

# Voederfrequentie en grootte van de prooilast van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* naar gelang leeftijd van de jongen

Rob G. Bijlsma

*Fluiters zijn al decennia lang het lievelingetje van onderzoekers. Niet zo gek: schitterende vogel, talrijk genoeg om aan een redelijke steekproef te komen, en bovenal: ‘gemakkelijk’ te onderzoeken in de broedgebieden (nesten opsporen is de eenvoud zelve, vogels laten zich goed vangen, weinig verstoringsgevoelig, uitmuntend te observeren op de broedplaatsen).*

In de afgelopen vijf jaar ben ik Fluiters ook wat intensiever gaan bekijken. Het is een interessante uitbijter onder de langeafstandstrekking, met zijn belangrijkste wintergebied in het Congobekken (Hobson *et al.* 2014, al zou ik deze studie met stabiele isotopen graag getoetst zien met geolocators) in plaats van in de droge zones van West-Afrika waar de bulk van onze trekvogels uithangt (Zwarts *et al.* 2009). Interessant omdat het een echte bosvogel is (bij ons zowel als daar) die een schier oneindig aantal pijlen op zijn boog heeft om het hoofd te bieden aan veranderende omstandigheden in zijn leefgebieden. In tegenstelling tot wat de literatuur ons wil doen geloven, is de stand van de Fluiters alleen lokaal en op korte termijn ingezakt. Grosso modo is het een behoorlijk stabiele broedvogel, waarvan de aantallen van jaar op jaar – enkele uitbijters daargelaten – weinig meer variatie vertonen dan de gemiddelde vogelsoort (plus/min enkele tientallen procenten).<sup>17</sup> Die uitbijters zetten iedereen op het verkeerde spoor (mijzelf inclusief, zie Bijlsma 2012, waarin ik de uitbijters als norm voor Fluiters definieer en voorbijga aan wat de soort werkelijk laat zien). Plus dat bestaande telreeksen veelal te kort zijn om schommelingen en trends zinvol te duiden, wat trendmakers er niet van weerhoudt om ferme uitspraken te doen over voor- of achteruitgang. Dat was 100 jaar geleden al zo (van Pelt Lechner 1907, zie ook Leys 1965), en is sindsdien niet veranderd. Het valt kennelijk niet mee om over de grenzen van het eigen project, of eigen leven, te kijken.

De zaken blijken heel wat ingewikkelder in elkaar te zitten zodra het leven van Fluiters meer in detail aan de orde komt, en zelfs dan wordt – op slechte gronden of kortlopende tijdreeksen – de mantra herhaald dat Fluiters dramatisch aan het afnemen zijn (Mallord *et al.* 2012, Grendelmeier *et al.* 2015). Het voordeel van die studies is

---

<sup>17</sup> Een deel van die variatie wordt bovendien bepaald door methodologische problemen bij het tellen van deze soort. In Engeland neemt de soort overigens echt af, maar daar is het een strikte eikenhoutbewoner; zie de parallel met Bonte Vliegenvanger, daar ook een eikenliefhebber en sterk afnemend. Waar deze soorten in gemengd bos broeden, zoals op het vasteland van Europa, is niets aan de hand.

wel dat in ieder geval de biologie van Fluiters daadwerkelijk wordt onderzocht. En wat blijkt, los van alle praat over afnames en beschermingsmaatregelen: Fluiters zijn aanpassingsbereide vogeltjes met een gedragsrepertoire om u tegen te zeggen. Dat was precies ook mijn conclusie na vijf jaar iets intensievere observatie van Fluiters, zelfs de marginale en methodologisch rammelende aanpak van mijn onderzoek in ogenschouw nemende (Bijlsma 2012, 2013, 2014, 2016).

In onderhavig verhaal wil ik iets toevoegen aan wat ik eerder publiceerde, namelijk: de sekse-specifieke variatie in voederfrequentie naar gelang leeftijd van de nestjongen. Over de betekenis van voederfrequentie wordt verschillend gedacht: een lage frequentie zou indicatief zijn voor een groot aanbod van forse prooien (meestal gelijkgesteld met rupsen), of juist een aanwijzing voor een gering voedselaanbod want kennelijk lastiger om voldoende prooi te vinden (Whytock *et al.* 2015). Bij voedselstudies van insectenetende zangvogels wordt er altijd standaard vanuit gegaan dat rupsen cruciaal zijn (Both *et al.* 2008, Whytock *et al.* 2015), maar deze kijk op het leven van vogels (ingegeven door studies van Koolmezen *Parus major*, niet bepaald een representatief vogeltje waar het gaat om echte insecteneters) negeert het enorme spectrum van arthropoden dat vogels ter beschikking staat. Fluiters blijken dat spectrum effectief te bemonsteren, al naar gelang lokale omstandigheden (Lippeck 1996, Maziarz & Wesolowski 2010, Bijlsma 2013b, 2014). De focus op rupsen als voedsel van zangvogels ontnemt het zicht op wat er werkelijk plaatsvindt in de interactie tussen een zangvogel en zijn leefomgeving. Een deel van die interactie vertaalt zich in de prooiaanvoer naar het nest met jongen. Zonder ingewikkelde poespas kan iedere veldwaarnemer dat meten, ongetwijfeld de reden dat er in het verleden mooie studies hebben plaatsgevonden (die nu als vergelijkingsmateriaal kunnen dienen; von Treuenfels 1937, H. Peters *in* Aschenbrenner 1966, Temrin *et al.* 1997). Misschien goed om te benadrukken dat zinvol veldwerk ook zonder cameravallen, automatische registratiesystemen, iPads en dataloggers mogelijk is. Je zou het bijna vergeten.

## Gebied en werkwijze

Het onderzoek vond plaats in de bossen van West-Drenthe (Berkenheuvel, in mindere mate boswachterij Smilde). De Fluiters broeden overwegend in gemengd bos op zandgrond, in jaarlijks wisselende aantallen (Bijlsma 2012). Van de aanwezige paren zoek ik de nesten op. Soms spendeer ik enige tijd aan het observeren van nesten van een afstand. Dan noteer ik voedselvluchten van de ouders, waar in welke bomen ze voedsel zoeken, foerageergedrag, prooiaanvoer naar het nest, type prooien (indien mogelijk) en omvang van de voedselprop (Fluiters brengen vaak meer dan één prooi tegelijk in de snavel naar het nest; het zijn zogeheten ‘multiple loaders’). Het voedselaanbod heb ik niet gemeten (een grote makke, maar niet zo eenvoudig op te lossen want arbeidsintensief; zie Lippek 1996, die – in tegenstelling tot Whytock *et al.* 2015 – het hele spectrum van insecten bemonsterde, en niet alleen het rupsenaanbod).

Het volgen van de gebeurtenissen rond een nest volgde een vast pandoer. Eerst goede observatieplek opzoeken met vrij zicht op het nest en af- en aanvliegroutes zonder dat

de Fluiters tot afwijkend gedrag (alarm of ophouden met prooi zoeken) werden aanzet. De afstand tot het nest wisselde per individu (en naar de mate van verstoring – vooral nestbezoeken – in de voorafgaande dagen), maar gemiddeld genomen zijn Fluiters geweldig tolerant (zie ook von Treuenfels 1937, die terecht opmerkt dat Fluiters zich bij het nest in vergelijking met Fitissen en Tjiftjaffen van korte afstand laten observeren zonder noemenswaardige reactie op de inbreuk). In de praktijk zat ik zelden verder dan 40 m van het nest af, soms tot 60 m; in het laatste geval werd het lastig prooien in de snavel te kwantificeren of te identificeren. Zelfs zien aan welke poot de voederende vogel was geringd, was dan niet altijd mogelijk (mannen waren rechts geringd, vrouwen links). In 2012 en 2013 heb ik nog met een Bushnell telescoop (22x WA) bij nesten gezeten, maar dat was niet altijd onverdeeld gunstig vanwege het kleine gezichtsveld (en donkere beeld in een beschaduwde bos). Voedingen spelen zich gewoonlijk razendsnel af, en dan is overzicht over het terrein van belang (vogel zien/horen aankomen). Werken met een 10x40 Leitz beviel me beter, vooral indien de afstand tot het nest <40 m was.

Voor een kwantificering van de hoeveelheid aangebrachte prooien volgde ik de indeling in vier categorieën van Temrin *et al.* (1997): (1) kleine insecten of spinnen, bijna onzichtbaar in snavel, (2) kleine larven/rupsen, insecten of spinnen, uit snavel stekend, (3) grote larven/rupsen, volwassen insecten, grote spinnen of dikke prop arthropoden duidelijk uit snavel stekend, en (4) snavel afgeladen met grote rups(en) of dikke mot(ten). Het geeft een indicatie van de biomassa die wordt aangevoerd. In de periode 2012-16 wist ik bij 1-9 nesten per jaar in totaal 427 voedingen te scoren, waarvan in 30% van de gevallen de grootte van de prooilast kon worden ingeschat (Tabel 1). Ik weet niet of deze waarnemingen representatief zijn, al was het maar omdat de verdeling van waarnemingen over de leeftijd van de jongen sterk vertekend is ten faveure van de late nestfase (zie Resultaten), en ook de verdeling van de waarnemingen over de jaren (Tabel 1) en over de dag is verre van gelijkmatig (Bijlage 1).<sup>18</sup> Bovendien is het makkelijker grote prooien op naam te brengen, zeker als dat rupsen zijn (Bijlsma 2013b); dat vertekent het belang van rupsen ten opzichte van andere prooi-soorten (los van de energetische kosten verbonden aan het vangen van de verschillende prooi-soorten, die onbekend zijn).

Het is sowieso goed te realiseren dat – afgezien van het bepalen van de status van de mannen (gepaard/ongepaard), fenologie (aankomst mannen en vrouwen), vangen van volwassen Fluiters, opsporen van nesten en bepaling nestsucces – alle overige activiteiten rond Fluiters tamelijk hapsnap plaatsvonden. Wanneer zich gelegenheid voordeed, en tijd voorhanden was, werden foeragerende vogels gevolgd en bemonsterd en waarnemingen bij nesten gedaan. De keuze van die vogels en nesten werd niet ingegeven door een goed doordachte studie-opzet (zoals bijvoorbeeld Whytock *et al.* 2015 wel deden). Vandaar de grote variatie in hoeveelheid en kwaliteit van gegevens tussen en binnen jaren.

---

<sup>18</sup> Naar aanleiding van de publicatie van von Treuenfels (1937) maakte Franz (1938) al terecht de opmerking dat je moet oppassen met extrapoleren van gegevens op basis van aselechte steekproeven.

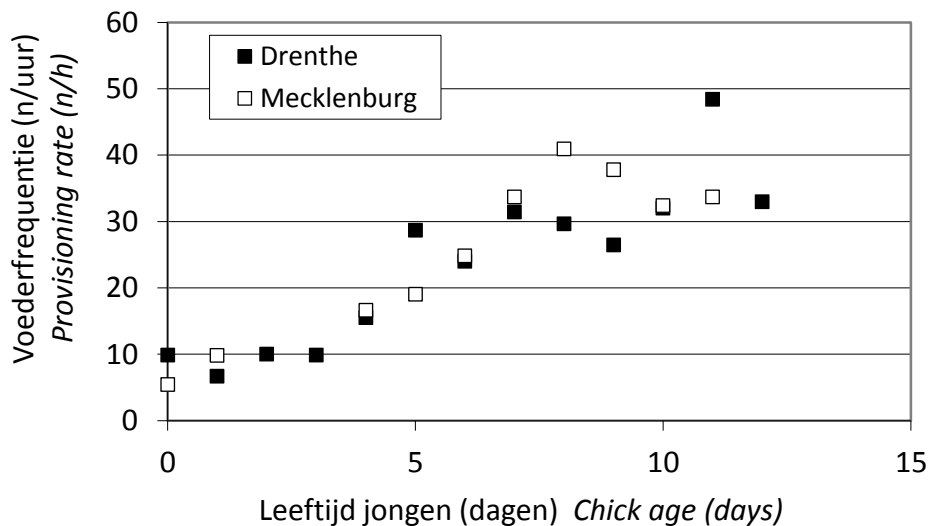
Tabel 1. Fluiternesten (en waarneemduren in minuten) in West-Drenthe waarbij in 2012-16 voedingen en prooilasten zijn genoteerd. *Wood Warbler nests (and observation time in minutes) in western Drenthe in 2012-16, for which provisioning rates and prey loads have been recorded.*

Jaar Year	Voeding (n) Feeding (n)	Prooilast bepaald Prey load quantified	Nesten (n) Nests (n)	Minuten Minutes
2012	9	6	1	15
2013	61	44	4	143
2014	17	3	2	37
2015	44	9	4	107
2016	296	65	9	838
<b>Totaal Total</b>	<b>427</b>	<b>127</b>	<b>20</b>	<b>1140</b>

## Resultaten

### Voederfrequentie

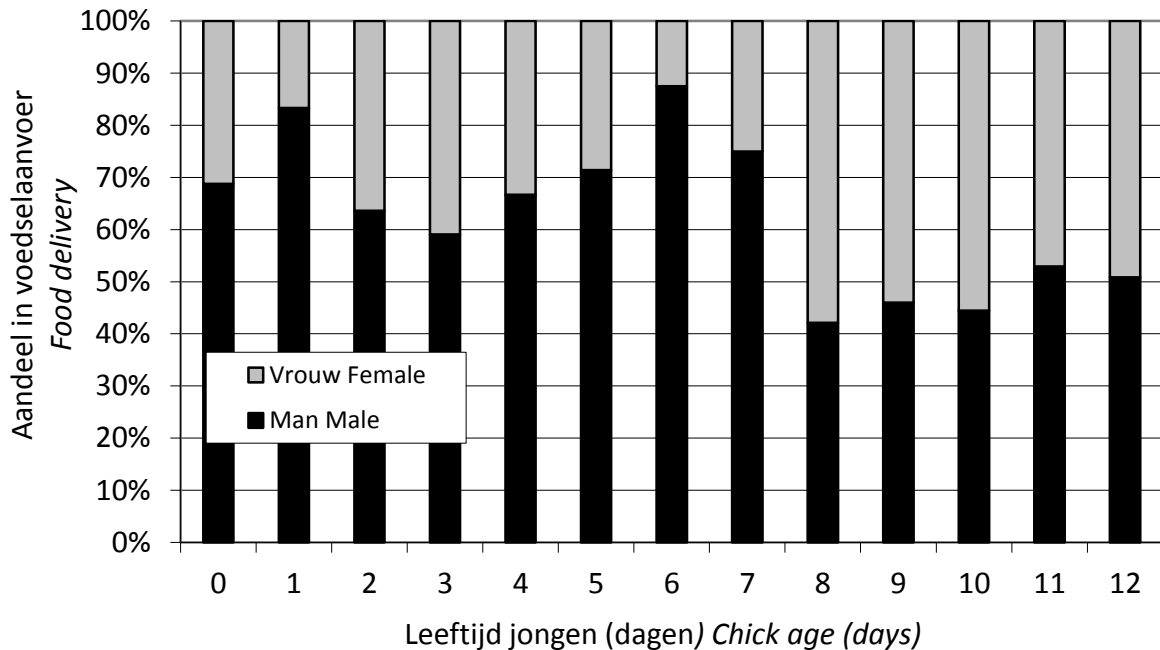
In de eerste levensdagen van de jongen lag de voederfrequentie consequent laag (rond de 10 voedingen per uur). Daarna begon het op te lopen tot de frequentie vanaf dag 7 min of meer stabiel bleef op rond de 30 voedingen per uur (Figuur 1). In de eerste dagen bleef het vrouwtje langdurig op het nest om de jongen warm te houden. Net als in de incubatieperiode verliet ze het nest alleen om zelf te eten; bij terugkeer nam ze wel altijd voedsel mee voor de jongen. De meeste prooien werden in die fase door het mannetje aangebracht (60-80%; Figuur 2).



Figuur 1. Voederfrequentie (aantal voedingen per uur) naar gelang leeftijd van de jongen bij nesten in Drenthe (430 voedingen tussen 10 juni en 20 juli bij 1, 4, 2, 4 en 9 nesten in resp. 2012-16; zie Bijlage 1) en in Mecklenburg (1 nest, gevolgd van 29 mei - 9 juni 1934, von Treuenfels 1937; leeftijd van jongen 1 dag naar voren geschoven, want geboortedag omgezet van 1 naar 0). *Provisioning rate (feeds/h) relative to chick age in Wood Warbler nests in western Drenthe (430 feedings between 10 June and 20 July at resp. 1, 4, 2, 4 and 9 nests in 2012-16; App. 1) and in Mecklenburg (1 nest, observed from 29 May through 9 June 1934; von Treuenfels 1937; hatching date in his study was put at 1, and has been changed to 0 for the present presentation).*



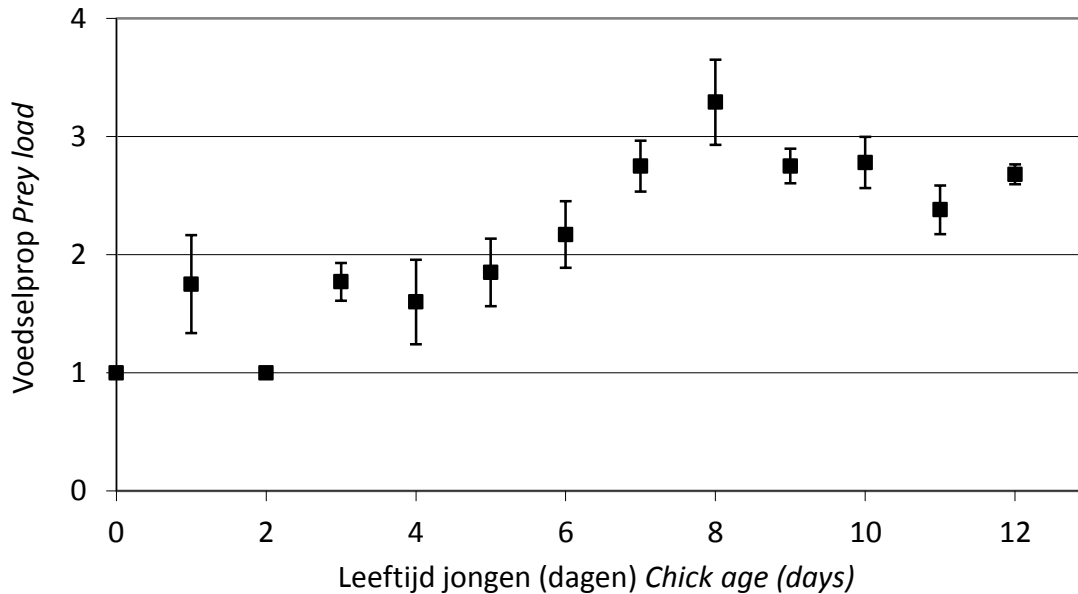
Vanaf dag 7-8, wanneer de veerontwikkeling van de jongen goed op gang is gekomen (en ze zichzelf op temperatuur kunnen houden), besteedden de vrouwtjes nauwelijks meer tijd aan het warm houden van de jongen en werden ze alleen nog afgedekt bij zware regenval (vanaf dag 9 ook niet meer, althans niet meegemaakt bij 2x checken bij verschillende nesten). De taakverdeling van de prooiaanvoer in de laatste vijf dagen van de nestfase (vanaf dag 8, de jongen vliegen op dag 13 uit) was nagenoeg gelijk (Figuur 2).



Figuur 2. Sekse-specifiek aandeel in de prooiaanvoer bij nesten van Fluiters in Drenthe in 2012-16, uitgezet tegen de leeftijd van de jongen (gebaseerd op resp. 16, 6, 11, 22, 15, 21, 8, 4, 38, 50, 54, 51 en 116 seksebepalingen per levensdag). *Sex-specific distribution of prey deliveries at nests of Wood Warblers in Drenthe in 2012-16, depending on chick age (based on resp. 16, 6, 11, 22, 15, 21, 8, 4, 38, 50, 54, 51 and 116 sex-identified feedings per day of age).*

Niet alleen ging de voederfrequentie omhoog in de loop van de jongentijd, tegelijk werd er per voederbeurt meer voedsel aangevoerd (Figuur 3). Ouders van insectenetende vogels brachten in de vroegste jongenfase bijna uitsluitend kleine prooien naar het nest (Bijlage 2). Bij Fluiters waren de voedselproppen in de eerste paar dagen van de jongenfase vaak zo klein dat ze soms nauwelijks in de snavel opvielen. Al snel werden het duidelijker zichtbare propjes, en nog wat later staken vleugels en poten van volwassen insecten aan beide kanten van de snavel naar buiten. Dikke rupsen, of grote (groter dan kop-snavellengte, die bij Fluiters gemiddeld 28.6 mm is, met een spreiding van 26.4-30.5 mm voor 148 opgemeten vogels; eigen metingen in 2012-16), werden bijna uitsluitend na dag 8 aangevoerd, ongeacht of het een goed of slecht rupsenjaar was. De hoeveelheid voedsel per voederbeurt vlakke af vanaf dag 7. Er was geen verschil in prooilast (variërend van 1 tot 4) tussen mannen en vrouwen: berekend over de hele jongentijd was die gemiddeld 2.45 (sd=1.00, n=64) voor mannen

en 2.61 (sd=1.01, n=47) voor vrouwen. Berekend voor alleen de jongenfase van dag 8-12, wanneer de bijdrage van vrouwen en mannen aan het voeren van de jongen gelijk is, waren de gemiddelde prooilasten voor mannen 2.95 (sd=0.78, n=39) en 2.97 (sd=0.84, n=35) voor vrouwen.



Figuur 3. Gemiddelde (met standaardafwijking) grootte van de prooilast bij voedingen van jonge Fluiters in de leeftijd van 0 tot 12 dagen oud, Berkenheuvel, gesommeerd voor 2012-16. Gebaseerd op resp. 2, 4, 2, 13, 5, 13, 6, 4, 6, 24, 18, 13 en 48 voedingen per levensdag (0-12), bij verschillende nesten. Definitie van grootte prooilast volgens Temrin *et al.* (1997). *Mean (+/- SD) size of prey load carried to Wood Warbler nests relative to chick age, Berkenheuvel, 2012-16. Based on 2, 4, 2, 13, 5, 13, 6, 4, 6, 24, 18, 13 and 48 feedings resp. for chicks of 0-12 days old. Size of prey load defined according to Temrin et al. (1997).*

De geïdentificeerde prooien, zoals per jongenleeftijd gesommeerd in Bijlage 2, vormen geen representatieve afspiegeling van wat er werd aangevoerd (zie ook Methode). De numerieke weergave verdoezelt de werkelijkheid, omdat rupsen vaak afzonderlijk geteld konden worden (en sowieso bijna altijd opgemerkt), maar een bosje muggen als ‘muggen’ in de aantekeningen kwam en als zodanig maar eenmaal meetelde (terwijl een bosje al snel 10-20 muggen kon bevatten; eigen waarnemingen bij enkele vangsten van volwassen Fluiters met een voedselprop in de snavel).

## Discussie

De oude literatuur staat bol van beschrijvende stukken met basale informatie.<sup>19</sup> Zodanig netjes opgeschreven, gegevens in tabellarische vorm en grafieken af te lezen tot op basisniveau, dat je er zelf mee aan de slag kan. Von Treuenfels (1937), begeistert

<sup>19</sup> Oud hier opgevat als minstens decennia her, dus niet als vijf jaar geleden of alleen als het digitaal is op te roepen.

door Fluiters en andere *Phylloscopus*-soorten, was bereid langdurig in een schuilhutje te kruipen om die gegevens te verzamelen. En op te schrijven, achteraf gezien een verstandige beslissing want hij kwam in mei 1940 tijdens de Duitse inval in Frankrijk om het leven, op krap 27-jarige leeftijd. Zelfs de stukken van Temrin *c.s.*, toch al aardig neigend naar de hermetische wetenschap zoals die vandaag de dag wordt bedreven, bevat nog bruikbare grafieken. En het moet gezegd, ook niet alle oude literatuur is goede literatuur, zelfs al worden er tabellen en grafieken gebruikt (de tabellen in Aschenbrenner 1966, die de broed- en jachtduur van fluitervrouwtjes over de dag weergeven, zijn onbruikbaar vanwege onduidelijkheid – ‘eerste levensdagen’ - over plaats, datum en leeftijd van de jongen; zie pag. 38-50).<sup>20</sup>

De taakverdeling tussen man en vrouw, waarbij de vrouw de eieren bebroedt en gedurende de eerste zeven levensdagen van de jongen deze langdurig theemutst terwijl de man een oogje in het zeil houdt en een belangrijk deel van de prooiaanvoer voor zijn rekening neemt, is al geruime tijd bekend (von Treuenfels 1937, Steinfatt 1937, Aschenbrenner 1966, Fouarge 1968, Temrin *et al.* 1997). Dat de frequentie van prooiaanvoer weinig verschilde van die welke in 1934 door von Treuenfels (1937) in Mecklenburg werd vastgesteld, verraste me niet echt. In de afgelopen jaren had ik steeds sterker de indruk gekregen dat Fluiters flexibel zijn in hun leefwijze, en uiteenlopende lokale omstandigheden succesvol het hoofd kunnen bieden. De ‘normale’ frequentie van prooiaanvoer van mijn Fluiters (zie ook Temrin *et al.* 1997, die in de latere jongenfase op een voederfrequentie van 20-30x per uur uitkomt, iets lager dan wat ik vond in Drenthe en von Treuenfels (1937) in Mecklenburg) suggereert bepaald niet dat de Drentse Fluiters moeite hadden om ver na de rupsenpiek voedsel te vinden. In Polen werd evenmin vastgesteld dat Fluiters (gemeten aan de conditie van de jongen, al wordt daar gek genoeg geen enkele evidentie voor gegeven, ook niet in het stuk waarnaar ze verwijzen) problemen hadden met prooiaanvoer als de jongen werden opgevoed ruim na de rupsenpiek (Maziarz & Wesolowski 2010). Dit contrasteert met de bevindingen in Engeland en Schotland, waar de voederfrequentie varieerde van 0-38x per uur (gemiddeld 14, op 174 uur). Op levensdag 0 vonden zij een hogere voederfrequentie tijdens de rupsenpiek (8.4x per uur) dan een maand na de piek (5x per uur); dat verschil bleef gehandhaafd bij vorderende leeftijd van de jongen, bijvoorbeeld resp. 17.4x en 13.5x per uur bij jongen van 10 dagen oud. Omdat zij de massa van de prooilast niet hebben gekwantificeerd, valt er uit deze gegevens niet meer te halen dan dat Britse Fluiters kennelijk minder frequent voederen dan de mijne (of die in Mecklenburg of Zweden; von Treuenfels 1937, Temrin *et al.* 1997). En leg dan maar eens uit of dat een gunstig of ongunstig beeld scheidt van de lokale voedselvoorziening, om maar te zwijgen van de consequenties voor nestsucces en overleving (fitness). Net als Temrin *et al.* (1997) vond ik niet alleen een toenemende voederfrequentie met vorderende leeftijd van de nestjongen (tot ongeveer dag 7,

---

<sup>20</sup> De gegevens in Tabel 4-6 zouden van H. Peters afkomstig zijn, maar diens stukjes over Fluiters in *Egretta* (aangehaald in Aschenbrenners literatuurlijst; dit Oostenrijkse vogelblad staat online en is gratis te bekijken en te downloaden) bevatten niet de informatie die Aschenbrenner gebruikt. Schriftelijk doorgegeven?

daarna stabiel), maar ook een toenemende hoeveelheid prooi per voederbeurt met vorderende leeftijd. Het kan zijn dat mijn steekproef te klein is, of scheef ligt, maar een verschuiving in grootte van aangebrachte prooien van klein naar groot met vorderende leeftijd van de jongen is niet ongewoon bij vogels die hun prooi niet aan stukjes trekken ten behoeve van hun jongen (zoals roofvogels wel doen). Sterker nog, als veldwaarnemer die oudervogels naar hun nest terug volgt (om dat nest te vinden), is het eerste wat je doet: kijken naar de grootte van de prooien en prooilast. Immers, dat zegt al veel over de te verwachten leeftijd van de jongen. Ik vermoed dat de geconstateerde dubbelop-toename van prooi (aantal voederbeurten én grootte prooilast) met vorderende leeftijd bij Fluiters reëel is. Dat wijst evenmin op voedselschaarste.

In tegenstelling tot steltlopers, waar het voedselaanbod (beschikbaar en bereikbaar) én de hele energetische gang van zaken van prooi zoeken, vangen, bewerken en verteren tot in detail is beschreven, is dat voor zangvogels toekomstmuziek. Alle studies naar de voedselkeus van Fluiters krabben aan de oppervlakte, zonder zelfs maar een poging te doen het in energetische kosten te vertalen. Elke uitspraak over consequenties van mistiming van de broedcyclus ten opzichte van het rupsaanbod, op voorhand al een te beperkte kijk op de zaak, blijft dan in het luchtledige hangen. En inderdaad, de discussies bij de gepubliceerde verhalen verzanden allemaal in ‘het-kan-zus-maar-ook-zo’ en in de aanbeveling ‘dat er nieuwe studies noodzakelijk zijn’. Gelukkig maar dat ik geen Fluiters hoef te redden.

**Summary: Bijlsma R.G. 2016. Provisioning rate and prey load in relation to nestling age in Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix*. Drentse Vogels 30: 66-76.**

In western Drenthe in 2012-16, visual observations were made on parental provisioning rate and prey load at 20 nests of Wood Warblers. In this stable population breeding in mixed woodland on sandy soils, nests were observed from nearby to record sex-specific feeding rates and to quantify prey loads (four categories, after Temrin *et al.* 1997: (1) very small arthropods, hardly visible in bill, (2) small caterpillars, insects and spiders protruding from bill, (3) large caterpillars, imagos of insects, large spiders or conspicuous bunch of prey protruding from bill, and (4) bill loaded with large or thick caterpillars or moths. Sexes were identified when ringed (males right, females left), enabling sex-identification of feeding adults. Observations at nests were usually made within 40 m (up to 60 m), using a 10x40 Leitz. Disturbance was minimal, as Wood Warblers are normally highly tolerant to intrusion of the vicinity of their nest. Sample sizes (nests, timing of observation across the day and the season) were not chosen randomly, but according to whenever the opportunity arose (and time was available).

Provisioning rates were low at first but slightly increased during the first week of nestling age (from 10 feeds/h during day 0-3 to 20-30/h by day 5-7), mainly because the females spent long periods of time brooding chicks. From day 7 onwards, provisioning rates stabilized at 30-40 feeds/h, i.e. from the moment that chicks were able to thermoregulate independently (contour feathers developing, remiges emerging). Through day 7 of nestling age, males provided most of the food, but in the latter part of the nestling cycle, from day 8 onwards, the sexes provisioned food in about the

same frequency. In conjunction of the increasing provisioning rate over nestling age, prey load size also increased. Therefore, the amount of food brought to nestlings increased faster than visible from provisioning rates alone. Prey loads were similar for males and females, i.e. on average 2.45 (sd=1.00, n=64) for males and 2.61 (sd=1.01, n=47) for females for the entire nestling cycle (day 0-12, i.e. including the early part when the female's contribution is small and prey loads tend to be small), and respectively 2.95 (sd=0.78, n=39) and 2.97 (sd=0.84, n=35) for the latter part of the nestling cycle (day 8-12) when provisioning rates of males and females were similar.

A comparison with data on provisioning rates from the literature, covering the 1930s-1980s, shows that provisioning rates in Drenthe in the 2010s were very similar. This finding corroborates previous results which suggested that Dutch Wood Warblers breeding in mixed woodlands do not experience problems insofar food supply is concerned.

## Literatuur

- Aschenbrenner L. 1966. Der Waldlaubsänger. Neue Brehm-Bücherei 368. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.
- Bijlsma R.G. 2012. Ecologie van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* in Nederlandse bossen. Drentse Vogels 26: 56-77.
- Bijlsma R.G. 2013. Voedsel en foeragegedrag van Nederlandse Fluiters *Phylloscopus sibilatrix*. Drentse Vogels 27: 54-72.
- Bijlsma R.G. 2014. Foeragegedrag van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* in een rupsenarm jaar. Drentse Vogels 28: 101-113.
- Bijlsma R.G. 2016. Zangintensiteit en -type van Fluiters als maat voor paarstatus, broedsucces en trefkans. Limosa 89: 2-11.
- Both C., Bijlsma R.G. & Schekkerman H. 2008. Broeden in een warmer wordende wereld: vertrekken of verrekken? Limosa 81: 154-162.
- Fouarge J.G. 1968. Le Pouillot siffleur, *Phylloscopus sibilatrix* Bechstein. Gerfaut 58: 179-368.
- Franz J. 1938. Zur Auswertungsmethode brutbiologischer Beobachtungen. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel 14: 29-30.
- Grendelmeier A., Arlettaz R., Gerber M. & Pasinelli G. 2015. Reproductive performance of a declining forest passerine in relation to environmental and social factors: implications for species conservation. PLoS One 10(7): e130954.
- Hobson K.A., Van Wilgenburg S.L., Wesółowski T., Maziarz M., Bijlsma R.G., Grendelmeier A. & Mallord J. 2014. A multi-isotope ( $\delta^2\text{H}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) approach to establishing migratory connectivity in Palearctic-Afrotropical migrants: An example using Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix*. Acta Ornithol. 49: 57-69.
- Leys H.N. 1965. Een vergelijking van de broedvogels in de omgeving van Wageningen in de jaren 1907 en 1964. De Levende Natuur 68: 258-263.
- Lippeck 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.
- Maziarz M. & Wesółowski T. 2010. Timing of breeding and nestling diet of Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in relation to changing food supply. Bird Study 57: 540-552.
- Pelt Lechner A.A. van 1907. Tegenwoordige stand van bij Wageningen voorkomende vogelsoorten, in vergelijking met vorige jaren. De Levende Natuur 12: 157.



- Steinfatt O. 1937. Beobachtungen über das Brutleben des Waldlaubsängers in der Rominter Heide. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel 13: 182-189.
- Temrin H., Brodin A., Åkerström Ö. & Stenius S. 1997. Parental investment in monogamous pairs of Wood Warblers (*Phylloscopus sibilatrix*). J. Ornithol. 138: 93-101.
- Treuenfels H. v. 1937. Beitrag zur Brutbiologie des Waldlaubsängers (*Phylloscopus sibilatrix*). J. Ornithol. 86: 602-623.
- Whytock R.C., Davis D., Whytock R.T., Burgess M.D., Minderman J. & Mallord J.W. 2015. Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* nest provisioning rates are correlated with seasonal caterpillar availability in British Oak *Quercus* woodlands. Bird Study 62: 339-347.
- Zwarts L., Bijlsma R.G., van der Kamp J. & Wymenga E. 2009. Living on the edge: wetlands and birds in a changing Sahel. KNNV Publishing, Utrecht.

Adres : Doldersummerweg 1, 7983 LD Wapse, [rob.bijlsma@planet.nl](mailto:rob.bijlsma@planet.nl)



Mannetje Fluiters pakt opgejaagde vlieg met karakteristieke opwaartse fladdersnap, in gemengd bos met in blad komende zomereik op Berkenheuvel, 8 mei 2016 (Rob Bijlsma). *Male Wood Warbler catching fly in typical jump-flight in mixed woodland with leafing pedunculate oak, Berkenheuvel, 8 May 2016.*

Bijlage 1. Waarneemtijd (in sec) en voederfrequentie (N, N/uur) bij nesten van Fluiters op Berkenheuvel en in boswachterij Smilde in 2012-16, naar tijd van de dag en leeftijd (0-6 en 7-12 dagen oud). *Observation time (sec) and provisioning rate (N, N/h) at nests of Wood Warblers in western Drenthe in 2012-16, relative to time of day and chick age (0-6 days old and 7-12 days old).*

Leeftijd Age	0-6 dagen days				7-12 dagen days			
	Zomertijd Summer time	Sec Sec	N Feeds	N/uur N/h	Nesten Nests	Sec Sec	N Feeds	N/uur N/h
5	2400	4	0.1	1	720	10	0.83	1
6	2125	17	0.48	3	1800	12	0.4	2
7	-	-	-	-	4980	46	0.55	3
8	1400	10	0.42	3	660	6	0.55	1
9	2100	8	0.23	1	900	6	0.4	1
10	4680	22	0.28	1	4860	36	0.44	3
11	-	-	-	-	6180	59	0.57	3
12	2880	8	0.17	3	3000	26	0.52	2
13	7500	21	0.17	4	4030	50	0.74	2
14	2400	9	0.27	2	1060	9	0.51	2
15	120	1	0.5	1	-	-	-	-
16	1680	8	0.29	2	1500	10	0.4	2
17	720	2	0.17	1	2640	21	0.48	2
18	-	-	-	-	3300	20	0.36	2
19	780	4	0.31	1	780	9	0.69	1

Bijlage 2. Geïdentificeerde prooien aangebracht tijdens voedingen van nestjonge Fluiters in West-Drenthe in 2012-16, naar jongenleeftijd (dag 0-12). *Identified preys delivered to nestlings of Wood warblers in nests in western Drenthe in 2012-16, relative to chick age (day 0-12).* Prooigroepen *Prey groups*: (1) kleine rupsen <3cm (kleiner dan kop+snavel) *small caterpillars (<3 cm)*, (2) grote rupsen >3 cm of dikke *large caterpillars (>3 cm, or thick)*, (3) motten *moths*, (4) muggen *Culicidae*, 5 langpootmuggen *Tipulidae*, (6) vliegen *Diptera*, (7) gaasvliegen *Chrysopidae*, (8) dazen *Tabanidae*, (9) zweefvliegen *Syrphidae*, (10) sluipwespen *Hymenoptera*, (11) spinnen *Araneae*.

Leeftijd Age	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)
0	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
1	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-
3	4	1	-	1	1	1	-	-	-	-	-
4	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
5	-	-	-	1	1	1	-	1	-	-	-
6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
8	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-
9	10	3	1	6	-	4	-	-	-	-	-
10	11	10	1	1	-	-	1	-	-	-	2
11	8	-	4	1	-	3	-	-	-	-	2
12	25	6	8	4	1	6	-	-	2	1	6