

Rob G. Bijlsma

And if you go chasing rabbits
And you know you're going to fall
Tell 'em a hookah-smoking caterpillar
Has given you the call.*

*White Rabbit, op Surrealistic Pillow (1967),
Jefferson Airplane

Lange-afstandstrekkingen brengen weinig tijd door in de broedgebieden. In de meeste gevallen is dat net voldoende voor het grootbrengen van een broedsel met – in het geval van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* – daarop aansluitend een volledige rui. Dan moet alles meezitten. En dat niet alleen in de broedgebieden, maar ook in Afrika en alles daartussenin. De afgelopen decennia moet er iets zijn veranderd in de leefomstandigheden van lange-afstandstrekkingen, want de meeste laten een sterke afname zien. Veel sterker bovendien dan zichtbaar onder standvogels en korte-afstandstrekkingen, waarvan ook nog eens minder soorten over dezelfde periode een afname vertoonden. De beschuldigende vinger gaat naar klimaatsinvloeden, vooral in West-Europa waar voorjaren gemiddeld warmer zijn geworden met alle gevolgen van dien voor de timing van bladontwikkeling en herbivore insecten (Møller *et al.* 2010). Die veranderingen zijn het meest uitgesproken in habitats waar het voedselaanbod in voorjaar en zomer sterk gepiekt is (Both *et al.* 2010). Loofbossen dus, meer in het bijzonder die van zomereiken *Quercus robur*, het bostype waarvoor West-Europese Fluiters worden verondersteld een voorkeur te hebben (Quelle & Lemke 1988, Mallord *et al.* 2012, maar zie Marti 2007 en Pavelka & Korytář 1992 voor beuk *Fagus sylvatica*-angehauchte populaties). Fluiters staan geboekt onder de verliezers van de late twintigste eeuw, maar dat is voornamelijk gebaseerd op kortlopende tijdreeksen gestart in de tweede helft van de jaren tachtig en vroege jaren negentig (Hillig 2009, Reinhardt & Bauer 2009, Bijlsma 2012⁹), of anders op populaties die aan eikenbossen zijn gebonden (zoals in Engeland; Mallord *et al.* 2012). Het klimaatverhaal als dé verklarende variabele van die afnames doet geen recht aan allerlei andere, waarschijnlijk veel belangrijkere, verschuivingen in ecosystemen. Verschuivingen die over grote geografische gebieden in een versnelling zijn gekomen, zoals habitatveranderingen (maar zie Reinhardt & Bauer 2009, die op basis van metingen aan bestaande en opgegeven territoria in het Bodenseegebied suggereren dat er in het broedgebied geen dramatische veranderingen zijn opgetreden). Lange-afstandstrekkingen zijn ook nog eens dubbel kwetsbaar, omdat ze in Europa én in Afrika te kampen hebben met veranderingen in hun leefomgeving.

Het is begrijpelijk dat veel onderzoek naar lange-afstandstrekkingen in het broedgebied plaatsvindt. Daar wonen immers de rijke mensen, die het zich kunnen veroorloven geld te

⁹ Een recent voorbeeld: Limburgse Fluiters zijn weggezet als verliezers, want hun aantal zakte van 1149 in 1990-97 naar 423 in 1998-2011 (van Noorden & van der Weele 2013). Als je bedenkt dat 1990 en 1993 superjaren waren, uitbijters in een verder tamelijk vlakke reeks op lager niveau, is een 'afname' welhaast onvermijdelijk. Als je de reeks eerder zou laten beginnen, zou er geen sprake zijn van een afname. Dan houd je alleen die paar uitbijters over in een schommelende, maar verder stabiele populatie. Kortom, welk perspectief houd je aan?

stoppen in onderzoek naar vogels. Tot voor kort hadden Europese onderzoekers een blinde vlek voor Afrika, waar toch veel vogels de helft of meer van hun leven doorbrengen.¹⁰ Afrika is nog steeds grotendeels terra incognita waar het Fluiters betreft; meer dan wat anekdotes en indirecte gegevens (via stabiele isotopen) zijn niet bekend van hun buiten-broedtijdse leven (Evans *et al.* 2012). In de broedgebieden zijn Fluiters makkelijker te onderzoeken. Talloos veel studies getuigen daarvan, hoewel niet in Nederland waar zangvogels – op een enkele uitzondering na - alleen worden onderzocht als ze in nestkasten broeden.¹¹ Maar zelfs in Europa zijn cruciale onderdelen van hun leven onderbelicht gebleven. Dat geldt voor de invloed van habitatveranderingen op broedplaatskeuze en broedsucces, en ook voor de voedselkeuze (maar zie Cramp & Brooks 1992, Lippek 1996 en Maziarz & Wesolowski 2010). In Nederland is van dat laatste zelfs vrijwel niets bekend, de studie bij twee nesten op een atypische broedplaats uitgezonderd (de Roos 1990).

Voedsel speelt een belangrijke rol bij het reguleren van populaties (Newton 2013). In verhalen over fenologie, broedplaatskeuze en trends wordt voedsel telkens een sleutelrol toegedicht, de laatste twee decennia vooral omdat de toenemende mismatch in de timing van (de piek van) voedselaanbod en legbegin van insectenetende zangvogels als een probleem wordt gezien. Let wel: als een probleem gezien door de onderzoekers. Of dat werkelijk zo is, en zo ja op welke schaal en bij welke soorten, is verre van duidelijk (Knudsen *et al.* 2011). Voedsel wordt – zeker in klimaatstudies - vaak in enge zin opgevat: veel publicaties beperken zich tot het aanbod van rupsen (en vaak zelfs alleen: rupsen van kleine wintervlinder *Operophtera brumata*, grote wintervlinder *Erannis defoliaria* en groene eikenbladroller *Tortrix viridana*). Inderdaad kunnen die massaal - en dan sterk gepiekt - voorkomen. Veel vogels profiteren van zo'n voedselbonanza. Maar insectivore zangvogels eten meer dan alleen rupsen. Toch is er verhoudingsgewijs weinig onderzoek gedaan naar voedselkeus en –aanbod van zangvogels (Cholewa & Wesolowski 2011, Burger *et al.* 2012). De meeste studies van het voedsel van Fluiters stammen alweer van vele decennia her, zijn niet zelden onbereikbaar gepubliceerd in obscure tijdschriften en proefschriften of in het Russisch, of zijn gebaseerd op momentopnamen met kleine steekproeven (een overzicht in Cramp & Brooks 1992). Maar dat is altijd beter dan er helemaal niet naar te kijken. Om een voorbeeld te geven: in de 40 jaar dat ik naar nesten van Fluiters heb gezocht, goed voor honderden vondsten op de Veluwe en in Drenthe, heb ik geen notities gemaakt van voedselaanbod of -keus. Nu ik erover nadenk: dat geldt de facto voor bijna alle zangvogels waar ik vertrouwd mee ben: bij elkaar wel duizenden nesten opsporen en controleren, maar vrijwel niets noteren over voedsel.¹² Daar ben ik overigens niet de enige in: vogelaars zijn vaak slechte waarnemers, met een interesse die zelden voorbij soortherkenning en aantallen reikt. Vandaar met het schaamrood op de kaken

¹⁰ Plus dat onderzoek doen in Afrika logistiek lastig is en zodoende, bij een naar verhouding gelijke inspanning als in de broedgebieden, veel minder oplevert. Dat nodigt niet uit tot een serieuze onderzoekspoging.

¹¹ Kijk maar eens in de ringverslagen, zoals uitgegeven door Vogeltrekstation Nederland: in 2011 werden bijvoorbeeld 10.729 nestjonge Koolmezen en 7533 dito Bonte Vliegenvangers geringd. Van Fitis, Tjiftjaf en Fluiter waren dat er resp. 0, 18 en 4. Symptomatisch voor de enorme vertekening in onderzoeksinspanning: onderzoekers kiezen voor makkelijk (wat ze geraden is, want anders blijf je op te kleine aantallen steken), amateurs ook (wat ze is aan te rekenen; juist zij zouden het verschil kunnen maken, al moet gezegd dat er in beide categorieën uitzonderingen zijn die zich hebben gestort op soorten als Veld- en Boomleeuwerik, Tapuit, Kleine Karekiet, Spotvogel, Grauwe Klauwier of Huisemus).

¹² Op 27 mei 1968 noteerde ik nog netjes per voederbeurt wat een paartje Pimpelmees aan de Margrietlaan in Ede naar het nest transporteerde (tussen 15.29 en 16.26 uur, Midden Europese Tijd, 45 voederingen met rupsen, en 3x met faeceszakje naarbuiten). Had ik dat ook maar voor andere vogelsoorten gedaan.

deze onvolkomen poging tot ontsluiting van het dieet van de Fluiter in zijn Nederlandse broedgebied. Het is een beschrijvende studie. Eventuele gevolgen van voedselaanbod en – keus op reproductie en overleving blijven buiten beschouwing, omdat er nog teveel onbekend is.

Waar gekeken

De onderzochte Fluiters bewoonden de bossen van West-Drenthe, meer in het bijzonder landgoed Berkenheuvel (Natuurmonumenten) en boswachterij Smilde (Staatsbosbeheer); ik heb er één fluiterspaar van Planken Wambuis (Veluwe, gebied in beheer bij Natuurmonumenten) aan toegevoegd. De bossen bestaan overwegend uit naalduhoutaanplantingen uit de eerste helft van de vorige eeuw. Van de 2069 ha bos van boswachterij Smilde bestaat 85% uit naaldbos, de rest overwegend uit zomereik *Quercus robur* (7.0%) en Amerikaanse eik *Q. rubra* (5.9%). Het onderscheid naar hoofdboomsoorten is overigens tamelijk virtueel geworden, want bijna geen enkele opstand bestaat meer uit één boomsoort. Een argeloze wandelaar kan nog denken door een bos van grove den *Pinus sylvestris* te lopen, of van fijnspar *Picea abies*, lariks *Larix leptolepis* of douglas *Pseudotsuga menziesii*. Zodra je echter bosopnames gaat maken, wat ik op grote schaal heb gedaan om broedhabitats van Fluiters te typeren, valt pas op hoeveel andere boomsoorten (en in welke aantallen) er hun intrede hebben gedaan. Op een enkele uitzondering na, veelal betrekking hebbend op beuk *Fagus sylvatica* en Amerikaanse eik, kunnen alle opstanden tegenwoordig in meer of mindere mate gemengd worden genoemd. Naaldbossen zijn vergeven van de opslag van zomereik, vuilboom *Rhamnus frangula*, lijsterbes *Sorbus aucuparia*, Amerikaanse vogelkers *Prunus serotina*, berk *Betula* spp., beuk en Amerikaanse krent *Amelanchier lamarckii*. Enkelsoortige opstanden loofhout zijn schaars geworden. In zomereikvakken staan altijd wel wat berken, grove dennen, een enkele fijnspar of lijsterbes.

Tabel 1. Oppervlakte van de hoofdboomsoorten in boswachterij Smilde (rond het jaar 2000; er is sindsdien grootschalig geragd en geraud in het kader van ‘het vergroten van de biodiversiteit’) en de verdeling van fluiterterritoria in 2012 en 2013 (gesommeerd voor de boswachterij én Berkenheuvel). Let wel: het oppervlak loof- en naaldbos (cursief) is iets groter dan de afzonderlijke boomsoorten opgeteld laten zien; dat komt doordat de weinig voorkomende soorten inbegrepen zijn. *Area (ha) of tree species in the forestry of Smilde (subdivided in major types, as of the year 2000) and number of Wood Warbler territories (2012 and 2013 combined, for Smilde forestry and Berkenheuvel). Beware: total area of deciduous and coniferous stands (in italics) is somewhat larger than the sum of the main tree species, as it includes the scarcer tree species.*

Bostype	Opp. (ha)	%	N territoria	%
<i>Type of woodland</i>	<i>Area (ha)</i>	<i>%</i>	<i>No. territories</i>	<i>%</i>
<i>Loofbos Deciduous</i>	317.5	15.2	28	48.3
Amerikaanse eik <i>Quercus rubra</i>	122.0	5.9	0	0.0
Zomereik <i>Q. robur</i>	145.4	7.0	24	41.4
Beuk <i>Fagus sylvatica</i>	29.1	1.4	4	6.9
Berk <i>Betula pubescens</i>	12.1	0.6	0	0.0
<i>Naaldbos Coniferous</i>	1751.5	84.7	30	51.7
Grove den <i>Pinus sylvestris</i>	674.6	32.6	26	44.8
Zwarte den <i>Pinus nigra nigra/maritima</i>	68.0	3.3	0	0.0
Fijnspar <i>Picea abies</i>	433.2	20.9	2	3.4
Sitka <i>P. sitchensis</i>	32.5	0.9	0	0.0
Douglas <i>Pseudotsuga menziesii</i>	148.0	7.2	1	1.7
Lariks <i>Larix leptolepis</i>	369.6	17.9	1	1.7

De indeling van territoria naar bostype in Tabel 1 is daarom slechts een indicatie van het terreingebruik. In werkelijkheid is het een indeling naar hoofdboomsoort, wat voorbij gaat aan de menging met andere boomsoorten. Menging, de mate van bodembedekking en zoninval zijn factoren die van belang zijn bij keuzes die Fluiters maken bij vestiging. Het is hier niet de plaats daar dieper op in te gaan, maar zie Quelle & Lemke (1988), Reinhardt (2003) en Mallord *et al.* (2012).¹³

In 2013, het jaar waarin ik naar het voedsel van Fluiters keek, arriveerden de eerste drie mannetjes gemiddeld op 27 april (mediane aankomstdatum van 20 mannetjes was 2 mei), iets later dan de laatste jaren gebruikelijk was (sinds 1990 was alleen 1992 twee dagen later; alle overige jaren in die reeks zagen een vroegere aankomst). Het legbegin van 16 paren viel gemiddeld op 31 mei (SD=14.6), maar kende een grote spreiding (15 mei-2 juli, een gevolg van vijf nalegels die werden geproduceerd nadat het eerste legsel/broedsel was mislukt). De elf eerste legfels startten gemiddeld op 21 mei (SD=3.7). Het legsel krijgt vorm doordat er elke dag een ei wordt gelegd; het legsel wordt normaliter pas permanent bebroed nadat het laatste ei is gelegd (in 2013: 1x 3, 2x 4, 2x 5, 8x 6 en 2x 7 eieren), en de totale broedduur van het complete legsel bedraagt 13 dagen. In sommige broedsels zag ik aan de gewichten en maten dat het kleinste jong een dag jonger was dan de rest, een duidelijke aanwijzing dat die legfels vanaf het voorlaatste ei permanent waren bebroed.¹⁴

Voedselonderzoek

Vergeleken met roofvogels, die in de meeste gevallen duidelijk herkenbare resten achterlaten van hun maaltijd, is onderzoek naar de voedselkeus van zangvogels andere koek. Ze laten

¹³ Bovendien zal ik hier in het aanstaande boek over de ecologie van vogels op Planken Wambuis wat meer over zeggen, in het bijzonder over de veranderingen die zijn opgetreden in habitatkeus in de afgelopen halve eeuw.

¹⁴ Een interessant fenomeen: komt dat tegenwoordig vaker voor dan in het verleden, onder druk van vervroegende (warmere) voorjaren? Daar komen we alleen achter als we nesten zoeken en jongen wegen en meten (in de jaren zestig werd dit fenomeen al in België beschreven; Fouarge 1968).

geen resten achter, en het foerageren zelf gaat snel waarbij ze gemiddeld genomen piepkleine prooien snappen. Hoewel Fluiters de meeste prooien in boomkruinen zoeken, tussen het gebladerte, laten ze zich uitmuntend van dichtbij bekijken, vaak zelfs op afstanden van 20 m of minder, zonder dat verstoring optreedt. Veel foerage vindt bovendien plaats in zomereiken, die in mijn studiegebied een open tak- en bladstructuur hebben, wat bevorderlijk is voor het volgen van een individu. In 2013 volgde ik twintig individuen gemiddeld voor een duur van 162 seconden (SD=142, spreiding 60-680 sec); drie andere individuen kon ik met tussenpozen zelfs resp. 1080, 3600 en 6840 seconden volgen.

Voor het typeren van de manier van foerageren volgde ik het voorstel van Remsen & Robinson (1990), iets aangepast en vereenvoudigd op basis van de ervaring die ik ermee had opgedaan in Afrika met Palearctische zangvogels (meest Bonte Vliegenvanger *Ficedula hypoleuca*, maar ook Gele Kwikstaart *Motacilla flava*, Gekraagde Roodstaart *Phoenicurus phoenicurus*, Fitis *Phylloscopus trochilus*, Vale Spotvogel *Hippolais pallida*, Baardgrasmus *Sylvia cantillans*, Bergfluiters *Phylloscopus bonelli* en Fluiters):

- pikken/bladpikken: vanaf stationaire positie, met beide poten vast en vleugels gesloten, pikken zonder te strekken;
- reikhalzen: idem, maar dan vergezeld door duidelijk uitrekken van lichaam en hals;
- fladdersnappen: idem, onder gebruikmaking van vleugels en soms één of beide poten kortstondig los van tak/blad;
- bidden, ofwel op één plaats vliegend stilstaan;
- vliegende uitval (sally), waarbij een vliegende prooi in de lucht wordt achtervolgd;
- uitval naar de grond (pounce).

Elk van deze methoden is verder te verfijnen, maar gewoonlijk gaat het foerageren zo snel dat het al moeilijk is om bladpikken te onderscheiden van reikhalzen. Behalve boomsoort (en hoogte) noteerde ik de hoogte waarop werd gefoerageerd. Deze hoogte schatte ik op het oog, nadat ik eerst mijn schattingen had geïjkt aan de hand van metingen met een lasergestuurde hoogtemeter (Forestry Pro van Nikon). Verder hield ik bij waar werd gefoerageerd (in casu: waar de prooi werd gepakt): stam, tak, twijg (verzameling takjes met bladeren/naalden aan eind van tak), toef (gegroepeerde bladeren/naalden), blad (afzonderlijk blad), lucht en grond. Voor zangvogels zijn tal van methoden ontwikkeld om achter hun voedselkeus te komen: maaginhoud (door levende vogels te 'spoelen' of door van dode vogels de maag te openen; Steinfatt 1937, Kopij 2005, Carlisle & Holberton 2006), halsbandmethode (ring om de nek van nestjongen, die verhoedt dat ze prooien kunnen doorslikken; vooral toegepast door de Russen; zie Cramp & Brooks 1992), prooiresten determineren in poepjes (Dethier & Charpié 1976, Ralph *et al.* 1985, Stowe 1987, Moreby & Stoate 2001), camera bij/in het nest plaatsen (Lippek 1996, Burger *et al.* 2012), directe observaties van foeragerende vogels, van afstandje kijken wat er bij het nest wordt aangebracht (de Roos 1990), prooien verzamelen die oudervogels in de snavel hebben op het moment dat ze bij het nest worden gevangen, stabiele isotopen en DNA van prooiresten in poepjes gebruiken ter identificatie (Podlesak *et al.* 2005), enzovoort. Elk van die methoden heeft voor- en nadelen.

Mijn manier van werken kreeg proefondervindelijk gestalte onder een regime van chronisch tijdgebrek (het fluiteren druk ik tussen ander veldwerk door). Door goed te kijken en in het veld tegen problemen aan te lopen, kwam ik uiteindelijk op vier manieren van verzamelen uit die het beste pasten in mijn terreinbezoeken en besteedbare tijd:

- rechtstreekse observaties van foeragerende vogels tussen 7.00 en 17.00 uur zomertijd (was mooi te combineren met zoeken naar nesten, omdat je dan voedseldragende vogels naar hun nest volgt); op vijf waarnemingen op 9 mei en 3 juni na, deed ik alle observaties tussen 11 juni en 30 juli (97% van 193 prooivangsten), ofwel in de tweede helft van de broedcyclus,

- observaties bij vier nesten (3x Drenthe, 1x Planken Wambuis op de Veluwe) tussen 5.00 en 16.30 uur (daar verschijnen de ouders immers aan de lopende band met een bek vol voer), in het geval van Fluiters extra makkelijk omdat ze zich zelfs bij het nest van dichtbij laten bekijken zonder te alarmeren,
- prooien verzamelen die de oudervogels in de snavel hebben (of hebben laten vallen) op het moment dat ik ze met een mistnet voor hun nest ving (vooral tussen 7.00 en 11.00 uur; ik haalde de vogels onmiddellijk uit het net zodra ze erin waren gevlogen; bij 8 van 16 vangsten bij het nest lukte het me de aangebrachte prooien – of althans sommige daarvan – veilig te stellen, 4x bij een man en 4x bij een vrouw), en
- poepjes verzamelen tijdens het ringen en meten (tussen 7.00 en 17.00 uur, in totaal van 4 jongen van 2 nesten in Drenthe en 1 jong van een nest op Planken Wambuis); jongen poepen zich vaak leeg als ze worden afgehandeld en deze methode leent zich uitstekend om veel materiaal bij elkaar te scharrelen (heb ik onvoldoende gebruik van gemaakt).

Fluiters hebben er een handje van om vanaf een vaste positie op 2-5 m van het nest een tijdje rond te kijken, alvorens in een strakke lijn naar het nest te duiken en onmiddellijk te verdwijnen. Bij het nest zelf gaat de actie te snel om vast te leggen met een camera; het zou wel kunnen op de vaste uitkijkpost (Lippeck 1996). Dat is iets om in de toekomst uit te proberen.

De identificatie van de insecten was niet makkelijk, zeker niet bij foeragerende vogels. Prooivangsten betroffen vaak piepkleine, onzichtbare prooitjes, die bij vervoer naar het nest tot non-descripte blops waren samengeballd. Fluiters zijn multiple-loaders, vogels die meer dan één prooi tegelijk naar het nest brengen. Bij insecten in de hand en tijdens nestobservaties was determinatie eenvoudiger (Joosse *et al.* 1983, de Wilde 1991, van Veen & Zegers 1993). Voor de identificatie van resten in vijf poepjes gebruikte ik een microscoop (100x vergroting), waarbij vooral koppen, halsschilden, kaken, vleugelresten, pootdelen en angels aanknopingspunten opleverden voor determinatie (zie Ralph *et al.* 1985, Moreby 1988, en de sleutels voor families van insecten en andere terrestrische invertebraten in Lewis & Taylor 1967); veel débris bleef ongedetermineerd (wat meer met mijn onervarenheid en gebrek aan referentiecollectie te maken heeft dan met de onmogelijkheid van determinatie). Bij determinaties ging ik niet verder dan familieniveau.

Alle methoden tezamen leverden 338 prooien op, waarvan 31% niet nader kon worden gedetermineerd. In werkelijkheid kon ik veel meer prooien niet op naam brengen, omdat het veelal om samengestelde voedselproppen ging die naar het nest werden gebracht als voer voor de jongen (hier gerekend als één onbekende prooi). Bovendien heb ik bij sommige foeragerende vogels wél de foerageerplek en –wijze genoteerd, maar niet wat ze pakten; dat ging telkens om Fluiters die zulke kleine prooitjes bejaagden (bladluizen?) dat ik er geen touw aan vast kon knopen. Naar schatting blijft de helft of meer van de prooien ongedetermineerd wanneer wordt gekeken zoals ik dat heb gedaan, namelijk met een 10x40 kijker (Leitz) en een 22x breedhoektelescoop (Bushnell). Dat zullen geen rupsen zijn geweest, want die kun je goed in de snavel zien bungelen, maar non-descripte en kleine prooi-soorten.

Het voedselaanbod bleef grotendeels buiten beschouwing (maar zie Lippeck 1996). In het kader van een onderzoek naar Bonte Vliegenvangers (Both *et al.* 2008) is vanaf 2007 wel jaarlijks het rupsenaanbod bijgehouden door middel van het opvangen van keutels in vaste opstellingen onder vaste bomen (meest zomereik, maar ook Amerikaanse eik) (Fischbacher *et al.* 1998). De meeste jaren daarvan, daaronder de recente, moet ik nog uitwerken. Van vaste bomen noteerde ik de fenologie van de bladzetting volgens een vaste indeling (in zes stappen, van knop naar volledig uitgevouwen; zie Bijlage 1), en wel van eind maart tot – afhankelijk van de temperatuur in het voorjaar – eind mei. Tegen die tijd stonden alle bomen in blad. Het aantal bijgehouden bomen varieerde enigszins van jaar op jaar, maar de waarnemingen

werden aan telkens dezelfde set van bomen gedaan (wat de vergelijkbaarheid tussen jaren sterk vergroot). De rupsenvraat schatte ik ook op het oog als percentage aangetaste bladeren van vaste loofbomen (staande naast de stam, pal omhoog kijkend). Daar moet bij vermeld dat de rupsenstand in 2013 zo slecht was dat ik op het oog geen vraat aan de bladeren heb kunnen vaststellen (in de keuteldoeken viel wel wat poep, dus er waren zeker rupsen). De laatste grote rupsenuitbraak in Drentse zomereiken dateert alweer van 2010.

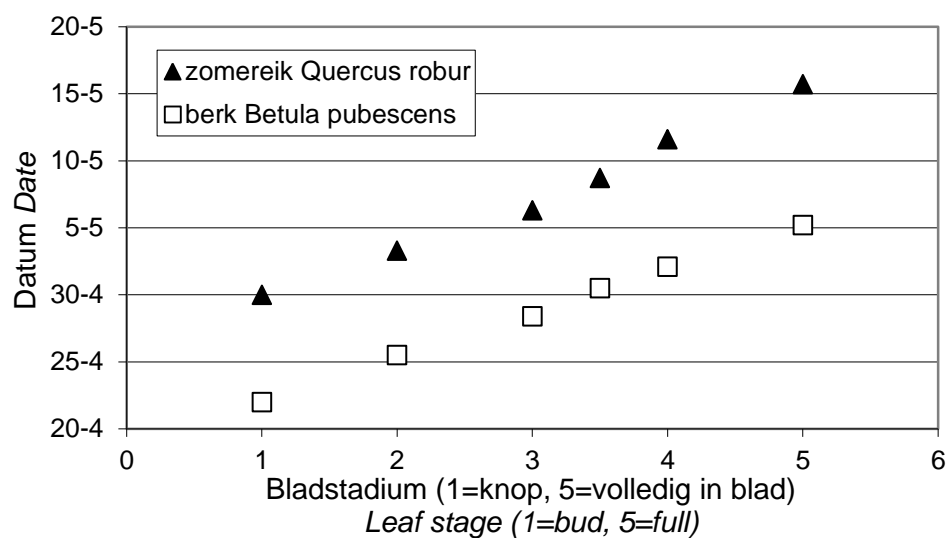
Resultaten

Foerageerhabitat

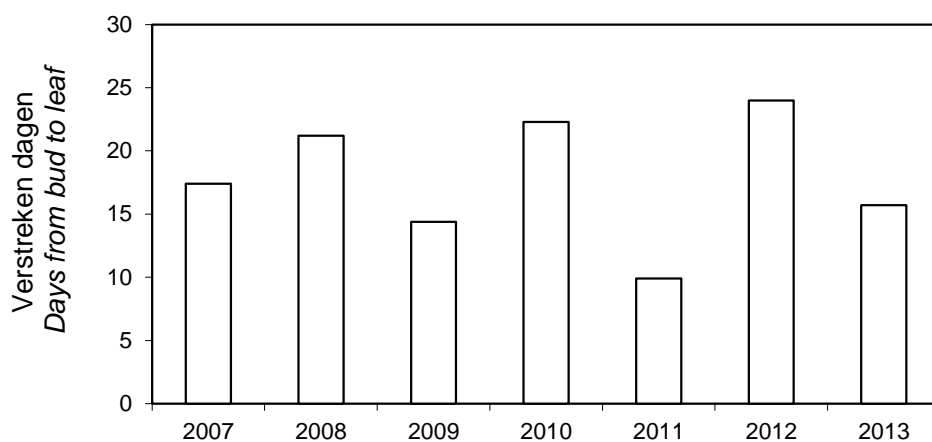
Fluiters konden – althans in 2013, want misschien is dat niet altijd zo – soms lang bij het nest wegblijven tijdens ‘verre’ foerageertochten, zij het zelden zo ver dat ze niet door hadden dat er een bipedale predator aankwam.¹⁵ De meeste foeragerende Fluiters, voor zover broedend, bleven binnen 100 m van het nest tijdens het foerageren; de solitaire mannetjes hadden een nóg kleinere actieradius rond de zangplek (maar die konden weer honderden meters verderop een nest hebben, of een tweede zangpost)¹⁶. Bijna alle vogels foerageerden in door loofbomen gedomineerde bossen: 63.7% van de foeragerende vogels werd in zomereik geklokt, 30.0% in gemengd berk/zomereik, 3.1% in berk, 1.6% in gemengd berk/grove den en 1.6% in grove den (N=193). Dit lijkt erop te wijzen dat Fluiters in 2013 bij voorkeur in zomereiken foerageerden (vergelijk met Tabel 1). Dit was nog opvallender wanneer de vogels in gemengd bos nestelden en foerageerden: ze waren dan meestal in zomereiken te vinden, tenzij die nog niet in blad stonden (dan vooral berk). Het alternatief berk lijkt vooral tijdens de aankomst in april van belang, omdat deze boomsoort ieder jaar gemiddeld bijna twee weken eerder dan zomereik volledig in blad staat (gemiddeld over 2007-13: 24 april resp. 7 mei). Bovendien gaat de bladontwikkeling bij berk sneller dan bij zomereik: over hetzelfde tijdvak was dat gemiddeld 14.5 dagen voor berk, tegen 17.8 dagen voor zomereik (Figuur 1), al kon het voorkomen dat ze – met instandhouding van de verschillen in start – even snel in blad kwamen (zoals in 2011, beide in slechts 10 dagen tijd; Figuur 2 geeft de variatie daarin voor zomereik in 2007-2013). Overigens moet dat eventuele belang van berk vroeg in de broedcyclus nog nader worden bekeken, omdat ik in die fase te druk was met andere zaken en geen tijd had kwantitatieve opnames te doen. Interessant genoeg zie ik het ook bij Bonte Vliegenvangers, dus mogelijk hebben berken voor meer soorten vroeg in het broedseizoen een belangrijke functie (bladluizen?).

¹⁵ Dit is trouwens ook een goede methode om te checken of een eerder gevonden territorium, waar geen fluitergeluid uit opklinkt, nog steeds bezet is: door enige tijd rond te lopen op de zangplek kun je een broedvogel vrijwel altijd de lokroep ‘pju’ ontlokken. Solitaire mannetjes doen dat zelden (maar die zingen hardnekkiger, zodat je niet eens van je fiets hoeft af te stappen om vast te stellen dat hij er nog is). Wie geduld heeft (een kwartier kan voldoende zijn) zal na enige tijd een lokroeper vergezeld zien door een tweede Fluiter: zijn partner die van het nest komt om zichzelf vol te stoppen met insecten en spinnen (als ze op eieren of kleine jongen zit: bij oudere jongen zijn beide ouders druk aan het foerageren en hoor je de lokroep nagenoeg non-stop).

¹⁶ Een extreem (?) geval in 2013 betrof een mannetje dat ik als solitair op 24 mei ving; die bleek in vogelvlucht exact 1000 m verderop een nest te hebben, waar ik hem op 6 juli opnieuw ving; in de tussentijd had ik hem tot 30 juni geregeld zingend aangetroffen op de eerste vangplek.



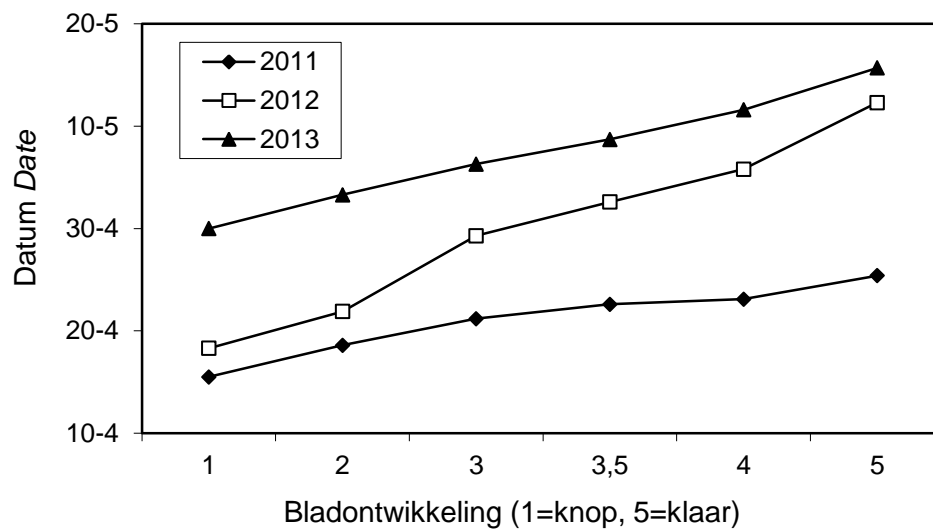
Figuur 1. Gemiddelde bladontwikkeling van berken (N=35) en zomereiken (N=95) in Berkenheuvel/boswachterij Smilde in het voorjaar van 2013. Berken kwamen ruim een week eerder in blad als zomereiken, en in een iets sneller tempo. *Average duration of leafing in five steps (1=bud, 5=leaf fully grown) for Betula pubescens (N=35) and Quercus robur (N=95) in Drenthe in 2013, showing the earlier and slightly faster leafing of birches compared to oaks.*



Figuur 2. Variatie in de snelheid van bladontwikkeling in zomereik in Berkenheuvel/Smilde, gemeten als het gemiddelde aantal dagen verstreken tussen knop en volledig in blad, met als uitersten 2011 (10 dagen) en 2012 (24 dagen). Gebaseerd op resp. 532, 1006, 527, 482, 499, 487 en 524 metingen aan resp. 139, 131, 96, 102, 117, 90 en 95 zomereiken in resp. 2007-2013. *Duration of leafing in Quercus robur, expressed as the mean number of days passed between bud and fully in leaf, in western Drenthe in 2007-13. Based on resp. 532, 1006, 527, 482, 499, 487 and 524 measurements on resp. 139, 131, 96, 102, 117, 90 and 95 oaks per annum in resp. 2007-2013.*

De variatie in het moment waarop de knoppen openbarstten en het tempo waarin het blad zich vervolgens ontvouwde laten zien dat bomen flexibel inspringen op lokale omstandigheden

(vooral temperatuur en water) (Figuur 3, voor zomereiken in 2011-13). Het laat zich raden dat Fluiters op hun beurt in sterke mate door deze ontwikkeling worden beïnvloed (zie Discussie).

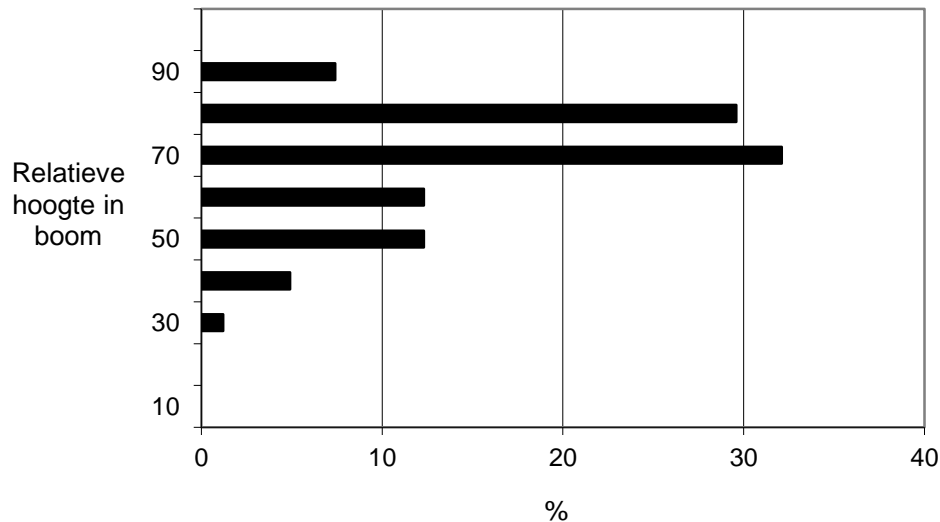


Figuur 3. Bladontwikkeling van zomereiken in Berkenheuvel/boswachterij Smilde in 2011-2013; het jaar 2013 was in alle opzichten een ‘laat’ jaar, al laat 2012 zien dat een ‘vroeg’ start niet altijd hoeft te leiden tot een vroege bladontwikkeling. *Leafing of Quercus robur in three consecutive years in western Drenthe (x-axis: 1=bud..., 5=fully leafed), showing wide fluctuations in timing and duration.*

Foerageerwijze

Fluiters in de broedgebieden zijn insectenjagers pur sang (voor het gemak doe ik maar net of spinnen en hooiwagens ook insecten zijn), die een beperkt repertoire van jachtmethoden hanteren. Van 156 genoteerde vangpogingen bestond 42.9% uit reikhalzen, 30.8% uit fladdersnappen, 19.9% uit bladpikken, 5.8% uit vluchtjes naar vliegende insecten en 0.6% uit bidden (1x). Ik heb ze niet één keer naar de grond zien gaan, sterker nog, ze vertoonden zich tijdens de jacht niet in het onderste kwart van bomen en struiken (Figuur 4).

Als er één vogel terecht het etiket ‘loofzanger’ opgeplakt heeft gekregen, dan wel de Fluiter. Van de 193 vastgelegde foerageerplekken waren bladeren en toefjes (90.2%) veruit favoriet, op afstand gevolgd door twijgen (4.7%), lucht (4.7%) en takken (0.5%). Een bladlezende loofzanger dus, die zich ook nog eens overwegend in de boomkruinen beweegt (Figuur 4). De voorkeur om in boomkruinen (ongeacht boomhoogte) te foerageren was zó uitgesproken dat ik vaak direct door had wanneer een Fluiter op weg was naar zijn nest. Dat gebeurde namelijk stapsgewijs in een geleidelijk dalende lijn (begeleid door de lokroep ‘pju’) met een propje voedsel in de snavel. Zelfs een dove vogelaar kan zodoende op grond van de positie van een Fluiter in de boom inschatten of deze op weg is naar zijn nest (de voedselprop is bovendien een geheide hint).



Figuur 4. De meeste Fluiters foerageerden in het volle gebladerte 20-30% onder de toppen van loofbomen (N=81); de onderste helft van bomen werd naar verhouding weinig of niet (beneden 30% van de relatieve boomhoogte) gebruikt als foerageergebied. Op 4 waarnemingen op 9 mei na werden alle waarnemingen gedaan tussen 3 juni en 30 juli 2013. *In June and July 2013, most Wood Warblers were found foraging in the canopy of deciduous trees (mostly pedunculate oak), here expressed as relative height in trees (%), and none in the lower parts.*

Voedselkeus

Als ik de uitkomsten van alle vier methoden van voedselonderzoek bij elkaar optel, een simpele truc die gewoonlijk een iets representatiever beeld geeft dan elke methode afzonderlijk, komen rupsen (27.2%), motten/nachtvlinders (12.7%) en vliegen (7.7%) numeriek als belangrijkste prooigroepen naar voren. Dit is berekend voor alle prooien, dus inclusief de niet-gedetermineerde (31.4% van het totaal van 338 prooien kon ik niet thuisbrengen). Berekend over alleen de op naam gebrachte prooien bedraagt het rupsenaandeel 39.6%. Determinatie van rupsen is in de meeste gevallen geen probleem, maar dat is andere koek bij de andere prooigroepen. Het belang van vliegen, muggen, spinnen en andere ongewervelden is ongetwijfeld groter dan uit het overzicht blijkt. Maar los daarvan: de verscheidenheid aan gepakte prooisorten is sowieso groot (Tabel 2).

Tabel 2. Aantal prooien van Fluiters in Berkenheuvel (en bij 1 nest op Planken Wambuis, Veluwe) in 2013, zoals vastgesteld aan de hand van vier verschillende methoden: observaties aan foeragerende volwassen vogels, identificatie van voedselpakketjes in de snavel van ouders net voordat ze de jongen gingen voederen, voedselpakketjes afgepakt van ouders tijdens de vangst bij het nest, en resten gedetermineerd in vijf poepjes van nestjongen. *Diet of Wood Warblers in Drenthe and Veluwe in June and July 2013, as found by watching foraging birds, identifying prey loads of adults at the nest, taken from food-transporting adults when*

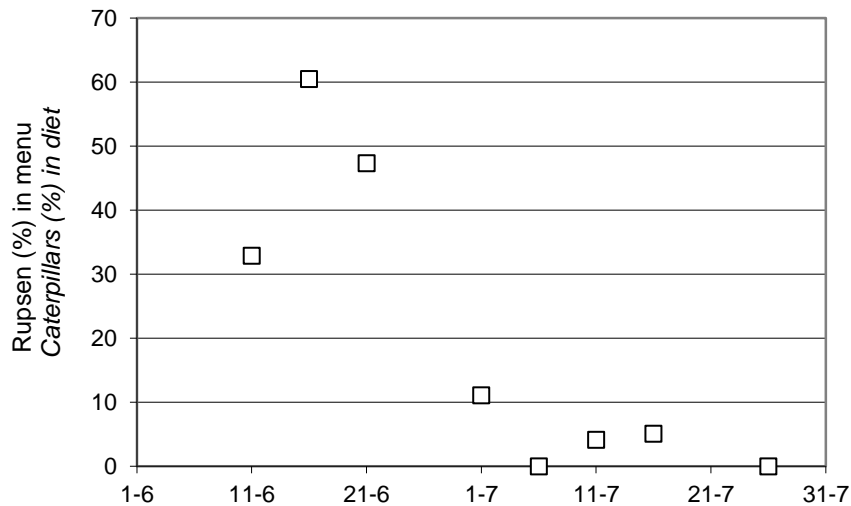
captured at the nest, and identified from prey remains in 5 faecal sacs of young (taken during ringing).

Prooigroep <i>Prey group</i>	Foeragerend <i>Foraging</i>		Bij nest <i>At nest</i>		Afgepakt <i>Taken from adult</i>		Poepje <i>Faecal sac</i>	
	N	%	N	%	N	%	N	%
Haften <i>Ephemeroptera</i>	0	-	0	-	1	4.5	0	-
Gaasvliegen <i>Chrysopidae</i>	3	1.6	1	1.1	0	-	0	-
Schorpioenvliegen <i>Mecoptera</i>	1	0.5	0	-	0	-	0	-
Vlinders <i>Lepidoptera</i>								
Rupsen <i>Caterpillars</i>	20	10.4	61	69.3	6	27.3	5	14.3
Imago <i>Imago</i>	32	16.6	7	8.0	4	18.2	0	-
Vliegen <i>Diptera</i>	18	9.3	2	2.3	0	-	6	17.1
Langpootmuggen <i>Tipulidae</i>	3	1.6	2	2.3	0	-	0	-
Muggen <i>Culidae</i>	16	8.3	0	-	3	13.6	0	-
Dazen <i>Tabanidae</i>	6	3.1	0	-	2	9.1	0	-
Zweefvliegen <i>Syrphidae</i>	4	2.1	2	2.3	1	4.5	0	-
Wespen <i>Hymenoptera</i> *	4	2.1	1	1.1	4	18.2	4	11.4
Spinnen <i>Arachnidae</i>	2	1.0	5	5.7	1	4.5	5	14.3
Onbekend <i>Unidentified</i>	84	43.5	7	8.0	0	-	15	42.9

* Sluip- en bladwespen *Ichneumonidae* & *Tenthredinidae*

Hoewel de steekproefgroottes nogal variabel en aan de kleine kant zijn, en er uit de aankomst- en eifase geen gegevens over het voedsel voorhanden zijn (zie Bijlage 2), pakken de Fluiters in ieder geval in de vijfdaagse periodes aan weerszijden van midden juni veel rupsen.¹⁷ Later in het seizoen is dat minder het geval. ‘Midden juni’ stond in 2013 voor de meeste paren gelijk aan de nestjongenfase. Het geringe aandeel rupsen in het menu in juli is ongetwijfeld een gevolg van het dalende rupsenaanbod met vorderend seizoen, omdat de eikbewonende rupsensoorten een meer gepiekt voorkomen hebben dan rupsen in naaldbos (Lippe 1996). Let wel: 2013 was een jaar met weinig rupsen maar niettemin een hoog aandeel Fluiters in eikenbos (zowel nestelend als foeragerend), nogal raadselachtig.

¹⁷ Let wel: 2013 kwam laat op gang, vandaar dat de rupsenpiek deels overlapte met de jongentijd van Fluiters. Op Planken Wambuis viel de laatste 20 jaar de jongentijd bijna altijd ná de rupsenpiek, vaak zelfs aanzienlijk later.



Figuur 5. Aandeel van rupsen in het dieet van Fluiters in Drenthe en Veluwe, per 5-daagse periodes in 2013 (van 11-15 juni tot en met 26-30 juli, met resp. 76, 81, 19, 0, 27, 5, 24, 98, 0 en 3 prooien, gecombineerd voor alle methoden van voedselonderzoek en inclusief de niet-gedetermineerde prooien; zie Methodebeschrijving en Bijlage 3). *Proportion of caterpillars in the diet of Wood Warblers in Drenthe and Veluwe in 2013, summed per 5-day periods from 11-15 June onwards (with resp. 76, 81, 19, 0, 27, 5, 24, 98, 0 and 3 prey items per 5-day period, including non-identified preys).*

Voederfrequentie bij nesten

Bij enkele nesten heb ik gedurende 12-70 minuten de voederfrequentie bijgehouden, in alle gevallen nesten die in bos van zomereik of gemengd loofhout lagen (zomereik, berk, beuk). Kleine jongen worden dan nog vrijwel permanent bebroed door het vrouwtje, en in dat geval sleept het mannetje het voedsel aan. De voederfrequentie ligt in die fase laag, maar die neemt toe zodra de jongen veren beginnen te krijgen (en hun energetische behoefte toeneemt: de kale bloopjes moeten verder in gewicht toenemen én veren aanmaken; met het eerste zijn ze overigens eerder klaar dan met het tweede; Bijlsma 2012) en het vrouwtje zich ook met het aanslepen van voedsel gaat bemoeien (Tabel 3).

Tabel 3. Voederfrequentie bij drie nesten in Drenthe (Smilde, Bokkenleegte en Berkenheuvel, met resp. 6, 6 en 3 jongen) en één nest op de Veluwe (Valenberg, 6 jongen) in 2013. Tijd is zomertijd, en geeft start van waarnemingen aan. Leeftijd is die van de jongen (dag 0 = dag van uitkomst), sekse is geslacht van de voederende ouder(s), duur is totale waarneemtijd in seconden, aantal is aantal voederingen in dat tijdvak, en N/uur is het aantal voederingen per uur. *Provisioning rates of Wood Warblers in Drenthe (three nests) and Veluwe (one nest) in 2013. Time is summer time, and denotes start of observations. Age = chick age in days (0=hatching date), sex = sex of feeding adult(s), duration = total observaton time in seconds, number = number of feeding bouts, and N/h = number of feeding bouts per hour.*

Plaats <i>Site</i>	Datum <i>Date</i>	Tijd <i>Time</i>	Leeftijd <i>Age</i>	Sekse <i>Sex</i>	Duur <i>Duration</i>	Aantal <i>Number</i>	N/uur <i>N/h</i>
Smilde 253	18 juni	16:10	3	mn	1080	5	17
Bokkenleegte	12 juni	14:07	7	mn & vr	840	6	26
Valenberg	14 juni	9:19	10	mn & vr	900	19	76
Bokkenleegte	16 juni	5:51	11	mn & vr	720	11	55
Berkenheuvel	16 juni	6:40	12	mn	4200	44	38

Of de dalende frequentie van prooiaanvoer in de latere jongenfase (net voor het uitvliegen) reëel is, weet ik niet: te weinig nesten bekeken, en misschien is het mede afhankelijk van type habitat en jongental in het nest (het nest van Berkenheuvel bevatte maar drie jongen, tegen de andere nesten zes). Bovendien: weinig grote prooien (of een bekvol prooien) wegen op tegen veel kleine prooien (of een enkele prooi per keer), en daar geeft mijn manier van waarnemen bij nesten geen uitsluitsel over.

Temrin *et al.* (1997) vonden een stijging in 'load size' met vorderende leeftijd van de jongen, een duidelijke aanwijzing dat voederfrequentie sec niet alles zegt. Bij waarnemingen aan drie nesten in Noordrijn-Westfalen vond Lippek (1996) voederfrequenties van gemiddeld 21.8, 24.6 en 43.6 keer per uur; in de ochtend werd vaker gevoerd dan later op de dag. Temrin *et al.* (1997) noteerden een geleidelijk toenemende voederfrequentie bij vorderende leeftijd van de jongen, van <10 per uur op de dag van uitkomen van de eieren naar 20-30 keer per uur in de late jongenfase (met een daling vlak voor het uitvliegen, zoals dat ook in mijn gegevens lijkt te zitten; Tabel 3). Ook von Treuenfels (1937) laat een stijgende voederfrequentie zien, van 5.1/uur op de geboortedag naar een piekwaarde van 40.9/uur op dag 8 (waarbij ik de dag van uitkomen als dag 0 aanhoud, von Treuenfels noemt dat dag 1), gevolgd door een lichte daling tot aan het uitvliegen (vooral veroorzaakt door een sterk afnemende inspanning van het mannetje).

Discussie

Foerageerwijze

Mijn Fluiters lieten er geen twijfel over bestaan welke niche ze bezetten: de kruinen van zomereik (en berk), met bijna driekwart van de waarnemingen op 60% hoogte van de boom of hoger (Figuur 4). Dat klopt met de bevindingen van Eddington & Eddington (1972), die in Wales ruim 80% van de foeragerende Fluiters foeragerend op twijgjes en blad aantreffen, wat met hun manier van werken hetzelfde betekent als foerageren in de boomkruinen. Een andere benadering werd toepast door Cody (1978: Fig. 3 op pag. 357), die zowel in Engeland als Zweden Fluiters in de kruinen aantrof van bossen met een vrij dichte midden- en bovenlaag van de vegetatie, en die daar op Codiaanse wijze een ingewikkelde manier voor bedacht om dat uit te drukken. De Fluiters van Stowe (1984) hadden ook een duidelijke voorkeur voor boomkruinen, een voorkeur die sterker werd naarmate het seizoen vorderde (van 50% in mei naar 84% rond half juni).

Echter, Cramp & Brooks (1992) verwijzen naar een artikel van B. Jabłonski (1967) waaruit zou blijken dat Fluiters in Mazovië (centraal Polen) tijdens de voorjaarstrek en in de vestigingsfase vooral zouden foerageren aan de buitenzijde van ondergroei. Dat is een interessante waarneming, omdat ik hetzelfde bij Bonte Vliegenvangers zie gebeuren: lager in de vegetatie foeragerend tijdens aankomst en vestiging (met in hun geval veel uitvallen naar insecten en andere ongewervelden op de grond). Die waarneming van Jabłonski heb ik overigens niet in het origineel gelezen, en meestal ben je dan rijp voor een teleurstelling als je de bron natrekt.

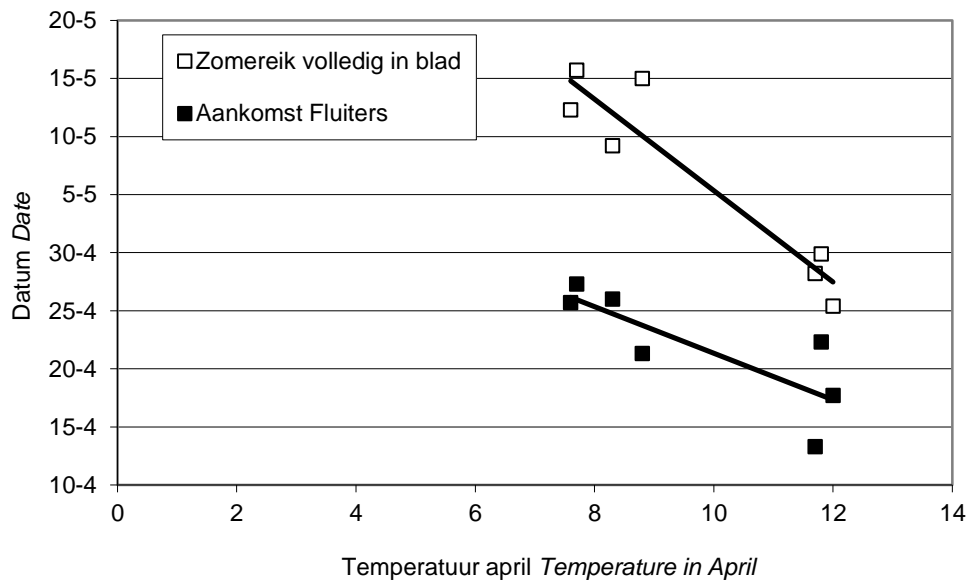
Timing en het belang van rupsen

Hoewel Fluiters in warmere voorjaren iets vroeger aankwamen op de broedplaatsen dan in koudere voorjaren (Bijlsma 2013a), reageerde de bladzetting van zomereiken nóg sterker op warmere voorjaren in hetzelfde tijdvak (Figuur 7). Daarmee groeit de kans om de rupsenpiek mis te lopen in de jongenfase. De vraag is echter of dat voor Fluiters een probleem is. Ook in de jaren dat er nog geen sprake was van opwarmende voorjaren (jaren zeventig en tachtig) waren Fluiters bijna altijd te laat om te profiteren van een groot rupsenaanbod (eigen waarnemingen op Planken Wambuis, Veluwe), en dat is tegenwoordig niet anders. Het ligt dus voor de hand te veronderstellen dat ze niet afhankelijk zijn van het rupsenaanbod. Een rondje literatuur bevestigde dat idee: Fluiters zijn generalisten met een breed voedselspectrum (Cramp & Brooks 1992). Bovendien broeden ze, althans in Nederland, tegenwoordig vaak in gemengd bos waar ze te maken hebben met seriële bladzetting van de diverse loofboomsoorten, met vermoedelijk navenante opeenvolgingen van gepiekt insectenaanbod (zie Bijlage 3, voor de bladzetting van de verschillende loofboomsoorten). Ik heb niet gekeken naar kuikengroei en –overleving in rupsenrijke en rupsenarme jaren, maar het feit dat Fluiters in aantal fluctueren zonder duidelijke trend zou kunnen worden opgevat als teken dat een mismatch met rupsenaanbod in het broedseizoen geen al te grote fitness-consequenties heeft (tenzij onze Fluiters voornamelijk bestaan bij de gratie van immigratie, wat best zou kunnen gezien de geringe plaatstrouw in het broedgebied; Bijlsma 2012, 2013). Ontbrekende fitness-consequenties van een mismatch was ook de bevinding bij Britse Koolmezen *Parus major*, een soort die heel wat afhankelijker is van het rupsenaanbod dan Fluiters (75% van de prooien bestond in die studie uit rupsen): een rupsenrijk dieet resulteerde weliswaar in jongen die in een betere conditie uitvlogen dan jongen die minder rupsen kregen, maar dat had geen gevolgen voor de mate van lokale rekrutering in daaropvolgende jaren (Wilkin *et al.* 2009). Met andere woorden: de fitness werd er niet door beïnvloed.

De timing van rupsen loopt nauw in de pas met de bladontwikkeling van loofbomen; een vroege bladzetting resulteert in een vroegere start van rupsen (Both *et al.* 2009). Het idee van een mismatch tussen voedselaanbod en broedbegin berust op deze causale correlatie, waarbij er *a priori* vanuit wordt gegaan dat een mismatch nadelig is voor vogels. Van dat laatste ben ik niet overtuigd (Bijlsma 2013b). Uiteraard zijn er in detail wel zaken die laten zien dat een vroege start gunstiger is dan een late, maar dat is een algemeen ecologisch principe voor alle soorten met maar één broedsel per jaar. Ook zou je kunnen volhouden dat er een verandering in de voorjaarsstemperatuur is opgetreden sinds de vroege jaren negentig, maar die kan tijdelijk blijken te zijn want wat ‘klimaat’ wordt genoemd, kun je – gegeven de korte tijdschaal – met evenveel recht ‘weer’ noemen. En ‘weer’ is onbestendig. Vooralsnog is er weinig reden te veronderstellen dat het ‘opwarmen’ van voorjaren een gerichte trend is; zijn bijvoorbeeld de recente frissere voorjaren een trendbreuk met het decennium eraan voorafgaand? En los daarvan: er staan meer bomen in een bos dan alleen zomereiken.

Weliswaar zijn zomereiken aantrekkelijk voor herbivore insecten, maar andere boomsoorten dragen ook hun steentje bij aan de insectenfauna. Dat is te meer interessant daar de timing van de bladontwikkeling voor de verschillende boomsoorten uiteenloopt. Volgens Visser *et al.* (1998) zou het uitbotten van lariks en berk minder sterk temperatuursafhankelijk zijn dan bij zomereik (gerekend over 23 jaar). Dat resultaat kon ik voor 2013 niet repliceren (zie Bijlage 3, Figuur 1), noch voor de jaren 2007-12: warme voorjaren waren in die korte periode voor zowel zomereik als berk synoniem met vroege jaren, waarbij de bomen in warme voorjaren sneller in blad kwamen dan in koudere voorjaren. Het tijdvak dat er jong blad beschikbaar is, de jammie-fase voor bladetende insecten, bestrijkt meer dan een maand (zie ook Wesołowski & Rowiński 2006, voor eenzelfde bevinding in Białowieża). Al moet ik daarbij aantekenen dat niet alle loofboomsoorten even aantrekkelijk zijn voor insecten, en dus voor vogels: een

beuk is andere koek dan een zomereik, om maar te zwijgen van vuilboom voorafgaand aan de bloei. Toch moet een gevarieerd bos voor Fluiters en veel andere soorten goed nieuws zijn. Uiteraard is dat iets om in de komende jaren te checken: switchen foeragerende Fluiters van boomsoort(en) in de loop van het seizoen? Onderhavig onderzoek geeft daar geen antwoord op, want niet gekeken in de vroege broedfase.



Figuur 6. Bladvorming in zomereiken (hier de gemiddelde dag waarop ze volledig in blad kwamen) vertoont een duidelijk verband met temperatuur in april 2007-13 (weergegeven als een optelsom van de dagelijkse gemiddelde temperatuur, gemeten te Eelde; bron KNMI). Ook de gemiddelde aankomst van de eerste drie Fluiters op de Drentse broedplaatsen valt vroeger in de jaren met een warmere aprilmaand. Als je bedenkt dat berken gemiddeld bijna twee weken eerder in blad komen dan zomereiken, blijken Fluiters te arriveren op het moment dat de belangrijke loofbomen serieus blad hebben gekregen (of bezig zijn te krijgen). *Leafing of Quercus robur (here average April day on which leaves became fully developed) showed a clear correlation with sum of mean temperatures in April 2007-13: warmer springs resulted in earlier leafing. Arrival of Wood Warblers on breeding sites in western Drenthe (expressed as mean arrival date of the first three Wood Warblers) also showed a positive correlation with April temperature, though less strong than in oak phenology.*

Van alle geïdentificeerde prooien waren rupsen het belangrijkste, maar ook weer niet zo belangrijk dat ze het dieet domineerden (zeker niet in de late broedfase; Figuur 5). Het lijkt erop dat Fluiters bij fors rupsenaanbod er gretig gebruik van maken (in het rupsenarme 2013: vooral rond half juni, een belangrijke fase want jongen in het nest), maar dat ze een scala van alternatieven benutten wanneer rupsen schaars zijn of worden. Overigens is niet elke rupsenuitbraak altijd even interessant; Steinfatt (1937) vermeldt een uitbraak van de Nonvlinder *Lymantria monacha*, waarvan hij slechts in één van zeven magen van Fluiters resten van rupsen vond. Fluiters zijn voedselgeneralisten, die niet voor een gat zijn te vangen. Ook uit andere studies komt dat beeld naar voren (Tabel 4, zie verder Cramp & Brooks 1992, voor een reeks onbereikbare Russische studies): rupsen namen 10-81% van het dieet in beslag, een variatie die deels is terug te voeren op de wijze van onderzoek (prooiaanvoer gemeten, poepjes geanalyseerd, magen opengemaakt), deels ook op steekproefgrootte, jaar

van onderzoek, habitat (de Tsjechische studie, bijvoorbeeld, speelde zich af in beukenbos, de meeste andere in eikenbos) en geografische locatie.

Bar weinig studies gaan in op de voedingswaarde van rupsen ten opzichte van andere prooi-soorten, noch op de kosten die moeten worden gemaakt om rupsen te verzamelen cq. alternatieve prooien te vangen. Het rupsenbelang kan dus groter zijn dan numeriek in voedselstudies zichtbaar wordt. Arnold *et al.* (2010) vonden bijvoorbeeld dat de voedingswaarde van rupsen en spinnen sterk verschilde, en zelfs dat er binnen dezelfde rupsensoort variatie in voedingswaarde optrad onder invloed van de leeftijd van bladeren. Naarmate bladeren ouder worden, verandert de biochemische samenstelling ervan, met grote gevolgen voor de verteerbaarheid en voedingswaarde van bladeren voor rupsen (die immers van die bladeren leven). Wie weet sijpelt de invloed door naar insectivore zangvogels.

Tabel 4. Aandeel rupsen in diëten van broedende Fluiters op verschillende plekken in Europa, gebaseerd op uiteenlopende manieren van onderzoek; zie Cramp & Brooks (1992) voor meer gegevens. *Proportion of caterpillars in diets of breeding Wood Warblers across Europe.*

Plaats	Periode	Aantal	% rupsen	Bron
<i>Region</i>	<i>Period</i>	<i>Number</i>	<i>% caterpillars</i>	<i>Source</i>
Oost-Pruisen	1934-35	41***	17.1	Steinfatt 1937
Switzerland	?	1286*	17.0	Dethier & Charpié 1976
Wales	1983	77**	81.0	Stowe 1984
Zuid-Zweden	1986	366*	53.0	Temrin <i>et al.</i> 1997
Moravië	1986-89	233*	10.7	Pavelka & Korytár 1992
Noordrijn-Westfalen	1975-78	778*	34.4	Lippek 1996
Polen, Białowieża (loof)	2003-05	73**	41.6	Maziarz & Wesołowski 2010
Polen, Białowieża (naald)	2003-05	11**	30.1	Maziarz & Wesołowski 2010
Nederland, Vlieland	1989	183*	19.1	de Roos 1990
NL, Drenthe/Veluwe	2013	338*	26.2	deze studie <i>this study</i>

* aantal prooien (inclusief niet-gedetermineerd) *number of prey items (including unidentified)*

** aantal nesten *number of nests*

*** zeven magen mei-juni *seven stomachs May-June*

Haken en ogen

Of deze poging tot typering van het voedsel van Nederlandse Fluiters steek houdt, blijft enigszins ongewis. Het gaat om maar één jaar, een jaar bovendien met weinig rupsen (en laat), een betrekkelijk late aankomst van Fluiters en een relatief grote voorkeur van Fluiters voor zomereik (terwijl de trend in de afgelopen decennia juist was dat Fluiters zich steeds minder in puur zomereik ophielden). De methode van voedselonderzoek laat ook te wensen over: geen of vrijwel geen gegevens uit april, mei en begin juni (waardoor eventuele seizoensvariatie in voedselkeus buiten beeld blijft), wisselende steekproeven (soms erg klein) in de periode daarna, geen willekeurige keuze gemaakt uit bestaande territoria (maar gekeken naar vogels als dat zo uitkwam, bijvoorbeeld bij het zoeken naar nesten, of als ik een uurtje over had), een vermoedelijke oververtegenwoordiging van rupsen (die immers bijna altijd zijn te herkennen, in tegenstelling tot gevleugelde en kleine insecten, en spinnen). Hier speelt nog doorheen dat oudervogels voor zichzelf misschien andere prooien bejagen dan voor hun jongen; zouden bijvoorbeeld de minieme prooitjes – bladluizen dacht ik - voor eigen gebruik zijn, en de grotere prooien voor de jongen (de moeite waard om naar het nest te vervoeren)? Zo ja, dan leveren observaties bij het nest een redelijk beeld op van wat de jongen krijgen voorgeschoteld, maar niet van wat de ouders zelf eten. Bij dat alles is het goed te beseffen dat

ik nauwelijks metingen aan het voedselaanbod heb gedaan, toch van betekenis voor de keuze van prooien door de oudervogels. En wat te denken van verschillen in prooiaanbod en voedselkeus naar habitat, ongetwijfeld enorm maar niet door mij bekeken. En schuiven Fluiters mee met seizoensvariaties daarin, bijvoorbeeld berken belangrijk om in te foerageren rond de aankomst maar zomereiken later in het seizoen, en weer andere boomsoorten nóg later in het seizoen? En heeft dat dan weer consequenties voor de habitatkeus? Kortom, zijn de onderhavige resultaten niet wat de gek ervoor geeft? Misschien, al zijn er enkele bevindingen die een interessante opstap kunnen zijn naar vervolg- en beter onderzoek.



Foto 1. Rups van Kleine Wintervlinder op jong blad van Amerikaanse eik met vraatsporen van rupsen, vak 244 in Boswachterij Smilde, 1 mei 2009 (Rob Bijlsma). Rupsen van Kleine Wintervlinder zijn groen met groene kop, die van Groene Eikenbladroller groen/grijsachtig groen met zwarte stippen en zwarte kop. *Caterpillar of Operophtera brumata on fresh leaf of Quercus rubra (with damage caused by caterpillars), Forestry of Smilde, 1 May 2009.*

Waar brengt ons dat?

Een eenvoudige één-op-één vergelijking tussen rupsenaanbod en timing van broedvogels gaat voorbij aan belangrijke processen die erdoorheen spelen. Een mismatch tussen die twee is zeker niet op voorhand een scenario voor doom voor de betreffende vogelsoort(en). Dat nog los van seizoensvariaties in de keuze van foerageerplekken (eigenlijk: boomsoorten), de voedingswaarde van andere voedselbronnen dan rupsen, de kosten verbonden aan foerageren op de ene of de andere prooi-soort, de conditie van de jongen en de ouders (wordt dat beïnvloed door voedselkwaliteit of –kwantiteit, of beide?) en de eventuele gevolgen van dat alles voor de overleving en de kans later zelf als broedvogel voor nageslacht te zorgen. Ingewikkeld allemaal, maar dat houdt ons van de straat (en scherp).

Het onderhavige onderzoekje heeft ons niet meer geleerd dan dat Fluiters breedspectrumjagers zijn. En dat daarmee de kans niet zo groot is dat rupsen een allesbepalende rol in hun reproductieve prestatie spelen. We moeten af van de idee dat vogels, en lange-afstandstrekkingen in het bijzonder, sowieso in de problemen komen als de mismatch tussen voedselpiek en legbegin groter wordt. Vogels zijn goed in aanpassen, ook als veranderingen zich in korte tijd afspelen en groot zijn. Misschien kan de switch van broeden in puur zomereik naar meer gemengd bos, zoals gevonden op de Veluwe, worden opgevat als een antwoord van Fluiters op een temperatuurgerelateerde verandering die vooral speelt in habitats met een sterk gepiekt voedselaanbod (Both *et al.* 2010), namelijk in zomereik. Overigens lijkt onderzoek in eikenbossen van Engeland en Wales dat niet te bevestigen: wel neemt de Fluiters daar sterk af, maar er kon geen verschil in broedresultaat of conditie van de jongen worden vastgesteld in broedvogels van dezelfde eikenbossen voor en na de opwarming van voorjaren (Mallord *et al.* 2012, in druk). Ook zij kwamen tot de conclusie dat Fluiters hun oortjes niet naar rupsen laten hangen, en dat er meer speelt dan wat we op de broedplaatsen zien.

In het komende jaar hoop ik enkele hiaten in de kennis op te vullen: (1) gebruik van het broedterrein gedurende de hele periode van aanwezigheid (boomsoorten, plekken binnen bomen), (2) voedselkeus in de vestigings- en eifase (met meer aandacht voor poepjes), en (3) het belang van bladluizen als voedselbron. Ondertussen met een scheef oog de verhoudingen tussen Fluiters en andere bewoners van dezelfde habitat in de smiezen houden: hoewel ik geen aanwijzingen heb dat er competitie met andere soorten (om habitat of voedselbronnen) bestaat, weet ik dat niet zeker. En wat er zich in Afrika afspeelt, een geheel ander chapter, daar is ondertussen óók al wat informatie over bij elkaar gesprokkeld. Of: hoe je met marginaal puzzelen in de verloren uurtjes toch stappen kunt zetten.

Dank

Mijn altijd al aanwezige interesse voor Fluiters, een bosjuweel van jewelste waar je niet op uitgekeken raakt, is nieuw leven ingeblazen door Tomasz Wesołowski, een excellente veldbioloog die al decennia lang Fluiters aan de tand voelt in Białowieża National Park, en door Christiaan Both, niet minder excellent als bioloog, die mij weliswaar inhuurde voor onderzoek aan Bonte Vliegenvangers maar daarmee tegelijk het verlangen aanwakkerde de bij die soort waargenomen trends en gedragingen te toetsen aan andere soorten. Wat betere ijking dan met Fluiters, óók lange-afstandstrekkingen, zij het met een andere ecologie.¹⁸

Via Leo Zwartz kon ik een hoogtemeter van Altenburg & Wymenga lenen waarmee ik op een simpele en betrouwbare manier boomhoogtes kon meten (en mijn eigen schattingen kon ijken). Wat zijn er toch een hoop geavanceerde gadgets op de markt, de ene nog handiger dan de andere. Als je niet oppast, heb je opeens een auto nodig om de zoi te vervoeren. De microscoop kreeg ik in bruikleen van Johan Bekhuis, lang geleden alweer om prooi-resten in vossenkeutels te determineren maar inmiddels ingezet om diverse andere pietepouterigheden op naam te brengen. Jan Swart wist niet alleen het artikel van Pavelka & Korytář op te duiken, maar kon tevens uitleg geven bij de Tsjechische tekst. John Mallord gaf inzicht in wat de

¹⁸ Zo eenvoudig is het overigens niet om in Nederland van Fluiters betrouwbare steekproeven bij elkaar te sprokkelen: de dichtheid is vaak laag, en nesten zijn weliswaar eenvoudig te vinden maar weer niet zo eenvoudig als een nestkast. Dan zijn Bonte Vliegenvangers, voor zover nestelend in nestkasten, heel wat geschikter als onderzoeksobject (al zitten daar weer andere problemen aan vast). Precies om die reden stapte Davik Lack indertijd over van Roodborst op Koolmees, ondanks het feit dat zijn vrouw erg goed was in het opsporen van roodborstnesten (Anderson 2013).

Britse Fluiters drijft, ook toen hij in Ghana rondbanjerde; een bioloog die zijn soort achterna reist, zoals het hoort.

Van Staatsbosbeheer (Smilde, via Herman Slot) en Natuurmonumenten (Berkenheuvel, via Ronald Popken; Planken Wambuis via Henk Hofman & Han ten Seldam) kreeg ik bosgegevens van de opstanden die in hun beheer zijn. Waarbij direct duidelijk werd dat de gegevens een update behoeven die de huidige stand van zaken beschrijft. Er is veel veranderd in de afgelopen decennia. En waar blijft die nieuwe Nederlandse bosstatistiek?

Summary

Bijlsma R.G. 2013. Food and foraging behaviour of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* in The Netherlands. Drentse Vogels 27: .

Wood Warblers are long-distance migrants, that arrive too late on the breeding grounds to fully profit from the peak in caterpillar abundance in pedunculate oak *Quercus robur*, the main breeding habitat in western Europe. The advance in spring temperatures since the early 1990s widened the mismatch between caterpillar availability and breeding phenology of Wood Warblers, as caterpillar phenology advanced more strongly than Wood Warbler phenology. A mismatch, and especially a widening mismatch, is often posed as a significant problem per se for long-distance migrants. However, little is known about the Wood Warbler's food (and most food studies date back a long time) which raises the question: are caterpillars important anyway, and if so, throughout the breeding period or partly so? This study describes the food of breeding Wood Warblers in Drenthe in 2013.

Wood Warbler nests were located in Drenthe (northern Netherlands) and Planken Wambuis (Veluwe, central Netherlands), both sites typified by mixed woodland. In 2013, most Wood Warblers nested in habitats with a high proportion of pedunculate oak *Quercus robur*, although pure oak stands were avoided (a trend that has become more evident in the past decade: mixed deciduous-coniferous stands being preferred nowadays). Wood Warbler arrival on the breeding grounds was relatively late in 2013, on average 27 April (based on first three arrivals; median arrival date of 20 males was 2 May), in the wake of a cold spring and a delayed phenology. Eleven first clutches were on average started on 31 May (SD=3.7), and five repeat layings were initiated after failure of the first attempt (last onset of laying was 2 July). Clutch size was 1x 3, 2x 4, 2x 5, 8x 6 and 2x 7 eggs; the entire nestling period (chicks in nest) covered 28 May through 28 July. Food was studied by observing foraging adults (7.00-17.00 h, 97% of 193 prey captures recorded between 11 June and 30 July, 20 individuals followed on average 162 sec per individual (SD=142, range 60-680 sec), with three others for 1080, 3600 and 6840 sec. Foraging methods were recorded in a standardized way as pecking, reaching (jumping), fluttering (jump-flight), hovering, sallying and pouncing, with substrates identified as trunk, branch, twig, leaf, air and ground. Apart from observing foraging birds, diets were also recorded via observations of food-transporting adults at four nests, prey loads taken from adults captured at the nest (4x male and 4x female) and contents of faecal sacs (N=5). Together, these methods produced 338 preys, of which 69% were identified to species or family.

Of 193 foraging birds, 63.7% were found in *Quercus robur*, 30.0% in mixed *Quercus/Betula*, 3.1% in *Betula* and 1.6% in *Pinus sylvestris*. However, as few birds were followed upon arrival and during the egg stage, habitat use might be different in the early part of the breeding cycle (with a higher proportion of birds foraging in *Betula*, possibly targeting aphids). Tree phenology was found to differ extensively between years (on average in 2007-13, *Betula* was fully leafed by 24 April, as compared to *Quercus robur* by 7 May) and between tree species (in 2013, for example, *Larix* and *Sorbus* were fully leafed by 1 May, *Quercus robur* only by 16 May; see Appendix 3 for phenology of leaf development in ten tree species). Duration of

leafing, as expressed from bud to fully leafed, also varied strongly between years, extremes for *Quercus robur* in 2007-2013 being 10 days in 2011 and 24 days in 2012. However, differences between tree species were consistent over the years, with *Betula* always in advance of *Quercus robur*. Also, tree species were similarly affected by changes in spring temperatures, with warm spring resulting in early leafing, and *vice versa*. With regards to 2013, the year that diet was studied in Wood Warblers, spring, and hence tree phenology, was relatively late, and caterpillar abundance very much reduced. During June and July, Wood Warblers foraged mainly in the upper part of deciduous trees, and were never recorded foraging below 30% of relative tree height. Their main method of foraging consisted of gleaning insects from leaves by reaching (43% of 156 identified attempts) and jump-flights (31%), less often by pecking (20%), sallies (6%) and hovering (once). Most prey items were captured on leaves (90% of 193 feeding sites identified), followed by twigs (5%), air (5%) and branches (<1%). Combining all methods of prey identification, caterpillars consisted of 40% of all identified prey (but 31.4% of preys remained unidentified, and these were likely mostly non-caterpillars). The proportion of caterpillars in the diet declined steeply in the latter part of the nestling period (July), but sample sizes were small. Wood Warblers captured – apart from caterpillars - a wide variety of insects and spiders, especially moths, flies (including Tipulidae, Tabanidae and Syrphidae), Hymenoptera and spiders. This diverse diet (as also recorded in the literature) alone makes it unlikely that a (growing) mismatch between caterpillar abundance and breeding phenology has any fitness consequences. Also, provisioning rates as recorded in this study (17-76 feeding bouts per hour, depending on chick age and chick number) are similar to those recorded in Germany and Sweden in various periods in the 20th century (admittedly: no data on nutritional value of prey loads available). In fact, despite the *a priori* assumption that a mismatch spells doom for long-distance migrants, most Wood Warbler trends are more or less stable in the long run (*i.e.* time series longer than 20-25 years), despite significant interannual fluctuations. Some populations inhabiting pure oak habitats do show declines (for example, Britain), but at least in The Netherlands this habitat type is increasingly deserted whereas breeding in mixed woodland is increasing (where numbers are stable and dependence upon caterpillars is rather small; the latter based on data from 2013 only).

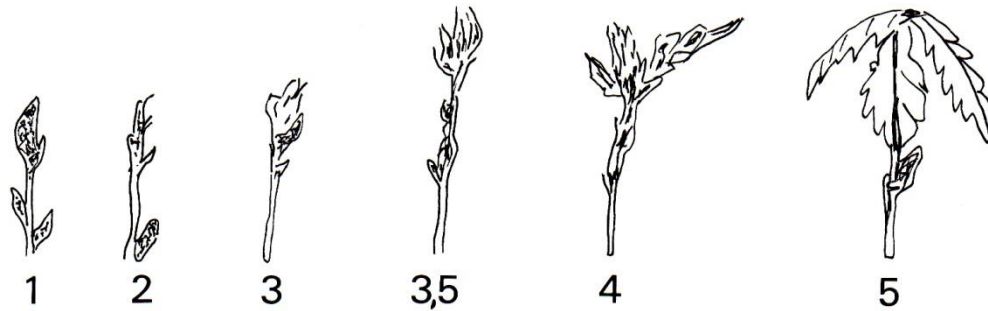
Literatuur

- Anderson T.R. 2013. The life of David Lack: father of evolutionary ecology. Oxford University Press, Oxford.
- Arnold K.E., Scot L.R., Henderson L. & Larcombe S.D. 2010. Seasonal variation in diet quality: antioxidants, invertebrates and blue tits *Cyanistes caeruleus*. Biological Journal of the Linnean Society 99: 708-717.
- Bijlsma R.G. 2012. Ecologie van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* in Nederlandse bossen. Drentse Vogels 21: 56-77.
- Bijlsma R.G. 2013. Mogelijk geval van simultane polyandrie van Fluiter *Phylloscopus sibilatrix*. Limosa 86: geaccepteerd.
- Bijlsma R.G. 2013a. Aankomst van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* op de broedplaats. Drentse Vogels 22: .
- Bijlsma R.G. 2013b. Ornithology from the tree tops. Ardea 101: 85-86.
- Both C., Bijlsma R.G. & Schekkerman H. 2008. Broeden in een warmer wordende wereld: vertrekken of verrekken? Limosa 81: 154-162.
- Both C., van Asch M., Bijlsma R.G., van den Burg A.B. & Visser M.E. 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? J. Anim. Ecol. 78: 73-83.

- Both C., Van Turnhout C.A.M., Bijlsma R.G., Siepel H., Van Strien A.J. & Foppen R.P.B. 2010. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proc. R. Soc. B* 277: 1259-1266.
- Burger C. *et al.* 2012. Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation. *J. Anim. Ecol.* 81: 926-936.
- Cholewa M. & Wesolowski T. 2011. Nestling food of European hole-nesting passerines: Do we know enough to test the adaptive hypotheses on breeding seasons? *Acta Ornithol.* 46: 105-116.
- Cody M.L. 1978. Habitat selection and interspecific territoriality among the Sylviid warblers of England and Sweden. *Ecological Monographs* 48: 351-396.
- Cramp S. & Brooks D.J. (eds) 1992. *The Birds of the Western Palearctic, Vol. VI: warblers.* Oxford University Press, Oxford.
- Dethier M & Charpié D. 1976. Les Hémiptères dans l'alimentation des jeunes Pouillots siffleur et de Bonelli. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 49: 31-44 (*in: Cramp & Brooks 1992: 591*).
- Edington J.M. & Edington M.A. 1972. Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood. *J. Anim. Ecol.* 41: 331-357.
- Evans K.L., Newton J., Mallord J.W. & Markman S. 2012. Stable isotope analysis provides new information on winter habitat use of declining avian migrants that is relevant to their conservation. *PLoS One* 7(4): e34542.
- Fischbacher M., Naef-Daenzer B. & Naef-Daenzer L. 1998. Estimating caterpillar density on trees by collection of frass droppings. *Ardea* 86: 121-129.
- Fouarge J.G. 1969. Le Pouillot siffleur *Phylloscopus sibilatrix* Bechstein. *Gerfaut* 58: 179-368.
- Hewson C.M., Amar A., Lindsell J.A., Thewlis R.M., Butler S., Smith K. & Fuller R.J. 2007. Recent changes in bird populations in British broadleaved woodland. *Ibis* 149 (Suppl. 2): 14-28.
- Hillig F. 2009. Der Bestandsrückgang des Waldlaubsängers. *Falke* 56: 60-63.
- Jablonski B. 1967. The phenological interchange of birds in forests in the east part of the Masovian lowland region in relation to ecological isolation. *Ekol. Polska (A)* 15: 183-271 (*in: Cramp & Brooks 1992: 590*).
- Joose E.N.G., de Gunst J.H. & Littel A. 1983. Tabel tot de orden en families van Nederlandse insecten. *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 92.
- Knudsen E. *et al.* 2011. Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biol. Rev.* 86: 928-946.
- Kopij G. 2005. Diet of some insectivorous passerines in semi-arid regions in South Africa. *Ostrich* 76: 85-90.
- Lewis T. & Taylor L.R. 1967. *Introduction to experimental ecology.* Academic Press, New York.
- Lippek W. 1996. Nahrungsangebot und Nestlingsnahrung des Waldlaubsängers *Phylloscopus sibilatrix* in Wäldern des Kreises Lippe, Nordrhein-Westfalen. *Vogelwelt* 117: 29-38.
- Mallord J.W., Charman E.C., Cristinacce A. & Orsman C.J. 2012. Habitat associations of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* breeding in Welsh oakwoods. *Bird Study* 59: 403-415.
- Marti J. 2007. Zur Habitatwahl des Waldlaubsängers *Phylloscopus sibilatrix* im Kanton Glarus. *Ornithol. Beob.* 104: 45-52.
- Maziarz M. & Wesolowski T. 2010. Timing of breeding and nestling diet of Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in relation to changing food supply. *Bird Study* 57: 540-552.
- Møller A.P., Fiedler W. & Berthold P. (eds) 2010. *Effects of climate change on birds.* Oxford University Press, Oxford.

- Moreby S.J. 1988. An aid to the identification of arthropod fragments in the faeces of gamebird chicks (Galliformes). *Ibis* 130: 519-526.
- Moreby S.J. & Stoate C. 2001. Relative abundance of invertebrate taxa in the nestling diet of three farmland passerine species, Dunnock *Prunella modularis*, Whitethroat *Sylvia communis* and Yellowhammer *Emberiza citrinella* in Leicestershire, England. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 86: 125-134.
- Newton I. 2013. *Bird Populations*. HarperCollins Publishers, London.
- Noorden B. van & van der Weele J. 2013. Trends van Limburgse broedvogels, 1990-2011. *Limburgse Vogels* 23: 1-12.
- Pavelka J. & Korytář F. 1992. (Food of the Wood Warbler youngs.) *Čas. Slez. Muz. Opava (A)* 41: 83-85.
- Podlesak D.W., McWilliams S.R. & Hatch K.A. 2005. Stable isotopes in breath, blood, feces and feathers can indicate intra-individual changes in the diet of migratory songbirds. *Oecologia* 142: 501-510.
- Quelle M. & Lemke W. 1988. Strukturanalyse von Waldlaubsängerrevieren (*Phylloscopus sibilatrix*) in Westfalen. *Charadrius* 24: 196-213.
- Ralph C.P., Nagata S.E. & Ralph C.J. 1985. Analysis of droppings to describe diets of small birds. *J. Field. Ornithol.* 56: 165-174.
- Reinhardt A. 2003. Habitatwahl und Brutbiologie beim Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*) im Bodenseegebiet im Hinblick auf den derzeitigen Bestandsrückgang. Diplomarbeit, Fachbereich Biologie, Universität Konstanz, Konstanz.
- Reinhardt A. & Bauer H.-G. 2009. Analyse des starken Bestandsrückgang beim Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* im Bodenseegebiet. *Vogelwarte* 47: 23-39.
- Remsen J.V. & Robinson S.K. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 144-160.
- Roos G.Th. de 1990. Fluiter *Phylloscopus sibilatrix* broedvogel op Vlieland. *Limosa* 63: 25.
- Steinfatt O. 1937. Beobachtungen über das Brutleben des Waldlaubsängers in der Rominter Heide. *Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel* 13: 182-189.
- Stowe T.J. 1984. Pied Flycatcher and Wood Warbler. *Ibis* 126: 454.
- Temrin H., Brodin A., Åkerström O. & Stenius S. 1997. Parental investment in monogamous pairs of Wood Warblers (*Phylloscopus sibilatrix*). *J. Ornithol.* 138: 93-101.
- Tiedemann G. 1971. Zur Ökologie und Siedlungsdichte des Waldlaubsängers (*Phylloscopus sibilatrix*). *Vogelwelt* 92: 8-17.
- Treuenfels H.v. 1937. Beitrag zur Brutbiologie des Waldlaubsängers (*Phylloscopus sibilatrix*). *J. Ornithol.* 85: 605-623.
- Veen A. van & Zeegers Th. 1993. *Insekten Basis Boek*. Jeugdbondsuitgeverij, Amsterdam.
- Visser M.E., van Noordwijk A.J., Tinbergen J.M. & Lessells C.M. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. B* 265: 1867-1879.
- Wesołowski T. & Rowiński P. 2006. Timing of bud burst and tree-leaf development in a multispecies temperate forest. *Forest Ecology and Management* 237: 387-393.
- Wilde A. de 1991. *Rupsentabel, deel I*. Jeugdbondsuitgeverij, Amsterdam.
- Wilkin T.A., Ling L.E. & Sheldon B.C. 2009. Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *J. Avian Biol.* 40: 135-145.

Adres: Doldersummerweg 1, 7983 LD Wapse, rob.bijlsma@planet.nl



Bijlage 1. Codering van de bladontwikkeling in zes stappen, zoals in onderhavige studie toegepast. *Six steps to quantify the sequence of budding and leafing of deciduous trees, as used in this study.*

Bijlage 2. Prooien van Fluiters in West-Drenthe en Veluwe in 2013, gerangschikt naar datum en gesommeerd voor vier verschillende methoden van prooionderzoek. De totale jongentijd van Fluiters in 2013 liep van 28 mei tot en met 28 juli. *Proportion of caterpillars in Wood Warbler diets in western Drenthe and Veluwe in 2013; the nestling period in 2013 covered 28 May through 28 July.*

Periode <i>Period</i>	Rupsen <i>Caterpillars</i>	Rest <i>Other</i>	Onbekend <i>Unidentified</i>	Totaal <i>Total</i>
7-11 mei	0	0	4	4
12-16 mei	0	0	0	0
16-21 mei	0	0	0	0
22-26 mei	0	0	0	0
27-31 mei	0	0	0	0
1-5 juni	0	1	0	1
6-10 juni	0	0	0	0
11-15 juni	25	20	31	76
16-20 juni	49	27	5	81
21-25 juni	9	8	2	19
26-30 juni	0	0	0	0
1-5 juli	3	6	18	27
6-10 juli	0	5	0	5
11-15 juli	1	23	0	24
16-20 juli	5	48	45	98
21-25 juli	0	0	0	0
26-30 juli	0	3	0	3
Totaal <i>Total</i>	92	141	105	338

Bijlage 3. Bladontwikkeling in zes stadia van knop (stadium 1) tot volledig ontplooid (zie Bijlage 1) van tien loofboomsoorten in West-Drenthe in 2013, gemiddeld voor elk stadium in

april dagen uitgedrukt (1=1 april, 31=1 mei). Het getal tussen aanhalingstekens geeft het aantal metingen per boomsoort weer, gesommeerd voor alle stadia. De bomen staan gerangschikt naar het gemiddelde moment waarop ze volledig in blad kwamen te staan: van vroeg (meidoorn: 23 april) naar laat (zomereik: 16 mei). De laatste kolom geeft de benodigde tijd weer (in dagen) die een boom nodig heeft om van knop tot blad te komen. *Foliating stages of ten deciduous tree species in western Drenthe in 2013, expressed in April days, and ranked from early (Hawthorn, fully leafed by 23 April) to late (Pedunculate Oak, 16 May). Stage 1 = in bud, stage 5 = fully leafed (see Appendix 1). In brackets number of measurements (all stages combined). Last column shows number of days required to develop leaves.*

Boomsoort <i>Tree species</i>	Stadium bladzetting <i>Foliating stage</i>						Dagen <i>Days 1-5</i>
	1	2	3	3.5	4	5	
Meidoorn <i>Crataegus monogyna</i> (6)	7	13	17	20	-	23	16
Lariks <i>Larix spp.</i> (134)	12	20	24	-	29	31	19
Lijsterbes <i>Sorbus aucuparia</i> (25)	16	19	20	26	29	31	15
Amerikaanse vogelkers <i>Prunus serotina</i> (23)	12	17	21	25	28	32	20
Berk <i>Betula pubescens</i> (170)	22	25	28	31	32	35	13
Beuk <i>Fagus sylvatica</i> (43)	23	28	31	33	35	36	13
Amerikaanse eik <i>Quercus rubra</i> (96)	24	30	31	33	34	38	14
Krent <i>Amelanchier lamarckii</i> (6)	23	24	29	36	38	40	17
Vuilboom <i>Rhamnus frangula</i> (31)	27	31	34	36	39	43	16
Zomereik <i>Quercus robur</i> (534)	30	33	36	39	42	46	16