

## Themadag Vogeltrek

Op zaterdag 22 april 1995 organiseerde de NOU een themadag over vogeltrek. Gastvrijheid werd verleend door de afdeling Vogels van het Zoölogisch Museum te Amsterdam. Hieronder zijn samenvattingen opgenomen van de lezingen die op deze dag gehouden werden.

### Vogeltrek: het volgende station

ARIE J. VAN NOORDWIJK

Een aantal jaren geleden is de naam van de organisatie die in Nederland vogelringen uitdeelt en administreert, veranderd van "Vogeltrekstation" in "Nederlandse Ringcentrale". De welhaast automatische koppeling van het administreren van vogelringen en het bestuderen van vogeltrek is verleden tijd. Aan de ene kant is het onderzoek aan vogeltrek een heel eind gegroeid en wordt er voortgebouwd op de resultaten uit de eerste beschrijvende fase. In die eerste fase was het uitermate zinvol om zoveel mogelijk vogels te ringen en dan te kijken waar ze terecht kwamen, maar nu komen de nieuwe inzichten uit ander soort werk. Aan de andere kant zijn er nieuwe belangrijke onderzoeksvragen die door het leger van ringers samen met de ringcentrale beter beantwoord kunnen worden dan door wie dan ook. De twee nieuwe vragen van de ringcentrale, naast de oude van het bestuderen van trek, zijn het documenteren van de variatie in de overleving en het begrijpen en meten van dispersie, waar zijn vogels geboren en waar broeden ze.

Op deze dag gaat het over vogeltrek. Het programma biedt een kaleidoscopisch overzicht: beginnend met de energiehuishouding en de consequenties daarvan voor de voedseloecologie in de eerste twee voordrachten, via een blok met nieuwe analysemethoden voor het beschrijven van overtrekkende vogels en via de koppeling van de broedbiologie en de overwinteringsoecologie van de Boerenzwaluw naar een slotverhaal over genetische variatie in oriëntatie.

Hoe passen deze verschillende facetten van de trek aan elkaar? Dat is op dit moment eigenlijk het centrale onderzoeksthema in de bestudering van de vogeltrek aan het worden. Wij beginnen ons te realiseren dat trek, voedseloecologie en broedbiologie een in elkaar passende geheel moeten zijn. Het zijn tenslotte individuele vogels die het allemaal moeten doen. Vogeltrek is in de meest beperkte vorm al een syndroom met vele onderdelen. Echter, als manier van leven opent trek nieuwe mogelijkheden om te kunnen bestaan en wordt daarmee een bijzondere manier van leven. In deze brede zin groeit het fenomeen trek uit tot een heel spannende levenskunst.

### Waarom een voedselspecialist trekvogels moet zijn

THEUNIS PIERSMA

Vrijwel alle plekken op aarde zijn onderhevig aan seizoensveranderingen in weer en wind. Zulke veranderingen beïnvloeden op hun beurt de plantengroei en het

daarvan afhankelijke dierenleven. In de loop van een jaar verandert de toestand van ieder biotoop dus voortdurend. De dieren die er leven zullen zich met deze omstandigheden tevreden moeten stellen of ergens anders een heenkomen moeten zoeken. Aangezien veel vogels kunnen vliegen, ligt het voor de hand te veronderstellen dat vogels die in de loop van het jaar steeds de beste omstandigheden weten op te sporen, "het" het beste doen. Zij zorgen voor de meeste nakomelingen door een gedrag te vertonen dat wij "vogeltrek" noemen. Aangezien de meeste biotopen in de loop van het jaar van kwaliteit veranderen, is het wellicht verwonderlijk dat er ook vogels bestaan die niet trekken.

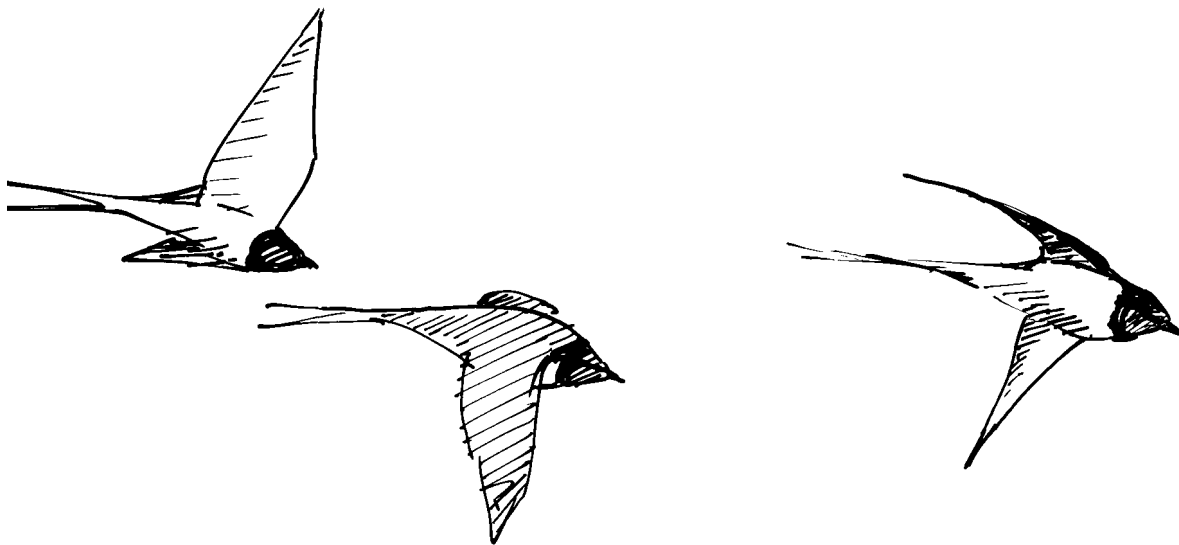
Er zijn vogelsoorten die trekken op een manier waarvan je je afvraagt of het "misschien ook wat minder zou kunnen". Kanoeten bijvoorbeeld, lijken zo'n beetje de hele aardbol nodig te hebben om te kunnen voortbestaan. Het grootste deel van het jaar verblijven ze langs kusten waar zich uitgestrekte en voedselrijke waddengebieden bevinden om zich dan in de noordelijke zomermaanden naar de noordelijkste, de koudste en in ieder geval de verst afgelegen gebieden ter wereld te begeven om er te broeden. Ze vliegen afstanden tussen de 5000 en 15 000 km (enkele reis!) om dat voor elkaar te krijgen. Waarom doen ze dat eigenlijk? Waarom broeden ze niet langs de voedselrijke waddekusten? En, gegeven dat ze die toendra echt nodig hebben, waarom trekken ze zoveel verder zuidelijk dan de dichtstbijgelegen wadgebieden?

Waarschijnlijk heeft het allemaal met *voedseldetectie* te maken. Kanoeten kunnen iets wat de meeste andere steltlopers niet kunnen: het op afstand voelen van ingegraven schelpdieren. Dit is een leuke eigenschap die het mogelijk maakt om ook bij lage dichtheden van schelpdieren toch voldoende voedsel te vinden. Echter, als je evolutionair gezien eenmaal deze "sensorische" weg bent ingeslagen, zijn er ook dingen die je *niet* zo goed kunt, en ben je als soort overgeleverd aan het vinden van minimaal geschikte biotopen. Het kan best zijn dat je daarvoor ver moet vliegen. Door naar z'n naaste verwanten, de Sufbird en de Grote Kanoet, te kijken, valt te beargumenteren dat een schelpdierspecialist als de Kanoet wel op toendra's moet broeden. Dus wat gebeurde er zo'n 3-4 miljoen jaar geleden tijdens het ontstaan van deze soorten en wat zijn daarvan de consequenties vandaag de dag? Verklaart dit alles de grote trek?

### Basal metabolism and energy intake rates in migrating birds

ÅKE LINDSTRÖM & ANDERS KVIST

We investigated the relationship between maximum daily gross energy intake ( $GEI_{max}$ ) and the basal metabolic rates (BMR) in 22 species of migrant passerines during autumn. Captive birds were fed meal worms *ad libitum* and BMR was measured using indirect calorimetry. Both  $GEI_{max}$  and BMR scaled to body mass ( $W$ ) close to  $W^{0.70}$ . More importantly, the respectively, were significantly positively correlated. Thus, a bird with a high  $GEI_{max}$  for its body mass, also had a relatively high BMR. The estimated average ratio  $DME_{max}/BMR$  was 4.6 ( $DME_{max}$  = maximum daily metabolizable energy in-



take). Daily energy expenditure of reproducing passerines has been reported in the literature to be 3.6 times BMR ( $N=8$  species). This indicates that energy intake rates may not normally limit breeding performance in passerines.

The possibility remains that natural selection has operated on maximum energy intake rates and that BMR reflects the maximum capacity of a bird to metabolize energy. These findings have important implications for migrating birds, for which a high rate of energy intake (and hence, high potential for fast fuel deposition) may be crucial. However, the hypothesis that long-distance migrants have evolved an especially high capacity to metabolize energy, and that they also should have a particularly high BMR, was not supported. In a set of BMR-data of 43 passerine species, no clear differences between long- and short-distance migrants were detected.

### **Breedfronttrek over land: vragen bij variatie in ruime en tijd en hoe die te meten**

LUIT S. BUURMA

Vogeltrek vertoont uitgesproken, soortspecifieke seizoensgebondenheid. Onderzoek toont aan dat de trek in hoge mate genetisch is geprogrammeerd en fysiologisch wordt gestuurd. Toch doet de trek zich in het veld in golven aan ons voor. Al in de jaren dertig werd duidelijk dat de breedfronttrek van landvogels sterk wordt beïnvloed door weer en wind. De vraag is daarmee in welke mate de aanleg van de dieren ruimte laat voor aanpassing aan uitwendige omstandigheden, en of deze 'vrijheid' deel uitmaakt van keuzemogelijkheden die op zich weer zijn ingebed in een aangeboren strategie.

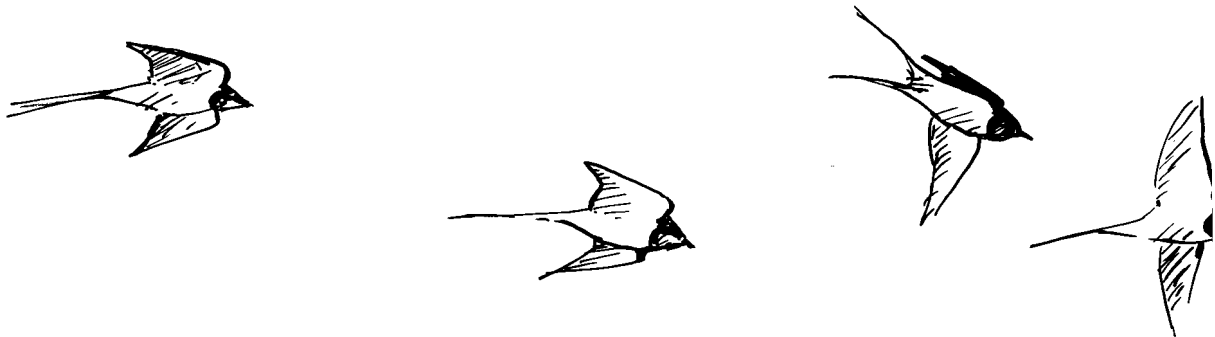
Het na de Tweede Wereldoorlog op Vink en Spreeuw geconcentreerde veldwerk leerde dat tegenwind de trek zowel in vlieghoogte als in omvang drukt, maar wel beter zichtbaar maakt (Gruys-Casimir 1965). Deze vertekening heeft veel wetenschappers ten onrechte doen concluderen dat veldwaarnemingen onbruikbaar zijn. De hausse aan radarornithologische publikaties uit die tijd

is daar mede debet aan. Inmiddels hebben de Nederlandse pogingen tot kwantificering van de radargegevens ook bij deze methode een groot aantal voetangels en klemmen aan het licht gebracht. Een 3-6 jaar uurlijks volgehouden telling van vogelecho's in een 865 km<sup>2</sup> venster tussen Groningen en de NOP geeft voor de vroege ochtend een fraai seizoenspatroon, maar over vele jaren en telposten (LWVT) berekend patroon van zichtbare trek wijkt consistent van deze radardata af.

Veel vogels benutten de dominante (mee)wind in het voorjaar waardoor veldwaarnemers veel missen (maar overigens wel soortspecifieke patronen vaststellen). Omgekeerd mochten, op grond van de voorjaarsaantallen, in het tussen 80 en 1350 meter hoogte metende radarvenster veel meer herfsttrekkers worden verwacht. Kennelijk vliegen de vogels heel vaak lager, vooral later in de herfst.

Verdere bewerking van data van de grote radar en enkele gedetailleerde driedimensionale meetseries door kleine radar en veldwaarnemers bevestigen het belang van lage breedfronttrek. De waarnemingen wijzen op het bestaan van een landschapsgebonden 'onderstroom' als complement van hoge, op de luchtstromingen afgestemde vlucht(fasen). Het duidt er op dat korte- en middellange-afstandstrekkers zowel in vele kleine stappen als in enkele grotere sprongen hun tocht kunnen volbrengen. Versterkt door groepsgedrag ontstaan dan trek-golven. Verder illustreren zowel veld- als radarwaarnemingen dat landschapsovergangen, en in het bijzonder kustlijnen, beslissingen in de keuze van de hoogte en ook richting induceren. Tevens blijkt uit het aantals- en hoogteverloop gedurende de ochtend dat veel 'dagtrekkers' ook 's nachts trekken.

Als binnen een soort de (alternerende) mogelijkheid bestaat tussen stoppen en extra ver vliegen, hoog of laag gaan en links en rechts afwijken van de gemiddelde koers, kan dat de paradox van genotypische determinatie en fenotypische variatie overbruggen. Het roept vragen op over oriëntatievermogens en de mate waarin sprake is van specialisatie en aangeboren flexibiliteit. Om aan te tonen wat de vogels werkelijk kunnen, moeten we terug naar het veld en alle detectie-hulpmiddelen combineren.



## Soortverdeling in ruimte en tijd

HANS VAN GASTEREN

In 1981 werd de *Landelijke Werkgroep Vogeltrek Tellen* (LWVT) opgericht met als doel de opnieuw opkomende trekteleactiviteit te coördineren en de standaardiseren, teneinde een beeld te krijgen van de trek over Nederland. Vanaf 1982 werden eens per twee weken simultaantellingen georganiseerd, die vanaf een half uur voor zonsopkomst tot een half uur na zonsondergang duurden. De totalen per post en per soort zijn gebruikt om Nederland in een aantal regio's in te delen, teneinde inzicht te krijgen in het ruwe ruimtelijke patroon en om telposten te kunnen samenvoegen voor een meer gedetailleerde analyse van de seizoensvariatie. Een clusteranalyse geeft de beste resultaten bij een groepering van de telposten in vier groepen: (1) telposten langs de Noordzeekust, (2) graslandgebieden van Noord- en Zuid-Holland, Friesland en Groningen, (3) droge, bosrijke gebieden van Oost- tot ZW-Nederland en (4) een intermediaire groep die zich kenmerkt door water- en bosrijke gebieden in veelal Midden-Nederland. Vergelijken we de aantallen van de verschillende soorten in de verschillende regio's dan herkennen we vier basispatronen, die wijzen op een duidelijke invloed van het landschap, maar ook op een verschil in herkomst/doelgebied. Een eerste groep wordt gevormd door de kustgebonden soorten. Ten tweede zijn er de lange-afstandtrekkers die vooral uit Scandinavië komen en overwinteren in Spanje of Afrika. Zij vertonen een lichte stuwings langs de Noordzeekust en een steeds talrijker voorkomen naar het (zuid-)oosten. Een derde groep wordt gevormd door de middellange-afstandtrekkers uit vooral Scandinavië en twee Oosteuropese soorten die in Engeland en/of Frankrijk overwinteren. Zij houden een meer WZW-koers aan en stuwden daardoor massaal langs de Noordzeekust. Ook zijn zij talrijker in het midden en oosten van Nederland, maar ontbreken vaak in graslandgebieden. Tot slot is er een groep soorten uit Oost-Europa en/of Siberië die onder gunstige omstandigheden overwintert in het Nederlandse Wadden- en/of IJsselmeergebied en soms nog wat verder trekt. Deze vogels worden vooral in het westen en midden van Nederland in grotere aantallen gezien.

Aan de hand van deze regionale indeling wordt geïl-

lustreerd welke informatie besloten ligt in de vele vroege ochtendtellingen (eerste twee en half uur van de dag vanaf een half uur voor zonsondergang, N=7083). Deze ochtendtellingen zijn redelijk gespreid per regio. Gaten in het materiaal blijken alleen in de winter (6 weken) en zomer (4 weken) te bestaan. Het doortrekpatroon naar regio over het seizoen toont voor alle soorten tezamen slechts twee grote pieken (voor- en najaar). Het bijbehorende soortenspectrum in voor- en najaar toont echter markante verschillen. Illustratief is het verschil in samenstelling van de top-zes. Vermoedelijk is de verklaring hiervoor gelegen in de detectiekans als gevolg van verschil in vlieggedrag.

## Hoe kalendervast is de najaarstrek over Arnhem?

ROB LENSINK

Een groot aantal vogelsoorten verwisselt in het najaar de broedgebieden voor de winterkwartieren. Aangenomen wordt dat de trek bij de lange-afstandtrekkers meer door interne factoren wordt gestuurd dan bij de korte-afstandtrekkers.

De najaarstrek is in de periode 1981-94 bij Arnhem gedocumenteerd door tussen 1 augustus en 30 november vrijwel iedere ochtend gedurende 2,5 uur overtrekkende vogels te tellen. Uit dit materiaal zijn van 33 talrijke soorten jaarlijks doortrekpatronen gestedilleerd. Deze zijn gekarakteriseerd door de 10%-, de 50%- en de 90%-datum te berekenen (respectievelijk inzet, mediaan en afloop van de doortrek).

De najaarstrek (alle soorten samen) bereikt ieder jaar rond half oktober de mediaan. In vergelijking tot het gemiddelde van 1981-94 zijn jaren als vroeg, normaal en laat te karakteriseren. De uitersten lagen tien dagen uit elkaar. In de afzonderlijke jaren blijken de onderzochte vogelsoorten in een vaste volgorde langs te komen. In de vergelijking tussen jaren zijn de overeenkomsten in de inzet het grootst en in de afloop het kleinst. Hieruit valt af te leiden dat de afloop van de trek mogelijk meer door exogene factoren wordt beïnvloed dan de inzet.

Afzonderlijke soorten laten zich kenschetsen als zeer kalendervast (bijv. Gele Kwikstaart, Witte Kwikstaart, Graspieper, Koperwiek, Zanglijster, Koolmees), kalendervast (bijv. Boerenzwaluw, Boompieper, Kramsvogel,

Spreeuw, Sijs, Pimpelmees) en minder kalendervast (bijv. Huiszwaluw, Zwarte Mees, Kruisbek). De kalendervastheid van de inzet van Afrikaagangers verschilt niet van die van de soorten die in Europa blijven. Wel is er verschil wat betreft de afloop van de trek. De kalendervastheid van korte-afstandtrekkers kan worden gecureleerd aan de mate waarin de broedgebieden ten noordoosten van Nederland in het najaar volledig worden ontruimd. De kalendervastheid is negatief gecorreleerd met de lengte van de doortrekperiode. Deze is op haar beurt weer negatief gecorreleerd met de grootte van de te ontruimen broedgebieden en de mate waarin deze gebieden (ten noordoosten van ons land) worden ontruimd. Soorten die grote broedgebieden vrijwel volledig ontruimen, trekken in het najaar derhalve in een korte periode op een min of meer vast moment over Arnhem. Daarnaast bestaat er een negatief verband tussen de kalendervastheid en de jaarlijkse verschillen in aantallen doortrekkers. Bij veel korte-afstandtrekkers lijken vooral endogene factoren de inzet van de trek te sturen, bij invasiesoorten ook exogene. Tijdens de trek heeft de timing van de trek ook bij veel korte-afstandtrekkers een belangrijke genetische basis (cf. Berthold 1991, in Gwinner, Bird Migration, Springer Verlag).

## Op zoek naar de Boerenzwaluw

BENNIE VAN DEN BRINK

Gedurende de laatste decennia is er in bijna alle Europese broedgebieden van de Boerenzwaluw een geleidelijke doch gestage achteruitgang geconstateerd. Om meer inzicht te krijgen in de eventuele oorzaken is in 1992 in Nederland, in samenwerking met de Nederlandse Ringcentrale, een onderzoek opgestart. In een achttal regio's, verdeeld over heel Nederland en geselecteerd op grondsoort en bodemgebruik, zullen tot 1998 jaarlijks van ten minste 50 nesten zoveel mogelijk nestjongen en oudervogels worden geteld. Hierdoor hoopt men meer gegevens te verkrijgen over jongenproductie, dispersie, overleving en toe- of afname in de verschillende regio's.

Parallel hiermee was van 1992 t/m 1995 een onderzoek opgezet in Botswana. Het doel van dit Botswana Swallow Project was onder andere om gegevens te verzamelen over rui, conditie, plaatstrouw en herkomst van in Botswana overwinterende Boerenzwaluwen. Op gemeenschappelijke slaapplekken van deze soort werden grote aantallen zwaluwen gevangen en geteld. Het bleek dat neerslag en hoeveelheid voedsel van groot belang zijn voor de overleving van de Boerenzwaluw in deze gebieden.

## Genetic basis and recent evolution of migratory orientation in Palearctic warblers

ANDREAS J. HELBIG

Recent experiments relating to our understanding of the genetic basis of migratory directions in birds were reviewed. Migratory directions have been shown in several species to be genetically programmed. In hand-raised Blackcaps, this program persists at least through the second year of life, even when birds are prevented from gaining migratory experience. Facultative winter move-

ments are also directed by endogenous directional preferences. A cross-breeding experiment with Blackcaps from two different populations showed that migratory directions are inherited phenotypically intermediately (Helbig 1991). Increased variance in the orientation of  $F_2$ -individuals indicates that relatively few genes may be involved in regulating migratory directions. The evolution of a new migration route of Central European Blackcaps to winter quarters in Britain and Ireland has been well-documented. Breeding experiments showed that this novel behaviour also has a genetic basis (Berthold *et al.* 1992) and follows the same intermediate mode of inheritance (Helbig *et al.* 1994). It was shown that this phenomenon is an example of micro-evolution which cannot be explained either by 'reverse migration' or proximate non-genetic factors. The population-genetic mechanisms leading to its rapid spread are largely unknown, but seem to involve different arrival times on the breeding grounds of birds that wintered in Britain versus those returning from the Mediterranean region.

Continued ringing efforts will be necessary to monitor whether this behaviour continues to spread and whether British breeding Blackcaps will evolve partial residence. On the molecular level (mitochondrial DNA), Blackcap populations with different genetically programmed migratory adaptations are not strongly differentiated. The sedentary island population of Madeira is either relatively young or regularly receives gene flow from the European mainland. This is in accordance with evidence that evolutionary changes in migratory behaviour are often rapid and may involve selection on only a few genes. Theories involving distribution changes after Pleistocene glaciations are not sufficient to explain currently observed migration patterns.

## Literatuur

- BERTHOLD P., HELBIG A. J., MOHR G. & QUERNER U. 1992. Nature 360: 668-670.  
 HELBIG A. J. 1991. Behav. Ecol. Sociobiol. 28: 9-12.  
 HELBIG A. J., BERTHOLD P., MOHR G. & QUERNER U. 1994. Naturwiss. 81: 184-186.

A. J. van Noordwijk, Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek, CTO, Heteren

T. Piersma, Nederlands Instituut voor Onderzoek der zee (NIOZ), Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel

A. Lindström & A. Kvist, Department of Animal Ecology, Lund University, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden

L.S. Buurma, Lisservweg 493, 2165 AS Lisservbroek

H. van Gasteren, Veerstraat 39, 2802 KG Gouda

R. Lensink, Hogestraat 17, 6651 BG Druten

B. van den Brink, Zomerdijk 86, 8079 TL Noordeinde

A.J. Helbig, University of Greifswald, Vogelwarte Hiddensee, D-18565 Kloster, Germany