tab. 4.

Fra januar frem til ult. marts/pri. april var der ingen vækst i biomassen på engene. På Nordre Rad var biomassen i marts 1982 55,0 g tørvægt/m<sup>2</sup> og i marts 1983 66,2 g tørvægt/m<sup>2</sup> (Fig. 9 B), hvilket ikke afveg signifikant (F-test) fra den stående, levende biomasse på Værnengene i marts 1983 (57,5 g tørvægt/m<sup>2</sup>) (Fig. 9 A). På Værnengene i 1983 faldt biomassen med ca 6% fra januar til marts. Hvis samme lave henfald var generel for områderne, har biomassen på Nordre Rad ikke været sig-

nifikant forskellig fra biomassen på Værnengene i januar (61,3 g tørvægt/m<sup>2</sup>). I fløjlsgræsgulaks-samfundet på Fuglepold i 1984 var biomassen lavere end i det tilsvarende samfund på Nordre Rad i de to foregående år, og en stigning blev ikke konstateret før ult. april (Fig. 9 C).

Den største vækst blev målt på Værnengene (6. juni 1983: 291 g tørvægt/m<sup>2</sup>) og den mindste på Fuglepold (30. maj 1984: 122 g tørvægt/m<sup>2</sup>). Produktionsestimerne repræsenterer imidlertid et minimumtal, idet metoden ikke tager hensyn til omsætningen af plantemateriale og ændringer i den døde biomasse mellem målingerne.

#### Udviklingen i biomassen i græsset vegetation

Biomassen på de græssede felter på Nordre Rad i 1982 og på Fuglepold i 1984 afveg på intet tidspunkt signifikant fra udviklingen i burene (Fig. 9 B og C). På Nordre Rad og Værnengene i 1983 lå biomassen i græssede områder i perioder med gåsegræsning signifikant lavere end i ugræssede områder (t-test,  $P < 0,05$ ). På Nordre Rad var biomassen generelt lavere gennem hele perioden, mens der på Værnengene ikke var signifikant forskel mellem græssede og ugræssede områder fra og med månedsskiftet marts/april. På Værnengene reducerede gåsegræsningen biomassen med 35%, og da gæssene forlod området, var biomassen lidt under 40 g tørvægt/m<sup>2</sup> og vegetationshøjden i gennemsnit ikke over to cm.

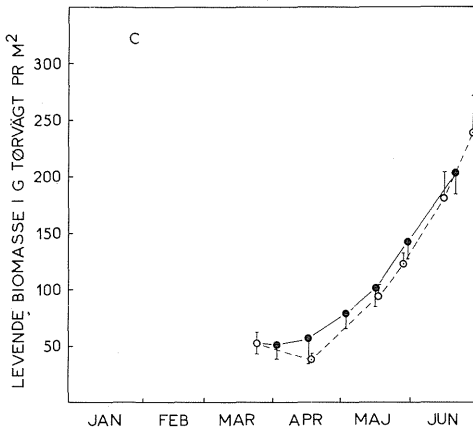
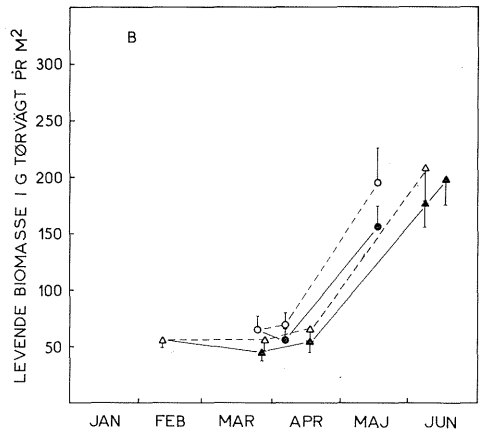
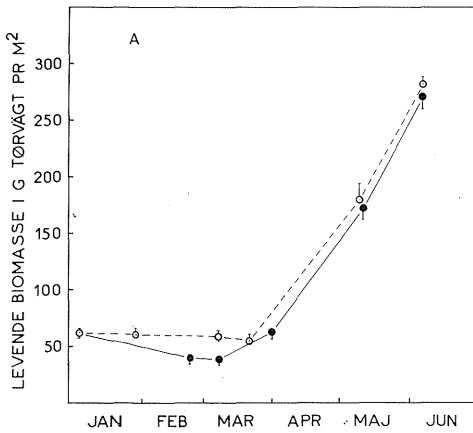


Fig. 9. Udviklingen i den levende biomasse i ugræsset (åbne symboler) og græsset (fyldte symboler) vegetation på de tre forsøgsområder. A: Værnengene (fenne B) i 1983, B: Nordre Rad i 1982 (trekanter) og 1983 (cirkler), C: Fuglepold i 1984. 95% konfidensgrænser er afsat som lodrette streger. Biomasseudviklingen i 1982 og 1983 er beregnet på basis af reflektionsmålinger, udviklingen i 1984 på basis af afhøstninger.

Development in live biomass of ungrazed (open symbols) and grazed (filled symbols) vegetation on the three sampling areas. A: Værnengene, 1983; B: Nordre Rad, Tipperne, 1982 (triangles) and 1983 (circles); C: Fuglepold, Tipperne, 1984. Bars show 95% confidence limits. The biomass development in 1982 and 1983 has been estimated by use of a reflection scanner, the development in 1984 by a harvest method.

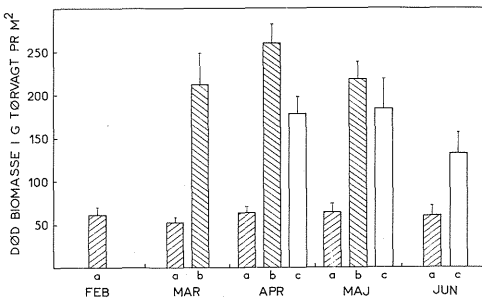


Fig. 10. Den stående mængde af død biomasse i græsset vegetation beregnet som et gennemsnit af alle afhøstede prøveflader i måneden. a: Værnengene i 1983, b: Nordre Rad i 1983, c: Fuglepold i 1984. 95% konfidensgrænser er afsat som lodrette streger på toppen af hver søjle.

The standing crop of dead biomass in grazed vegetation, expressed as the mean of all harvested samples during the month. a: Værnengene, 1983; b: Nordre Rad, 1983; c: Fuglepold, 1984. Bars on top of columns show 95% confidence limits.

### Udviklingen i den døde biomasse

Fig. 10 viser udviklingen i den døde biomasse i græsset vegetation på Værnengene og Nordre Rad i 1983 og på Fuglepold i 1984. Værdierne er beregnet som et gennemsnit af samtlige indsamlede prøveflader på områderne inden for måneden. Mens der var store forskelle mellem Værnengene og Tipperengene, varierede mængden ikke signifikant inden for områderne; på Værnengene var der i gennemsnit 59,9 g tørvægt/m<sup>2</sup>, på Nordre Rad 230 g/m<sup>2</sup> og på Fuglepold 164 g/m<sup>2</sup>.

Vegetationen i fløjlsgræs-gulaks-samfundet var i forårmånederne domineret af den døde biomasse. De grønne skud var omsluttet af døde bladskeder, og døde blade dækkede store dele af den grønne biomasse. I kraft af mindre død biomasse på Værnengene var vegetationen her lavere og den grønne biomasse ikke dækket af den døde.

Tab. 5. Estimer af græsningstryk, netto primærproduktion (NPP) på græssede og ugræssede felter og gæssenes konsumtion på forsøgsområderne frem til 17. maj.

*Estimates of grazing pressures, net primary production (NPP) of grazed and ungrazed swards (estimated by two methods), and food consumption of the geese (estimated by two methods) on the vegetation sampling areas from 1 January to 17 May.*

		Nordre Rad 1982	Nordre Rad 1983	Værnengene 1983	Fuglepold 1984
Græsningstryk (gåsedage/ha)	<i>A. brachyrhynchus</i>	29,0	254,0	807,0	<1
Grazing pressure (goose-days/ha)	<i>B. bernicla</i>	187,5	683,0	0	<1
NPP (ugræsset, faste bure) (g tørvægt/m <sup>2</sup> )		94,4	129,2	151,6	56,7
<i>NPP (ungrazed, stationary exclosures) (g dwt/m<sup>2</sup>)</i>					
NPP (græsset, korttidsbure) (g tørvægt/m <sup>2</sup> )		79,5	105,5	155,3	-
<i>NPP (grazed, short-term exclosures) (g dwt/m<sup>2</sup>)</i>					
NPP (græsset, gåsekonsument) (g tørvægt/m <sup>2</sup> )		74,5	112,1	148,3	-
<i>NPP (grazed, goose consumption) (g dwt/m<sup>2</sup>)</i>					
Konsumeret biomasse (burforsøg) (g tørvægt/m <sup>2</sup> )		10,0	16,0	20,2	-
<i>Consumed biomass (exclosures) (g dwt/m<sup>2</sup>)</i>					
Konsumeret biomasse (fødeindtagelse) (g tørvægt/m <sup>2</sup> )		5,5	22,6	13,1	-
<i>Consumed biomass (food intake) (g dwt/m<sup>2</sup>)</i>					

På Nordre Rad og Fuglepold havde gåsegræsning ingen indflydelse på mængden af dødt materiale; men på Værnengene blev der den 6. juni 1983 fundet signifikant mere død biomasse i ugræsset end i græsset vegetation, nemlig henholdsvis 85,3 og 60,2 g tørvægt/m<sup>2</sup>.

### NPP i ugræsset og græsset vegetation

For at kunne sammenligne produktionsestimaterne fra de forskellige områder er værdierne interpolerede for forårsperioden frem til 17. maj (Tab. 5). Beregningen af NPP i græsset vegetation på basis af korttidsbure og gåsekonsument afveg kun med 5-7% fra hinanden.

Produktionen var generelt størst i 1983 og startede lidt tidligere på Værnengene end på Tipperne (Fig. 11). På Fuglepold blev der i 1984 ikke observeret tilvækst i biomassen før efter 17. april, og produktiviteten var lav i de første perioder. I fløjlsgræs-gulaks-samfundet på Nordre Rad blev der i 1982 og 1983 produceret henholdsvis 94,4 og 129,2 g/m<sup>2</sup> (tørvægt), mens der i det samme samfund på Fuglepold i 1984 kun blev produceret 56,7 g/m<sup>2</sup>. NPP på Værnengene i 1983 var 17% højere end på Nordre Rad, og ialt produceredes 151,6 g/m<sup>2</sup>.

På Nordre Rad i 1982 og 1983 var NPP i græsset vegetation henholdsvis 16% og 18% mindre end i ugræssede områder, mens NPP i græsset vegetation på Værnengene var 2% højere end i den ugræssede. Antallet af gæs på forsøgsområderne varierede meget (Tab. 5);

som helhed var græsningstrykket størst i 1983 og mindst på Fuglepold i 1984 (<1 gåsedag/ha).

De to estimater for konsumtion afveg en del fra hinanden (Tab. 5). Beregnet på basis af vegetationsmålinger udgjorde fødeindtaget på Nordre Rad i 1982 og 1983 henholdsvis 12,6% og 15,2% af den samlede primærproduktion på græsset eng; på Værnengene 1983 udgjorde det 13,0%. På Nordre Rad var primærproduktionen i 1983 kommet igang inden gåsegræsning-

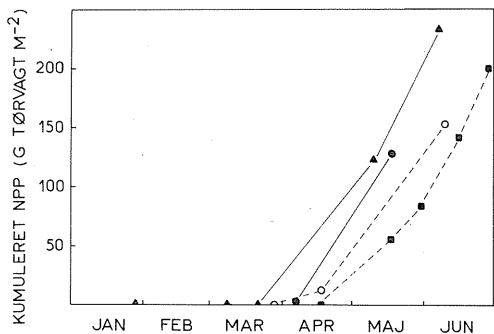


Fig. 11. Den kumulerede netto-primærproduktion (NPP) i ugræsset vegetation på Værnengene i 1983 (trekanter), Nordre Rad 1982 (åbne cirkler), Nordre Rad 1983 (fyldte cirkler) og Fuglepold 1984 (firkanter).

*The cumulative above-ground net primary production (NPP) of ungrazed vegetation on Værnengene, 1983 (triangles), Nordre Rad, Tipperne, 1982 (open circles), Nordre Rad, 1983 (filled circles), and Fuglepold, Tipperne, 1984 (squares).*

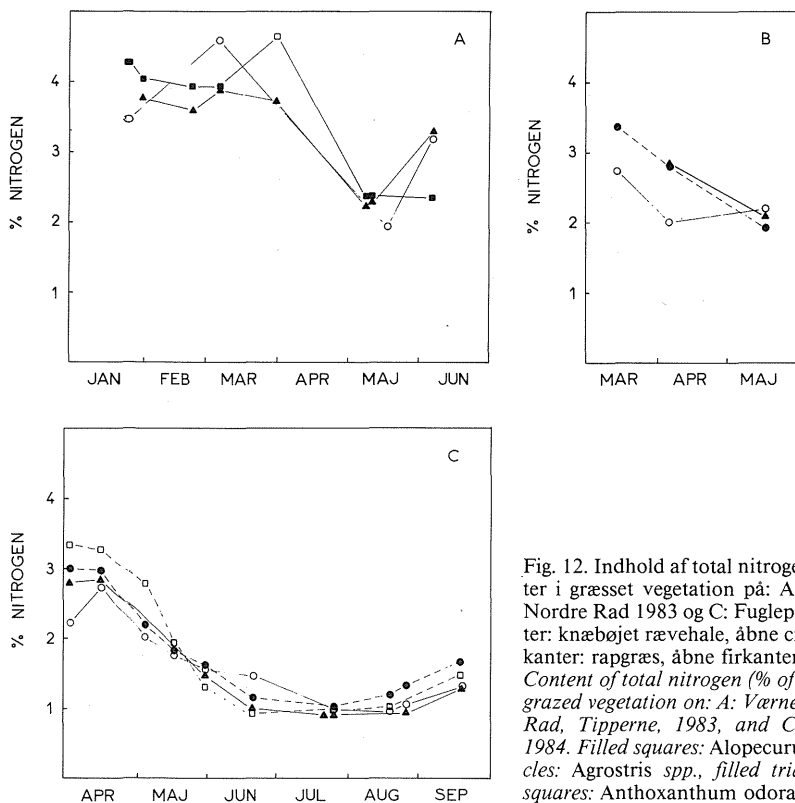


Fig. 12. Indhold af total nitrogen (% af tørvægt) i planter i græsset vegetation på: A: Værnengene 1983; B: Nordre Rad 1983 og C: Fuglepold 1984. Fyldte firkanter: knæbøjet rævchale, åbne cirkler: hvene, fyldte trekkanter: rapgræs, åbne firkanter: vellugtende gulaks. Content of total nitrogen (% of dry weight) in plants of grazed vegetation on: A: Værnengene, 1983; B: Nordre Rad, Tipperne, 1983, and C: Fuglepold, Tipperne, 1984. Filled squares: *Alopecurus geniculatus*, open circles: *Agrostis* spp., filled triangles: *Poa* spp., open squares: *Anthoxanthum odoratum*.

gen begyndte, mens der på Nordre Rad i 1982 og på Værnengene i 1983 blev afgræsset før produktionen var begyndt. Den konsumerede biomasse skal her snarere ses i relation til mængden af levende biomasse på det tidspunkt, hvor græsningen blev påbegyndt. Beregnet på denne måde fjernede gæssene 18,2% af biomassen på Nordre Rad og 35% på Værnengene.

### Nitrogenindhold i vegetationen

Udviklingen i planternes nitrogenindhold på områderne er vist i Fig. 12. Planterne på de kunstgødede Værnenge havde især i vinterperioden et højere nitrogenindhold end planterne på de ugødede Tipperenge. I løbet af april faldt indholdet på alle områderne til et niveau omkring 2% af tørvægten. Værnengene blev tilført kunstgødning i form af NPK (21:4:10) sidst i april, og fra begyndelsen af maj steg planternes indhold af nitrogen igen på dette område. I løbet af maj og juni 1984 faldt nitrogenindholdet i planterne på Fuglepold til 1-1,5% af tørvæg-

ten og holdt dette lave niveau sommeren igennem. I juni 1983 afveg nitrogenindholdet i ugræsset vegetation ikke fra indholdet i græsset vegetation.

Fig. 13 viser udviklingen i mængden af nitrogen/m<sup>2</sup> («standing stock») i den græssede vegetation. Kurverne er beregnet på basis af nitrogenindholdet i de dominerende græsser, der bortset fra Fuglepold i 1984 udgjorde tæt ved 90% af den levende biomasse. 1982-kurven for Nordre Rad er beregnet på basis af nitrogenindholdet i planterne på Nordre Rad i 1983, og nitrogenindholdet i vellugtende gulaks på Fuglepold i 1984 er anvendt for Nordre Rad i 1982 og 1983. Mængden af nitrogen/m<sup>2</sup> var størst på Værnengene, og fra april steg den hurtigere der end i de andre områder.

### Diskussion

#### Er bæreevnen for Tipperhalvøen nået?

Gåsegræsning på Tipperhalvøen sker dels i en vintersituation – januar til marts (Kortnæbbet Gås) – hvor gæssene kun behøver at bevare

kropsvægten, og dels i en forårssituation – april til maj (Knortegås) – hvor gæssene skal opbygge energi- og næringsreserver. En vurdering af områdets bæreevne for gæs kompliceres både af, at gæssene således har forskellige fødebehov på forskellige tidspunkter af året, og af, at gåsegræsningen sker i forskellige, mere eller mindre kulturpåvirkede plantesamfund og på tidspunkter med og uden primærproduktion.

Inden selve diskussionen om bæreevnen må det forklares, hvorfor de Kortnæbbede Gæs foretrækker Værnengene fremfor Tipperengene i vinterperioden. Mængden af levende biomasse i ugræsset vegetation i marts (og januar) i de to områder var den samme. Derimod var der op til fire gange mere dødt materiale på Nordre Rad og Fuglepold end på Værnengene. Døde bladskeder omsluttede de grønne skud, og meget af den levende biomasse var skjult oppefra. Det har vist sig, at får undgår områder, hvor dødt plantemateriale dominerer vegetationen (Arnold 1964), og store mængder død biomasse kan vanskeliggøre gæssenes bevægelser og øge deres optagelse af plantemateriale med lav næringsværdi (Owen 1972, 1975b).

Det er vist, at dyr selekterer næringsrig føde med et højt proteinindhold fremfor næringsfat-

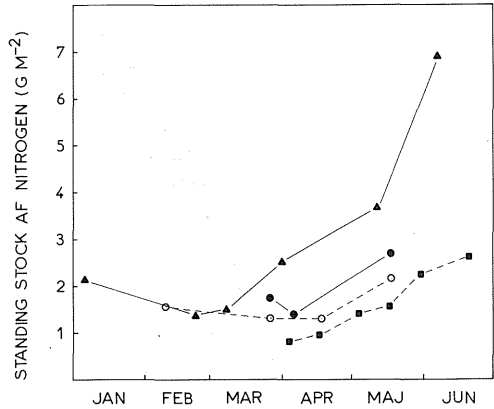


Fig. 13. Den stående mængde nitrogen/m<sup>2</sup> i biomassen på: Værnengene 1983 (fyldte trekanter), Nordre Rad 1982 (åbne cirkler), Nordre Rad 1983 (fyldte cirkler) og Fuglepold 1984 (fyldte firkanter). *Standing crop of nitrogen/m<sup>2</sup> in the biomass on: Værnengene, 1983 (filled triangles), Nordre Rad, 1982 (open circles), Nordre Rad, 1983 (filled circles), and Fuglepold, 1984 (filled triangles).*

tig føde (Mattsson 1980); også gæs er i stand til at selektere planter med højt nitrogenindhold (Owen 1981) samt gødede områder fremfor ugødede (Owen et al. 1977, Owen 1975b). På Værnengene indeholdt de dominerende græsser mere nitrogen end de tilsvarende arter på Tipperne, og dette forhold var især udpræget i vinterperioden. Sammenfaldet mellem det lave græsningstryk på Fuglepold i 1984 og det lave nitrogenindhold i plantesamfundet bekræfter, at gæssene selekterer for nitrogenrige planter og områder.

De omtalte plantefaktorer viser klart, at Værnengene i vintersæsonen vil være at foretrække fremfor Tipperne, og at gæssene er i stand til at udsøge den habitat, hvor det er mest profitabelt at græsse.

I perioden fra januar til ult. marts 1983 skete der ingen produktion i græsset og ugræsset vegetation på Værnengene. I gennemsnit tilbragte de Kortnæbbede Gæs ca 900 gåsedage/ha i forsøgsfennen og 807 gåsedage/ha i forsøgsfeltet. Gåsegræsningen reducerede signifikant mængden af den levende biomasse (med 35%) og mængden af nitrogen/m<sup>2</sup> (med ca 35%), før gæssene helt ophørte med at afgræsse området. Gæssene vendte ikke tilbage, selvom den procentvise mængde nitrogen i de foretrukne plantearter steg kraftigt fra pri. marts.

Græsningrutinen hos de Kortnæbbede Gæs er et udtryk for, at gæssene successivt afgræsser



Kortnæbbet Gås. Målinger på Værnengene (1983) viste, at gæssene fortærede 35% af vegetationens levende dele. Foto: Bert Wiklund, Biofoto.

områderne for den stående, levende biomasse, så efterfølgende besøg vil være mindre profitable, d.v.s. at der er faldende effektivitet ved græsningen. Som det er indikeret i Fig. 7 A, falder græsningstrykket i et område ved efterfølgende besøg; dette er yderligere belæg for, at der er mindre føde at hente. På det tidspunkt, hvor græsningen ophørte, havde biomassen nået en nedre grænse på under 40 g tørvægt/m<sup>2</sup> og en vegetationshøjde på mindre end 2 cm. Eksistensen af en nedre biomasse-grænse eller tærskelværdi, hvor det ikke længere er profitabelt for gæs at græsse, er også beskrevet for ålegræs *Zostera* blade afgræsset af Knortegæs (Charman 1979), og for en græsflade afgræsset af Bramgæs (Drent & Swierstra 1977).

Sammenlagt giver den observerede græsningsrutine og ændringerne i vegetationsparametrene evidens for, at bæreevnen for Værnengene i vinterperioden 1983 var nået.

Skiftet fra Værnengene til Tipperne ved månedskiftet marts/april skete på et tidspunkt, hvor den levende biomasse på Nordre Rad var 67% højere end på Værnengene, mens der ikke var stor forskel i den stående mængde nitrogen. Gæssenes udnyttelse af Tippernes enge kan således være udtryk for, at det er et sekundært område, som først bliver attraktivt, når profabiliteten ved fortsat græsning på Værnengene bliver for lav. Allerede pri. april trækker de fleste Kortnæbbede Gæs bort fra halvøen, hvilket skyldes en stigende udnyttelse af nysåede marker andre steder i Vestjylland (Madsen 1984), som har vist sig at være energetisk mere profitable end engarealerne (Madsen 1985d).

I april-maj afgræsses halvøen hovedsageligt af Knortegæssene, men græsningstrykket er, bortset fra enkelte områder, lavt. I 1982 fjernede Knortegæssene sammen med Kortnæbbede Gæs 18% af biomassen i forsøgsområdet på Nordre Rad (inden primærproduktionen satte igang); i 1983 fjernede Knortegæssene 15% af primærproduktionen, mens de i 1984 praktisk taget intet fjernede på Fuglepold. De var ikke i stand til at holde trit med tilvæksten i biomassen. Sammenholdt med, at man i hollandske undersøgelser har vist, at Bramgæs og Knortegæs udnytter primærproduktionen fra starten og ved gentagen græsning holder vegetationen lav gennem hele foråret (Ydenberg & Prins 1981, Prins et al. 1980), er det usandsynligt, at Tipperhalvøens bæreevne er nået. Når der ikke forekommer flere Knortegæs på området, kan det hænge sammen med en adfærds-

mæssig hindring. Knortegæssene er først i de senere år begyndt at afgræsse engarealerne i større grad (Madsen 1985b). De udnytter først de arealer – Fuglepold og Nordre Rad – der ligger i umiddelbar nærhed af deres foretrukne kyst, hvortil de trækker ud flere gange dagligt for at raste. Først senere flytter gæssene ned over engene til Værnengene. Desuden er Knortegåsen tydeligvis hæmmet i sine bevægelser, når den græsser i høj vegetation. De store mængder af død biomasse på Nordre Rad og Fuglepold og høj vegetation på Værnengene i april og maj kan være begrænsende for artens udnyttelse af Tipperhalvøen.

En række forfattere har anvendt det maksimale græsningstryk som udtryk for et områdes bæreevne for gæs. Det fundne maksimale græsningstryk for Kortnæbbede Gås på Værnengene var 900-950 gåsedage/ha/sæson, og på Tipperne 1200 (i 1977/78 på Nordre Rad). Disse værdier stemmer godt overens med, hvad der er fundet for denne art på andre græsarealer (640-1350 gåsedage/ha på en skotsk rasteplads (Newton & Campbell 1973) og 740-880 gåsedage/ha på en belgisk rasteplads (Kuyken 1969)). Owen (1977) har på baggrund af dagligt fødeindtag givet et overslag over bæreevnen for græsarealer for fire gåsearter. For Kortnæbbede Gås beregnes således en bæreevne på 2600 og for Knortegås på 5500 gåsedage/ha/år. Det maksimalt registrerede græsningstryk hos Knortegås på Tipperhalvøen var 1200 gåsedage/ha (Fuglepold) og 725 gåsedage/ha (Værnengene). Disse værdier er betydeligt lavere end Owens beregnede, hvilket yderligere er et indicium for, at bæreevnen for Tipperhalvøen om foråret ikke er udnyttet. De beregnede værdier er imidlertid grove skøn for en engelsk »standard« græsmark og kan ikke generelt overføres til danske forhold. Owens generalisation tager ikke hensyn til, 1) at der er sæsonmæssig forskel i primærproduktionen, 2) at gæssenes afgræsning kan ændre primærproduktionen og 3) forskelle i områders landbrugsmæssige drift.

### Segregation mellem arterne

Eftersom fødemængden – i det mindste i det tidlige forår – ser ud til at være en begrænsende faktor for områdets gåsebestande, kan det forventes, at arterne segregerer for at undgå interspecifik konkurrence. Fødeanalyserne viste, at der er stort overlap i føden hos de fire arter, og det er kun i valg af område, at der er en vis segregation. Der er en tidsmæssig forskel i fore-

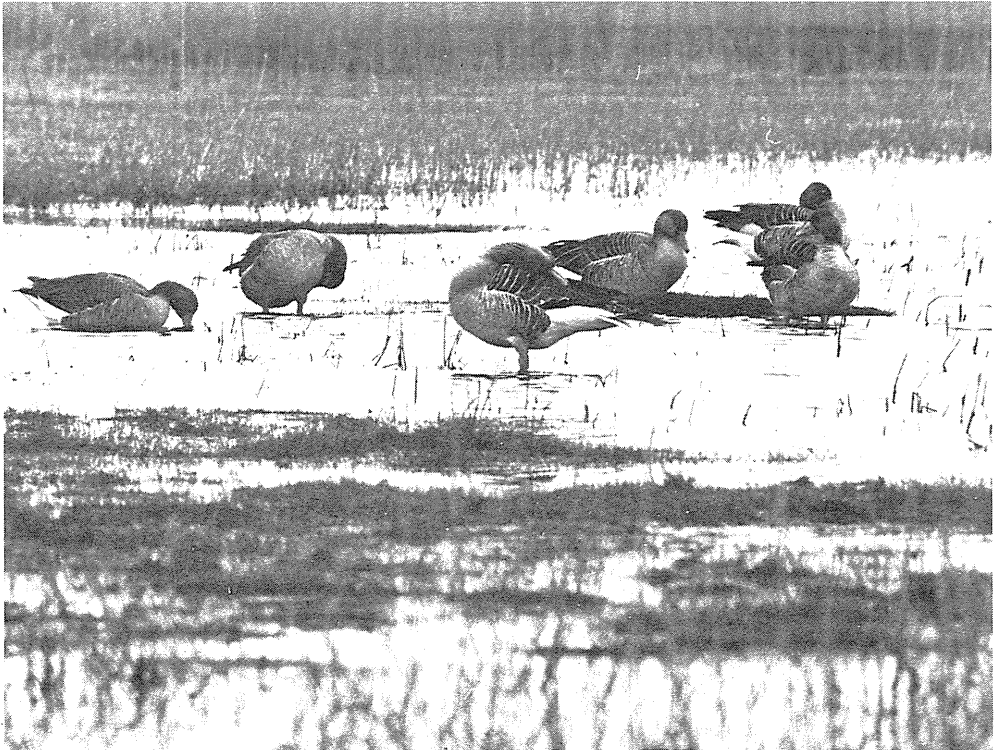


komsten af Kortnæbbet Gås og Knortegås, som gør, at de to arters habitatvalg ikke er direkte sammenligneligt (p.g.a. primærproduktionens start pri. april). Det er dog evident, at de to arter adskiller sig i habitatvalget på Tipperne, idet Knortegæssene udnytter det snævrere habitatpektrum, mens de Kortnæbbede Gæs udnytter et bredere. I den periode, hvor de sam eksisterer på Tipperne, synes den tilgængelige fødemængde imidlertid ikke at være begrænsende. Segregationen er derfor sandsynligvis ikke udslag af konkurrence, men snarere af forskellig tilpasning. Knortegåsen har et lille næb, der er bedst egnet til afgræsning af lav vegetation, mens den Kortnæbbede Gås med sit større næb er i stand til at afgræsse en højere, mere heterogen vegetation.

Den segregation, der er påvist mellem Kortnæbbet Gås og Grågås, kan være udtryk for, at Grågæssene forsøger at undgå fødekongurrence med de talmæssigt overlegne Kortnæbbede Gæs. På grund af stor flugt afstand over for mennesker (Madsen 1985a) er de Kortnæbbede Gæs's udnyttelse af Værnengene begrænset til

områder fjernt fra vejene. Grågæssene går i mindre flokke, og deres flugt afstand er mindre. Flugt afstanden for 21 flokke af Grågæs på 1-45 individer var om foråret i gennemsnit 57 m (uden korrelation mellem flok størrelse og flugt afstand for disse flok størrelser), mens den for 17 flokke af Kortnæbbede Gæs (samme flok størrelser) om foråret var 129 m, signifikant større end for Grågæs (ensidet Mann-Whitney U-test,  $P < 0,05$ ). På grund af den mindre flugt afstand er Grågæssene således i stand til at udnytte zonerne omkring vejene, hvor de Kortnæbbede Gæs ikke går.

Konkurrence mellem gåsearter er sjældent påvist, sandsynligvis fordi fænomenet er overset. Der er evidens for konkurrence mellem Kortnæbbede Gæs og Grågæs ved Filso i Vestjylland (Madsen 1985c), og i Holland har Lok (1981) fundet indikationer for, at Grågæs undgår de talrigere Bramgæs ved at trække bort. I disse eksempler og i tilfældet fra Værnengene er der tale om, at en talmæssigt underlegen art undgår en talstærkere art, som hurtigt tømmer området for føderessourcer. Den talmæssigt



De relativt få Grågæs på Tipperne udnytter et bredt spektrum af vegetationstyper, deriblandt rørsumpe. Foto: Claus Eriksen.

underlegne art søger til »refugier«, f.eks. zonerne omkring vejene, hvor der ikke er konkurrence.

## Konklusion

I vinterperioden (med. december til ult. marts) fra 1974 til 1983 har den overvintrende bestand af Kortnæbbet Gås ligget stabilt omkring 3000 fugle, og der er tilbragt omkring 120-150.000 gåsedage/sæson på halvøen. Den observerede græsningsrutine kan ses som et udtryk for, at gæssene optimerer deres daglige næringsoptagelse. Om vinteren vælger gæssene det område – Værnengene – hvor føden er lettest tilgængelig og har højst næringsindhold. Primærproduktionen er endnu ikke kommet igang, og i løbet af det tidlige forår har flokkene nedgræsset engene til en biomassetærskel (ca 40 g tørvægt/m<sup>2</sup>), hvor det ikke længere er profitabelt at græsse. Gradvist skifter de til engene på Tipperne, hvor der er mere tilgængelig biomasse. Det konkluderes, at den overvintrende bestand af Kortnæbbede Gæs på Værnengene er reguleret af områdets føderessourcer.

I forårsperioden, hvor primærproduktionen er igang, er det hovedsageligt Knortegæs, der afgræsser engene. Fra slutningen af 1960'erne og frem til slutningen af 1970'erne har forårsbestanden været i fremgang, men er siden stagneret på trods af, at den samlede bestand af Mørkbugede Knortegæs har fortsat sin fremgang (Madsen 1985b). Knortegæssene konsumerer kun en mindre del af primærproduktionen på engene, og der er ikke tegn på, at græsningen ændrer planternes produktionsevne. Habitatet er imidlertid ikke optimal for Knortegæssene, fordi vegetationen er for høj og fødeplanterne for utilgængelige. Forureningen af Ringkøbing Fjord, der har forårsaget en reduktion i vegetationen på Tippergrund, kan være årsag til den stagnerende bestand. Den submerse vegetation var tidligere gæssenes foretrukne føde, og engene på Tipperne er sandsynligvis kun en sekundær fødekilde.

Der er et bredt overlap i gåsearternes fordeling på engene. Forskelle i udbredelse kan forklares ved forskellig tilpasning, forskellige flokstørrelser, tidsmæssige forskelle i forekomst og interspecifik konkurrence om føderessourcerne. Sidstnævnte er dog kun aktuel i det tidlige forår, hvor føderessourcerne er begrænsede.

Optællingerne på Værnengene havde ikke været mulige uden deltagelse fra observatørerne på Tipperne. Følgende takkes for hjælp: J. F. Andersen, T. Bregnballe, P. Clausen, K. Fischer, J. Jensen, L. Jørgensen, T. Jørgensen, C. E. Mortensen, N. Rattenborg og O. Thorup. Poul Hald-Mortensen og Jon Fjeldså bidrog med rådgivning, og Poul Hansen gav statistisk vejledning. Erik Jakobsen takkes for megen praktisk hjælp, og Værnselskaberne takkes for at give os adgang til Værnengene. Undersøgelsen var del af et specialeprojekt ved Botanisk Institut og Zoologisk Laboratorium, Århus Universitet, med Arne Jensen og Anders Holm Joensen som vejledere.

## Summary

**The goose populations at the Tipper peninsula, Western Jutland, Denmark. II: Feeding ecology in relation to the carrying capacity of the area**

In winter and spring four goose species visit the Tipper peninsula: Pink-footed Goose (2-3000), Dark-bellied Brent Goose (2-4000), Barnacle Goose (200), and Greylag Goose (200) (Madsen 1980, 1985b). In this paper food and habitat selection of the species is described, and the foraging routines of the goose flocks analysed in relation to the quantity and quality of the food resources.

The study area comprises the reserve Tipperne, with seminatural, cattle-grazed and cut meadows, and Værnengene, with fertilized and cattle-grazed pastures (Fig. 1). During the last decade the wintering population of Pinkfeet has been stable. In January and February the flocks graze on Værnengene, but in the course of March most of the Pinkfeet switch to Tipperne; the peninsula is abandoned in April when the flocks fly to newly sown fields at other sites. The Brents, occurring in April and May, preferably feed on the shallow waters surrounding Tipperne. However, since 1979 the submerged macrophytes have disappeared due to hyper-eutrofication of the fiord, and the Brents now feed on the grasslands (Madsen 1985b). The population has been increasing from the mid 1960s to the mid 1970s, but has stabilized since then.

At Tipperne, the northwestern areas are central foraging grounds for all species, but apart from this the species segregate. Greylags have the widest distribution, using both the homogeneous, short-grassed swards and the higher, tussocky vegetation and the inner reed swamps. Pinkfeet preferably feed on the homogeneous swards, but also make use of the tussocky vegetation, while Brents exclusively utilize the extensive short-grassed areas. Barnacle Geese usually flock with Pinkfeet (Fig. 4). At Værnengene, Pinkfeet, due to their wariness, are restricted to areas farther than 200-400 m from the roads. Greylags utilize the same fields as Pinkfeet, but also the zones adjacent to the roads. Brents are concentrated on the northern parts, and due to temporal segregation their habitat selection cannot be directly compared to that of the other species (Fig. 5).

The recorded peak grazing pressures of Pinkfeet are 1200 and 950 goose-days/ha/season on Tipperne and



Blandet gåseflok (Kortnæbbet Gås, Blisgås, Bramgås, Knortegås) i morgendisken på Værnengene, april 1978. Foto: Erik Thomsen, Biofoto.

Værnengene, respectively, and of Brents 1200 and 800 goose-days/ha/season, respectively.

In all species the diet is dominated by grasses, and there is a high similarity in food composition (Tabs 1, 2, 3).

The flocks grazing on Værnengene in winter display a distinct foraging routine: they tend to graze a certain field for some consecutive days and then switch to another field, but return again later in the winter (Fig. 6). In 1983 it was demonstrated that the grazing pressure per visit declined, and in March the geese stopped revisiting the fields (Fig. 7).

Vegetation analyses showed no growth until ult. March/pri. April (Figs 9, 11). The standing crop of ungrazed swards on Værnengene and Tipperne in winter did not diverge (c. 60 g dwt/m<sup>2</sup>), but there was more nitrogen in food plants and less dead material on Værnengene than on Tipperne (Fig. 12), which seems to explain why the geese prefer Værnengene. Based on enclosure experiments it is estimated that the geese consumed 35% of the living biomass here in 1983. When the geese stopped visiting the area, it had been reduced to less than 40 g dwt/m<sup>2</sup> and the vegetation height to less than 2 cm which seems to be the threshold standing crop for profitable foraging by geese. When the geese switched to Tipperne there was 67% more biomass here; the standing crop of nitrogen was not higher, however (Fig. 13).

The results suggest that the wintering population of

Pinkfeet on Værnengene is limited by the food resources. The grasslands at Tipperne seem to be of secondary quality and are only used when the resources on Værnengene are depleted.

The Brents only consume 18% or less of the net above-ground primary production in April and May, and the population cannot be directly limited by the food resources. However, the vegetation at Tipperne is generally too high to be optimal for Brents and the grasslands are probably only secondary habitats, utilized now because the submerged vegetation is no longer available.

Interspecific differences in habitat selection are explained by 1) differences in adaptations, 2) differences in flock sizes, 3) temporal differences in occurrence, and 4) interspecific competition. The latter probably explains the segregation of Pinkfeet and Greylags on Værnengene, where the Greylags avoid areas exploited by the more numerous Pinkfeet.

## Litteratur

Arnold, G. W. 1964: Factors within plant associations affecting the behaviour and performance of grazing animals. Pp. 133-154 i: Crisp, D. J. (red.): *Grazing in terrestrial and marine environments*. - Blackwell, Oxford.

- Boudewijn, T. 1984: The role of digestibility in the selection of spring feeding sites by Brent Geese. – *Wildfowl* 35: 97-105.
- Cargill, S. M. & R. L. Jefferies 1984: The effects of grazing by lesser snow geese on the vegetation of a sub-arctic salt marsh. – *J. Appl. Ecol.* 21: 669-686.
- Charman, K. 1979: Feeding ecology and energetics of the Dark-bellied Brent Goose (*Branta bernicla bernicla*) in Essex and Kent. Pp. 451-465 i: Jefferies, R. L. & A. J. Davy (red.): *Ecological processes in coastal environments*. – Blackwell, Oxford.
- Drent, R. & P. Swierstra 1977: Goose flocks and food finding: field experiments with Barnacle Geese in winter. – *Wildfowl* 28: 15-20.
- Drent, R., B. Ebbinge & B. Weijand 1981: Balancing the energy budgets of arctic-breeding geese throughout the annual cycle: a progress report. – *Verh. orn. Ges. Bayern* 23: 239-264.
- Ebbinge, B., K. Canters & R. Drent 1975: Foraging routines and daily intake in Barnacle Geese wintering in the Northern Netherlands. – *Wildfowl* 26: 5-19.
- Eerden, M. R. van 1984: Waterfowl movements in relation to food stocks. Pp. 84-100 i: Evans, P. R., J. D. Goss-Custard & W. G. Hale (red.): *Coastal waders and wildfowl in winter*. – Camb. Univ. Pr.
- Kuyken, E. 1969: Grazing of wild geese on grassland at Damme, Belgium. – *Wildfowl* 20: 47-54.
- Lok, C. M. 1981: Beinvloten Brandganzen (*Branta leucopsis*) het voorkomen van andere ganzesoorten op de grasgorzen langs het Haringvliet? – *Watervogels* 6: 78-87.
- Madsen, J. 1980: Forekomst, habitatvalg og overnatning hos Kortnæbbet Gås *Anser brachyrhynchus* på Tipperne 1972-1978. – *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 74: 45-58.
- Madsen, J. 1984: Numbers, distribution and habitat utilization of Pink-footed Geese *Anser brachyrhynchus* in Denmark 1980-1983. – *Norsk Polarinst. Skr.* 181: 19-23.
- Madsen, J. 1985a: Impact of disturbance on field utilization of Pink-footed Geese in West Jutland, Denmark. – *Biol. Conserv.* 33: 53-63.
- Madsen, J. 1985b: Gåsebestandene på Tipperhalvøen. I: Forekomst og udvikling 1929-1983. – *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 79: 19-28.
- Madsen, J. 1985c: Habitat selection of farmland feeding geese in West Jutland, Denmark: an example of a niche shift. – *Ornis Scand.* 16: 140-144.
- Madsen, J. 1985d: Relations between change in spring habitat selection and daily energetics of Pink-footed Geese *Anser brachyrhynchus*. – *Ornis Scand.* 16: 222-228.
- Mattocks, J. G. 1971: Goose feeding and cellulose digestion. – *Wildfowl* 22: 107-113.
- Mattsson, W. J. 1980: Herbivory in relation to plant nitrogen content. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119-161.
- Milner, C. & R. E. Hughes 1968: *Methods for the measurement of the primary production of grassland*. IBP handbook no. 6. – Blackwell, Oxford.
- Morisita, M. 1959: Measuring of interspecific associations and similarity between communities. – *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ. Ser. E* 3: 65-80.
- Newton, I. & C.R.G. Campbell 1973: Feeding of geese on farmland in East-central Scotland. – *J. Appl. Ecol.* 10: 781-801.
- Owen, M. 1972: Some factors affecting food intake and selection in White-fronted Geese. – *J. Anim. Ecol.* 41: 79-92.
- Owen, M. 1975a: An assessment of fecal analysis technique in waterfowl feeding studies. – *J. Wildl. Mgmt* 39: 271-279.
- Owen, M. 1975b: Cutting and fertilizing grassland for winter goose management. – *J. Wildl. Mgmt* 39: 163-167.
- Owen, M. 1977: The role of wildfowl refuges on agricultural land in lessening the conflict between farmers and geese in Britain. – *Biol. Conserv.* 11: 209-222.
- Owen, M. 1981: Food selection in geese. – *Verh. orn. Ges. Bayern* 23: 169-177.
- Owen, M., M. Nugent & N. Davies 1977: Discrimination between species and nitrogen-fertilized vegetation by young Barnacle Geese. – *Wildfowl* 28: 21-26.
- Owens, N. W. 1977: Responses of wintering Brent Geese to human disturbance. – *Wildfowl* 28: 5-14.
- Prins, H. H. T., R. C. Ydenberg & R. Drent 1980: The interaction of Brent Geese *Branta bernicla* and Sea Plantain *Plantago maritima* during spring staging: field observations and experiments. – *Acta Bot. Neerl.* 29: 585-596.
- Schierup, H. H. & A. Jensen 1981: *Vejledning i kemisk og fysisk analyse af jordprøver og plantemateriale*. – Botanisk Institut, Århus Univ.
- Ydenberg, R. C. & H. H. T. Prins 1981: Spring grazing and the manipulation of food quality by Barnacle Geese. – *J. Appl. Ecol.* 18: 443-453.

Modtaget 18. december 1984

Bent Lorenzen, Botanisk Institut, Århus Universitet, Nordlandsvej 68, 8240 Risskov  
Jesper Madsen, Vildtbiologisk Station, Kalø, 8410 Rønde