



## Hoe vergaat het onze langeafstand-trekkers die in Afrika overwinteren?

Hoe Boompiepers in hun overwinteringsgebieden komen en waar ze precies overwinteren is grotendeels onbekend, deze vogel overwinterde in het Comoé nationaal park in Ivoorkust, 13 april 2018 (foto: Wender Bil). *It is largely unknown how Tree Pipits reach their wintering grounds and where they winter, this individual wintered in Ivory Coast.*

**Ongeveer 40% van de in Nederland broedende algemene zangvogels overwintert in Afrika. Er is veel variatie in de mate waarin soorten tijdens hun trek gebruik maken van de Sahel. Waar de ene soort de Sahel snel oversteekt op weg naar een zuidelijker gelegen overwinteringsgebied (Bonte Vliegenvanger), maakt de ander er een lange tussenstop (Grauwe Klauwier) of verblijft er zelfs de gehele winter (Gekraagde Roodstaart). In deze bijdrage geven we een overzicht van hoe het onze Afrikaanse langeafstandtrekkers vergaat, en leggen we specifiek een link met het gebruik van de Sahel. Bovenal zetten we op een rij wat we niet weten over onze Afrikagangers, want deze informatie is evenzo belangrijk om tot een jaarronde bescherming van deze trekvogels te komen.**

**Christiaan Both & Raymond Klaassen**

Trekvogels die in Afrika overwinteren zijn de afgelopen decennia meer af- dan toegenomen. In een overzicht van de trends van 38 algemene trekvogels die sinds 1980 in Europa zijn gemonitord, namen 27 soorten af, en de gemiddelde afname tussen 1980-2009 was voor alle soorten samen maar liefst 23% (Vickery *et al.* 2014). De afname is duidelijk sterker bij langeafstandtrekkers dan bij kortefstandtrekkers, waarbij de mate en periode van afname afhankelijk zijn van waar soorten overwinteren. Soorten die overwinteren in de Sahel namen sterk af in de periode 1980-1994, waarna een geleidelijk herstel volgde (Sanderson *et al.* 2006, Vickery *et al.* 2014). Overigens is er goed bewijs dat de grootste afnames bij een aantal van deze soorten al vanaf begin jaren zeventig of nog eerder plaatsvonden, voordat de meeste systematische monitoringsprogramma's begonnen (Zwarts *et al.* 2009). Daarentegen namen soorten die overwinteren in de zuidelijker gelegen, meer beboste delen van Afrika in eerste instantie minder sterk af, maar laten zij een doorgaand dalende trend zien (Vickery *et al.* 2014). Deze kennis is vooral gebaseerd op tellingen in de broedgebieden van West- en Noord-Europa.

Dit artikel beschrijft wat we weten over de in Nederland broedende zangvogels die in Afrika overwinteren, maar bovenal wat we nog niet weten. Neem bijvoorbeeld iets 'eenvoudigs' als de precieze ligging van de overwinteringsgebieden van de Nederlandse broedvogels in Afrika. In ruim 100 jaar vogels ringen zijn er ongeveer 10 miljoen naar Afrika trekende zangvogels in Nederland geringd, maar van 27 meer algemene soorten die we hebben bekeken, zijn er alleen voor de Boerenwaluw en Kleine Karekiet redelijke aantallen terugmeldingen uit het potentiële overwinteringsgebied (tabel 1). Van tien soorten is het aantal terugmeldingen uit het overwinteringsgebied niet meer dan vijf, terwijl van 15 soorten terugmeldingen compleet ontbreken ([www.vogeltrekatlas.nl](http://www.vogeltrekatlas.nl)). Hierbij moet wel worden bedacht dat terugmeldingen een vertekend beeld kunnen geven van waar vogels overwinteren, omdat geringde vogels op bepaalde plekken vaker worden teruggemeld dan op andere plekken (b.v. omdat er meer mensen wonen, meer gejaagd wordt, of vaker vogels (voor onderzoek) gevangen worden). Op basis van vogels ringen is onze kennis over de ligging van de overwinteringsgebieden van Nederlandse broedvogels duidelijk beperkt. Gelukkig heeft systematisch veldonderzoek in de Sahel nieuwe inzichten geleverd over de verspreiding van trekvogels (Zwarts *et al.* 2014, 2015), en stellen nieuwe technieken zoals dataloggers (b.v. *geolocators*) ons in staat te onderzoeken waar in Afrika onze zangvogels overwinteren.

Langeafstandtrekkers overwinteren in verschillende habitats, variërend van wetlands in de Binnendelta van de Niger, de droge savanne die de Binnendelta omringt en, ten zuiden van de Sahel, in een bosrijke savanne die overgaat in meer gesloten bos (Wymenga *et al.* dit nummer). Veel soorten zijn in vrij sterke mate gebonden aan een bepaald habitatype, en de omstandigheden in zo'n habitat hebben waarschijnlijk een belangrijke invloed op de aantalsontwikkeling zoals we die in Nederland meten. Dit is in het verleden zeer goed beschreven, met als bekend voorbeeld, het effect dat de grote droogte in de Sahel in de jaren zeventig en tachtig had op soorten als Gekraagde Roodstaart, Rietzanger, Grasmus, Oeverwaluw en Purperreiger *Ardea purpurea* (Zwarts *et al.* 2009). Sindsdien is het beeld deels blijven bestaan dat het vooral de soorten van de droge Sahel en de Binnendelta van de Niger zijn die sterk onder druk staan, en dat dit voor de trekvogelgemeenschap ook de gebieden zijn waar de grootste bedreigingen bestaan (Zwarts *et al.* 2015). Maar klopt dit beeld nog wel?

In dit artikel geven we een overzicht van wat we globaal weten over de in Nederland broedende langeafstandtrekkende zangvogels. Wat zijn hun trekroutes en waar brengen ze precies de winter door in Afrika? In hoeverre maken ze gebruik van de Sahel? Wat zijn de populatieontwikkelingen van soorten die in verschillende habitats overwinteren? En wat zouden mogelijke oorzaken kunnen zijn van de verschillende populatietrends?

## METHODEN

### Selectie van soorten

We beschouwen 27 soorten zangvogels die in Nederland broeden en ten zuiden van de Sahara (in de Sahel of zuidelijker) overwinteren. De Koekoek is de enige niet-zangvogel die we hebben toegevoegd, omdat deze qua ecologie en trekgedrag als een grote zangvogel kan worden gezien. De Zwartkop *Sylvia atricapilla* viel af, omdat deze niet exclusief in Afrika overwintert. We hebben alleen soorten meegenomen waarvan voldoende data binnen het Broedvogelmonitoring Project (BMP) van Sovon verzameld was, en er dus jaarlijkse schattingen beschikbaar waren.

### Trekroutes en gebruik van de Sahel

Voor iedere soort hebben we bepaald welke trekroute ze nemen, waarbij we onderscheid hebben gemaakt tussen een westelijke route via het Iberisch Schiereiland, een centrale route via Italië, en een oostelijke route via Griekenland/Israël. Een soort kan natuurlijk ook meerdere routes gebruiken. Daarnaast hebben we het overwinteringsgebied bepaald.

Trekroutes en overwinteringsgebieden zijn bepaald op basis van terugmeldingen van in Nederland geringde broedvogels ([www.vogeltrekatlas.nl](http://www.vogeltrekatlas.nl)) en resultaten van gepubliceerde en ongepubliceerde *tracking* studies. Slechts een beperkt aantal van deze studies betrof in Nederland met zenders of loggers uitgeruste vogels, daarom zijn ook studies uit omliggende landen meegenomen.

Daarnaast hebben we de *tracking* data gebruikt om te kwantificeren in hoeverre een soort de Sahel gebruikt. Hierbij werd er onderscheid gemaakt tussen soorten die de Sahel niet gebruiken, soorten die de Sahel voor een tussenstop (najaar, voorjaar of beide) gebruiken, en soorten die in de Sahel overwinteren.

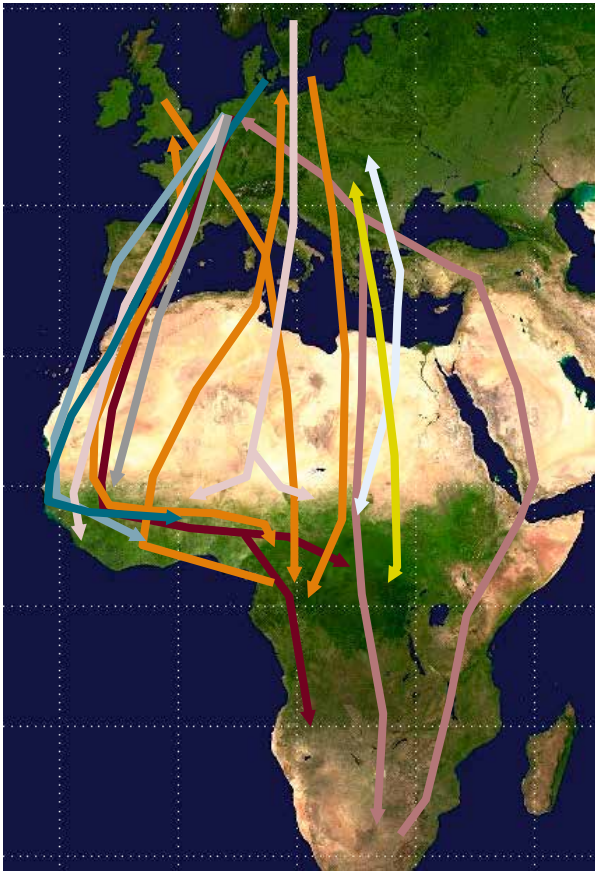
### Trends in aantallen

We hebben gebruik gemaakt van trends in aantallen die in het BMP zijn verzameld (Netwerk Ecologische Monitoring, Sovon & CBS, [www.sovon.nl/nl/content/broedvogeltrends](http://www.sovon.nl/nl/content/broedvogeltrends)). In dit project wordt er jaarlijks een index berekend op basis van 1500-2000 door vrijwilligers getelde plots, waar met territoriumkartering het aantal broedparen wordt geschat. Aantallen worden vervolgens bewerkt met het programma TRIM (Pannekoek & van Strien 2005) dat statistisch probeert te corrigeren voor veranderingen in plot-samenstelling tussen jaren. Voor de 27 soorten hebben we met behulp van deze jaarlijkse populatie-index zelf de gemiddelde populatietrend berekend (percentage verandering per jaar). Van alle soorten hebben we de broedvogelpopulatieschatting van rond het jaar 2000 genomen zoals gepubliceerd in de (vorige) Sovon-broedvogelatlas (gemiddelde van laagste en hoogste schatting; Sovon Vogelonderzoek Nederland

Tabel 1. Overzicht van trekroutes en overwinteringsgebieden van Nederlandse broedpopulaties van in Afrika overwinterende trekvogels op basis van ringterugmeldingen en trackingstudies. *Overview of main migration routes and wintering areas for Dutch breeding birds wintering in Africa, based on ring recoveries and tracking studies.*

soort <i>species</i>	# geringd # ringed	terugmeldingen migratie <i>recoveries from migration</i>	terugmeldingen overwinterings- gebied <i>recoveries winte- ring area</i>	logger- en zenderonder- zoek <i>tracking studies</i>	conclusie <i>conclusion</i>
Koekoek <i>Cuculus canorus</i>	2368	Iberië (2), Italië (4)	Togo (1)	Britse vogels trekken via westelijke of centrale route, overwinteren alle in C-Afrika, Hewson <i>et al.</i> 2016. Zweedse vogels volgen centrale route, via W-Afrika in voorjaar, Willemoes <i>et al.</i> 2014.	zeer waarschijnlijk westelijke en centrale trekroute, overwinteren waarschijnlijk C-Afrika
Wielewaal <i>Oriolus oriolus</i>	498	Italië (4)	Kongo (1)	geen	zeer waarschijnlijk centrale trekroute, overwinteren waarschijnlijk C-Afrika
Grauwe Klauwier <i>Lanius collurio</i>	8054	O-Europa (4), O Middelandse Zeegebied (1)	geen	Nederlandse vogels volgen een oostelijke trekroute en overwinteren in Z-Afrika, Marijn Nijssen, Stichting Bargerveen	oostelijke trekroute, overwinteren in Z-Afrika
Oeverzwaluw <i>Riparia riparia</i>	160 311	Iberië en N-Afrika (>10), Italië (<10-alleen voorjaar)	Senegal (~10), Mali (1)	C-Europese vogels overwinteren in C-Sahel, Szép <i>et al.</i> 2017	Nederlandse vogels volgen westelijke route en overwinteren in W-Afrika, C-Europese vogels centrale route en overwinteren C-Afrika
Boerenzwaluw <i>Hirundo rustica</i>	710 193	Iberië (>50), Italië (voorjaar)	W-(14), C-(50) en Z-(7) Afrika	Nederlandse vogels kennen groot overwinteringsgebied van W-, C- tot Z-Afrika (Raymond Klaassen, Vogelbescherming Nederland, Vogeltrekstation)	westelijke trekroute, uitgestrekt overwinteringsgebied W-C-Z-Afrika
Huiszwaluw <i>Delichon urbica</i>	35 487	C Middelandse Zeegebied (5)	geen	C-Europese vogels overwinteren in C-Afrika, Szép <i>et al.</i> 2017	mogelijk centrale trekroute, overwinteringsgebied onbekend
Fluiter <i>Phylloscopus sibilatrix</i>	1462	Iberië (1)	geen	geen	onbekend
Fitis <i>Phylloscopus trochilus</i>	278 314	Iberië (~50)	Ghana (2), Burkina Faso (1)	Deense vogels (15) overwinteren W- tot C-Afrika, Lerche-Jørgensen <i>et al.</i> 2017	westelijke trekroute, overwinteren waarschijnlijk in W-Afrika, mogelijk ook verder oostelijk
Tuinfluiter <i>Sylvia borin</i>	124 419	Iberië (>50)	Ivoorkust (1), Ghana (2), Kongo (1)	geen	westelijke trekroute, hebben mogelijk zeer uitgebreid overwinteringsgebied van Ivoorkust tot Congo
Braamsluiper <i>Sylvia curruca</i>	28 709	O Middelandse Zeegebied (<10), Iberië (1)	geen	geen	oostelijke trekroute, overwinteringsgebied onbekend
Grasmus <i>Sylvia communis</i>	64 829	Iberië (~10), Italië (2-alleen voorjaar)	Senegal (1)	geen	westelijke trekroute, overwinteren waarschijnlijk in W-Afrika
Sprinkhaanzanger <i>Locustella naevia</i>	24 747	Iberië (1)	geen	geen	mogelijk westelijke route maar grotendeels onbekend
Snor <i>Locustella luscinioides</i>	7509	Iberië (2), Italië (2)	geen	geen	mogelijk westelijke route maar grotendeels onbekend
Spotvogel <i>Hippolais icterina</i>	19 104	Italië (6)	geen	geen	centrale trekroute, overwinteringsgebied onbekend

soort species	# geringd # ringed	terugmeldingen migratie recoveries from migration	terugmeldingen overwinterings- gebied recoveries winte- ring area	logger- en zenderonder- zoek tracking studies	conclusie conclusion
Grote Karekiet <i>Acrocephalus arundinaceus</i>	6034	Iberië (~15), Italië (1)	geen	Zweedse vogels volgen een centrale route en waaiëren uit over Sahel, Lemke <i>et al.</i> 2013. Nederlandse vogels overwinteren van Guinee tot Liberia, Jan van der Winden	westelijke trekroute, waarschijnlijk uitgebreid overwinteringsgebied
Bosrietzanger <i>Acrocephalus palustris</i>	53 171	Iberië (4), Balkan (2), Egypte (1)	Kenya (1)	geen	waarschijnlijk oostelijke trekroute, overwinteringsgebied onduidelijk
Kleine Karekiet <i>Acrocephalus scirpaceus</i>	639 187	Iberië en N-Afrika (>100)	Senegal, Mali, Guinee en Ghana (~15)	Duitse vogels (6) overwinteren in W-Afrika, routes nog onduidelijk, Procházka <i>et al.</i> 2018	westelijke trekroute, overwinteren in W-Afrika
Rietzanger <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	115 350	Iberië (>50), Italië (~30)	Senegal (3), Mauritanië (1), Mali (1)	Spaanse broedvogels overwinteren ten zuiden van Sahel in W-Afrika.	westelijke en deels centrale (?) trekroute, overwinteren waarschijnlijk in W-Afrika
Grauwe Vliegenvanger <i>Muscicapa striata</i>	19 460	Iberië en N-Afrika (~15)	Mauritanië (1 – maar mogelijk doortrek)	geen	westelijke trekroute, overwinteringsgebied onbekend
Nachttegaal <i>Luscinia megarhynchos</i>	22 988	Iberië en N-Afrika (<10)	geen	Duitse vogels overwinteren in W-Afrika, routes nog onduidelijk, Hahn <i>et al.</i> 2013	westelijke trekroute, overwinteren waarschijnlijk in W-Afrika
Blauwborst <i>Luscinia svecica</i>	23 211	Iberië (>50)	Senegal (1), Spanje (?)	geen	westelijke trekroute, overwinteren waarschijnlijk in W-Afrika en in Spanje (aandeel Afrika-Spanje onbekend)
Bonte Vliegenvanger <i>Ficedula hypoleuca</i>	375 389	Iberië en N-Afrika (>50), Italië (<10)	geen	Nederlandse vogels volgen in najaar westelijke route en overwinteren ter hoogte van Ivoorkust, Ouwehand <i>et al.</i> 2016, Ouwehand & Both 2017.	westelijke trekroute, overwinteren in Ivoorkust
Gekraagde Roodstaart <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	61 363	Iberië en N-Afrika (~50)	geen	Deense vogels (7) overwinteren in Senegal, en vooral Mali en Burkina Faso (Kristensen <i>et al.</i> 2013). Nederlandse vogels (2) vergelijkbaar (Ernst Oosterveld, A&W)	westelijke trekroute, overwinteren in W-Afrika, oostelijker dan eerder gedacht
Paapje <i>Saxicola rubetra</i>	8629	Iberië (<10)	geen	in Niger getagde vogels broeden in W-Rusland, routes nog onduidelijk, Blackburn <i>et al.</i> 2017	zeer waarschijnlijk westelijke route, maar grotendeels onbekend
Tapuit <i>Oenanthe oenanthe</i>	12 223	Iberië en N-Afrika (~10)	geen	Nederlandse (2; van Oosten <i>et al.</i> 2014) en Duitse (5; Schmaljohann <i>et al.</i> 2012) vogels overwinteren in W-Afrika	westelijke trekroute, overwinteren in W-Afrika
Gele Kwikstaart <i>Motacilla flava</i>	16 791	Iberië en N-Afrika (~10)	geen	geen	westelijke trekroute, overwinteringsgebied onbekend
Boompieper <i>Anthus trivialis</i>	13 558	Iberië (<10)	geen	geen	zeer waarschijnlijk westelijke route, maar grotendeels onbekend



- |   |                                     |
|---|-------------------------------------|
| ■ Boerenzwaluw - Barn Swallow                   | ■ Oeverzwaluw - Sand Martin (HU)    |
| ■ Grauwe Klauwier - Red-backed Shrike           | ■ Koekoek - Common Cuckoo (UK, SWE) |
| ■ Grote Karekiet - Great Reed Warbler (SWE, NL) | ■ Tapuit - Northern Wheatear        |
| ■ Fitis - Willow Warbler (DK)                   | ■ Huiszwaluw - House Martin (HU)    |
| ■ Bonte Vliegenvanger - Pied Flycatcher         |                                     |

Figuur 1. Schematische weergave van de najaarstrekkroute en overwinteringsgebieden in Afrika van een aantal in Nederland broedende soorten zangvogels die met dataloggers (*geolocators*) of satellietzenders (Koekoek) werden uitgerust. *Schematic overview of migration routes and wintering destinations of migrants tracked by geolocators or satellite transmitters (Cuckoo).*

2002), en op basis hiervan én de populatie-trends, hebben we uitgerekend hoeveel broedparen we tussen 1990-2016 zijn kwijtgeraakt of erbij hebben gekregen in Nederland. We realiseren ons dat dit een redelijk ruwe benadering is, maar we willen hiermee vooral een beeld geven van verschillen in trends tussen soorten in de verschillende winterhabitats. We rekenen in aantallen broedparen (of eigenlijk territoriale mannen, zoals in de broedvogelmonitoring gebruikelijk is), en dus niet in aantallen individuen per soort.

Om het belang van de Sahel voor soorten die in verschillende mate van de Sahel gebruik maken te kwantificeren,

hebben we voor alle soorten met behulp van een lineaire regressie de correlatie tussen populatiefluctuaties (gemeten als de jaarlijkse relatieve populatie-groeisnelheid:  $\text{index jaar } t+1 / \text{index jaar } t$ ) en de jaarlijkse regenval in de natte tijd in de westelijke Sahel berekend. Als de groeisnelheid kleiner is dan 1 dan nemen populaties af, als die groter is dan 1 nemen ze toe. We hebben gebruik gemaakt van regenval-data uit het natte seizoen (juni-oktober) zoals die jaarlijks worden gemeten op 14 weerstations tussen 8-20°N, en 20°W en 10°O en samengesteld in een jaarlijkse regenval-anomalie door het *Joint Institute for the Study of Atmosphere and Ocean* (JISAO) van de Universiteit van Washington (data: <http://research.jisao.washington.edu/data/sahel/>; uitleg van stations en methoden: <http://research.jisao.washington.edu/data/sahel/022208/>). Hoewel regenval-indices van meer weerstations beschikbaar waren (Zwarts *et al.* 2009, update Leo Zwarts tot 2014), kiezen we hier voor de JISAO-index omdat die de hele periode van de BMP beslaat. De correlatie tussen de index van Zwarts en de JISAO-index is hoog (periode 1990-2014,  $r=0.91$ ,  $N=25$ ,  $P<0.001$ ), en daarom denken we dat de JISAO-index desalniettemin een relatief goed beeld geeft over de regenval in de westelijke Sahel.

De hellingshoek van de lineaire regressie geeft de sterkte van het effect van de variatie van de Sahel regenval op de jaarlijkse populatiegroei. We verwachten dat voor soorten waarvoor de Sahel belangrijker is, b.v. omdat ze er meer tijd doorbrengen, het effect van regenval sterker is (dus een meer positieve hellingshoek).

## RESULTATEN EN DISCUSSIE

### Trekroutes en overwinteringsgebieden

Ondanks het schaarse aantal aan ringterugmeldingen uit Afrika, geven deze meldingen in de meeste gevallen wel een indruk welke trekroute er binnen Europa gevolgd wordt (tabel 1). Het gros van de soorten (18 van de 27) lijkt een westelijke trekroute via het Iberisch schiereiland te volgen. Koekoek en mogelijk Rietzanger gebruiken zowel de westelijke als de centrale route. Wielewaal, Fluitier, Spotvogel en Huiszwaluw reizen via de centrale route, terwijl Bosrietzanger, Braamsluiper en Grauwe Klauwier de oostelijke route nemen.

Waar deze soorten vervolgens in Afrika overwinteren is voor veel soorten op basis van ringmateriaal moeilijk te bepalen. Een relatief groot aantal terugmeldingen van Boerenzwaluwen laat zien dat deze over een groot gebied van westelijk tot zuidelijk Afrika uitwaaieren. Voor Kleine Karekiet zijn er ook nog wel redelijk wat terugmeldingen uit Afrika, maar hier lijkt een sterke *bias* naar het noordelijke deel van het overwinteringsgebied te bestaan omdat terugmeldingen uit mangrovegebieden, waar grote aantallen Kleine Karekieten overwinteren (Zwarts *et al.* 2015), ontbreken. Op basis van literatuur is aannemelijk dat veel van

de soorten die een westelijke trekroute nemen ook in West-Afrika overwinteren, simpelweg omdat deze in de winter niet zuidelijker of oostelijker voorkomen (Bonte Vliegenvanger, Gekraagde Roodstaart, Sprinkhaanzanger, Boompieper). Waar ze dan precies in West-Afrika overwinteren is op basis van ringterugmeldingen niet te bepalen door het ontbreken van (voldoende) terugmeldingen. Van Nederlandse Fluiters is op basis van de stabiele isotopenratio's in hun veren aannemelijk gemaakt dat ze in de regenwouden van het Kongo-bassin zouden overwinteren (Hobson *et al.* 2014), hoewel direct bewijs ook hier ontbreekt. Waar onze Grauwe Vliegenvangers en Huiszwaluwen naar toe gaan, is geheel onbekend. Zij hebben volgens de literatuur grote overwinteringsgebieden die zich uitstrekken van West- tot Zuid-Afrika, maar terugmeldingen ontbreken.

Trekroutes en overwinteringsgebieden zijn voor een aantal soorten in detail vastgelegd door gebruik te maken van dataloggers (*geolocators*) en satellietzenders (figuur 1, tabel 1). Het overzicht omvat ook een aantal *tracks* van soorten die in Nederland broeden, maar in naburige landen zijn bestudeerd. Het voordeel van het gebruik van dataloggers kan het beste geïllustreerd worden aan de hand van de Bonte Vliegenvanger, waarvoor meerdere *tracks* uit meerdere jaren zijn verkregen (Ouwehand *et al.* 2016, Ouwehand & Both 2017, Tomotani *et al.* 2018). Ringterugmeldingen uit het overwinteringsgebied van Nederlandse broedvogels ontbreken. Ringterugmeldingen uit Spanje en Noord-Afrika suggereren een westelijke trekroute en daarmee ook dat ze in West-Afrika zouden overwinteren. Bonte Vliegenvangers uitgerust met dataloggers afkomstig vanuit het Dwingelderveld Dr en de Hoge Veluwe Gld bleken in de winter geconcentreerd te zijn in de westelijke Ivoorkust en aangrenzend Liberia/Guinee, tussen ca. 5-10° westerlengte. Ze beslaan daarmee maar een klein deel van het bekende overwinteringsgebied voor deze soort, wat een stuk oostelijker ligt dan eerder gedacht. Bonte Vliegenvangers bereiken dit gebied door via het Iberisch Schiereiland en de westkust van Afrika over de Sahara en de Sahel te vliegen, waarna ze naar het oosten afbuigen. Ieder individu lijkt maar één overwinteringsplek te hebben, waar het iedere winter naartoe terugkeert (Both *et al.* dit nummer). Tijdens de voorjaarstrek volgen Bonte Vliegenvangers een oostelijker route, door vrijwel pal naar het noorden te trekken, waarbij de Sahara in een lange, ononderbroken vlucht van 40-60 uur wordt overgestoken (Ouwehand & Both 2016). Deze meer oostelijke route komt overeen met meerdere ringterugmeldingen van de Spaanse oostkust en uit Italië in het voorjaar. De *tracking*data geven ook informatie over de *timing* van de trek. De voorjaarstrek duurt gemiddeld slechts 14 dagen, terwijl Bonte Vliegenvangers in het najaar gemiddeld 34 dagen nodig hebben om vanaf Drenthe naar hun Afrikaanse overwinteringsgebieden te vliegen (Ouwehand & Both 2017).

*Tracking*data geven ook nieuwe inzichten in waar soorten tussenstops (*stop-overs*) maken. Voordat Koekoeken en

Grauwe Klauwieren met zenders en loggers vanuit Zweden en Engeland gevolgd werden (Tøttrup *et al.* 2011, Willemoes *et al.* 2014, Hewson *et al.* 2016, Thorup *et al.* 2017) hadden we slechts een heel globaal idee over hun trekroutes, laat staan welke plekken langs de route essentieel voor ze zijn om bij te tanken. Interessant genoeg blijken Koekoeken en Grauwe Klauwieren een vergelijkbare strategie te hebben, waarbij ze eerst in Zuid-Europa stoppen voordat ze de Sahara oversteken, om daarna een lange *stop-over* in de Sahel te maken. De vogels arriveren hier vroeg in het najaar, relatief kort na de zomerregens, wanneer alles in de Sahel groeit en bloeit, wat waarschijnlijk optimaal is voor een insecteneter. Zowel Koekoek als Grauwe Klauwier blijven niet in de Sahel overwinteren maar reizen door naar hun uiteindelijke overwinteringsgebieden in Centraal- respectievelijk zuidelijk Afrika. Het lijkt een strategie te zijn waarbij trekvogels ook binnen Afrika gebruik maken van seizoensveranderingen in habitatkwaliteit, en profiteren van verschillen in regenval tussen plekken die soms duizenden kilometers van elkaar liggen (Thorup *et al.* 2017). Een klein aantal vanuit Nederland met dataloggers uitgeruste Grauwe Klauwieren bleken zeer vergelijkbare trekroutes als hun Zweedse soortgenoten te hebben, hoewel ze opvallend genoeg uiteindelijk een stuk oostelijker in de Kalahari woestijn overwinterden (Marijn Nijssen, Stichting Bargerveen).

Daarnaast hebben de *tracking*studies laten zien dat veel soorten meerdere overwinteringsgebieden hebben. Zo volgden met dataloggers uitgeruste Grote Karekieten vanaf de Zweedse broedgebieden de centrale trekroute via Italië en de westelijke Balkan, waarbij ze de Sahara in een breed front overstaken. Hun eerste overwinteringsgebied lag in de wetlands in de Sahel, waar ze gemiddeld 100 dagen verbleven alvorens naar een tweede, 678 km zuidelijker gelegen overwinteringsplek te trekken waar ze hetzelfde aantal dagen verbleven (Lemke *et al.* 2013). Grote Karekieten blijken erg trouw te zijn aan deze twee overwinteringsplekken (Hasselquist *et al.* 2017), maar de *timing* van trek naar het tweede overwinteringsgebied kan verschillen tussen jaren en individuen. Mogelijk hangt dit samen met het voedselaanbod; als dit lokaal verslechtert tijdens de droge periode, bewegen individuen eerder naar het zuiden dan wanneer er weinig regen is gevallen (zoals b.v. Grauwe Kiekendieven doen, zie Schlaich *et al.* 2019). Een dergelijke overwinteringsstrategie met meerdere overwinteringsplekken komt onder Afrikagangers veel voor. Fitissen hebben meerdere overwinteringsgebieden (Moreau 1972, Lerche-Jørgensen *et al.* 2017), en ook 61% van de Nachtegalen verblijft gedurende de winter op minstens twee plekken, die gemiddeld 600 km uit elkaar liggen (Hahn *et al.* 2014). Opvallend genoeg lijken Nederlandse Grote Karekieten in de winter juist maar één gebied te gebruiken, dat bovendien een stuk westelijker en zuidelijker ligt dan de twee overwinteringsgebieden van hun Zweedse soortgenoten (Jan van der Winden).

Tabel 2. Overzicht van naar Afrika trekkende zangvogels, hun winterhabitat (naar Zwarts *et al.* 2009), gemiddelde jaarlijkse populatietrend (BMP 1990-2016), cumulatieve groei in de periode 1990-2016, schatting aantal broedparen in Nederland (1998-2000, Sovon 2018), geschatte verandering in aantal broedparen (op basis van BMP en aantal tussen 1998-2000) en effect van Sahel-regenval op jaarlijkse variatie in populatiegroei (hellingshoek lineaire regressie). Significante waarden zijn vetgedrukt. *Wintering habitat, breeding population trend, cumulative growth, population size, absolute change in number of breeding pairs, and effect of Sahel rainfall index (slope, bold if significant) for Dutch trans-Sahara migrants.*

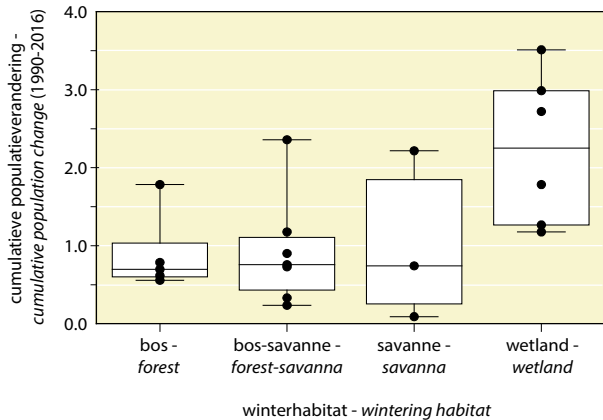
soort <i>species</i>	winterhabitat <i>wintering habitat</i>	trend <i>trend</i>	cumulatieve groei <i>cumulative growth</i>	broedparen schatting NL <i>estimate Dutch population size</i>	verandering in broedparen <i>change in number of breeding pairs</i>	Sahel-regenval <i>Sahel rainfall index</i>
Koekoek	bos	<b>-0.004</b>	0.78	7000	-1595	0.016
Wielewaal	bos	<b>-0.008</b>	0.62	8500	-3795	-0.018
Grauwe Klauwier	bos-savanne	<b>0.021</b>	3.58	180	271	0.009
Oeverzwaluw	wetland	<b>0.009</b>	1.78	23 000	13 832	<b>0.101</b>
Boerenzwaluw	bos-savanne	-0.002	0.91	150 000	-13 336	0.010
Huiszwaluw	???	<b>0.006</b>	1.45	110 000	41 406	0.008
Fluiter	bos	<b>-0.009</b>	0.56	2750	-1469	0.037
Fitis	bos-savanne	<b>-0.005</b>	0.73	500 000	-147 950	<b>0.034</b>
Tuinfluiter	bos-savanne	<b>-0.005</b>	0.76	135 000	-35 363	-0.004
Braamsluiper	savanne	<b>-0.004</b>	0.77	17 000	-4260	0.015
Grasmus	savanne	<b>0.013</b>	2.22	140 000	120 089	<b>0.030</b>
Sprinkhaanzanger	wetland	<b>0.020</b>	3.51	5000	7383	<b>0.079</b>
Snor	wetland	<b>0.004</b>	1.27	3500	819	<b>0.073</b>
Spotvogel	savanne	<b>-0.006</b>	0.70	22 000	-7253	<b>0.038</b>
Grote Karekiet	bos-savanne	<b>-0.023</b>	0.23	275	-354	0.015
Bosrietzanger	wetland	0.001	1.05	90 000	4335	0.017
Kleine Karekiet	wetland (mangrove)	<b>0.003</b>	1.18	200 000	31 727	0.020
Rietzanger	wetland	<b>0.016</b>	2.72	22 500	25 187	<b>0.091</b>
Grauwe Vliegenvanger	bos	<b>-0.006</b>	0.70	25 000	-8382	0.020
Nachtegaal	bos-savanne	-0.002	0.90	8750	-881	0.004
Blauwborst	wetland	<b>0.018</b>	2.99	10 000	12 457	0.030
Bonte Vliegenvanger	bos	<b>0.009</b>	1.78	16 000	9622	0.010
Gekraagde Roodstaart	bos-savanne	0.003	1.18	27 000	4283	0.025
Paapje	bos-savanne	<b>-0.018</b>	0.33	600	-593	0.019
Tapuit	savanne	<b>-0.039</b>	0.09	700	-1538	0.028
Gele Kwikstaart	savanne	<b>-0.005</b>	0.74	45 000	-12 553	<b>0.068</b>
Boompieper	bos-savanne	<b>0.014</b>	2.36	40 000	37 395	0.010

### Gebruik van verschillende winterhabitats door in Nederland broedende soorten

Wanneer we de habitatcategorieën van Zwarts en co-auteurs (2009) volgen, zien we dat in westelijk Afrika drie soorten in de droge savanne (ca. 186 000 paar, zie tabel 2); zes soorten vooral in wetlands (ca. 264 000 paar, waarvan 200 000 Kleine Karekieten die niet in de Sahel zitten, maar waarschijnlijk in de mangroves - Zwarts *et al.* 2015), zeven soorten in de bos-savannes (ca. 710 000 paar) en vijf soorten in het meer gesloten bos (ca. 60 000 paar) voorkomen. Daarbij lijken de parkachtige landschappen met bossavanne van de Guinee zone (zuidelijk van Sahel en Sudan zone) in aantallen overwinterende zangvogels beduidend belangrijker te zijn, zeker omdat een deel van de (algemene) Kleine Karekieten hier ook kan overwinteren. Het belang van deze Guinee zone komt overigens voor een belangrijk deel op conto van de Fitis, die veruit de algemeenste naar Afrika trekkende soort in Nederland is (in 2000 ca. half miljoen paar; volgens de recente atlas was daar nog maar 200 000 van over (Sovon 2018)!). Het is overigens een soort die een breder pakket aan overwinteringshabitats heeft, en gedurende de winter (deels) afzakt naar nattere bosachtige habitats. In december 2018 zagen we bijvoorbeeld in Comoé Park in Ivoorkust vele tientallen Fitissen, in hetzelfde bosachtige habitat waar hoge dichtheden aan Bonte Vliegenvangers verblijven (eigen waarneming Christiaan Both). Dit geeft aan dat de indeling naar één globaal winterhabitat per soort een vereenvoudiging is die niet altijd de ecologische werkelijkheid weergeeft.

### Verschillen in populatietrends tussen winterhabitats

Sinds 1990 zijn zangvogels die in de Afrikaanse wetlands overwinteren duidelijk het meest toegenomen, terwijl het gemiddeld het slechtst gaat met soorten die in het bos overwinteren (figuur 2). Dat het goed gaat met de in wetlands overwinterende vogels is geen echte verrassing: ten tijde van het begin van BMP (hier 1990 aangehouden) waren de aantallen op hun dieptepunt door de langdurige droogte in de Sahel van de jaren zeventig en tachtig (Zwarts *et al.* 2009). Door de toegenomen regenval vanaf ca. 1994 konden veel soorten weer uit het dal klimmen, met een meer dan verdrievoudiging van de aantallen Sprinkhaanzangers en bijna verdrievoudiging van het aantal Rietzangers. Deze soorten zijn voor een belangrijk deel afhankelijk van de overstromingsvlakten langs de Niger en de Senegal rivier. Doordat de omvang (en kwaliteit) van hun winterhabitat direct toeneemt met meer overstroming door regenval (wel jaar-op-jaar effecten door werking grondwater) reageren zij heel direct op jaarlijkse variatie in regenval (zie hieronder). De Grasmus, een soort van de droge Sahel, is meer dan verdubbeld, waarschijnlijk doordat meer regenval de hoeveelheid wintervoedsel verhoogt, en/of omdat de hoeveelheid bomen weer is toegenomen. Tegenwoordig wordt de rela-



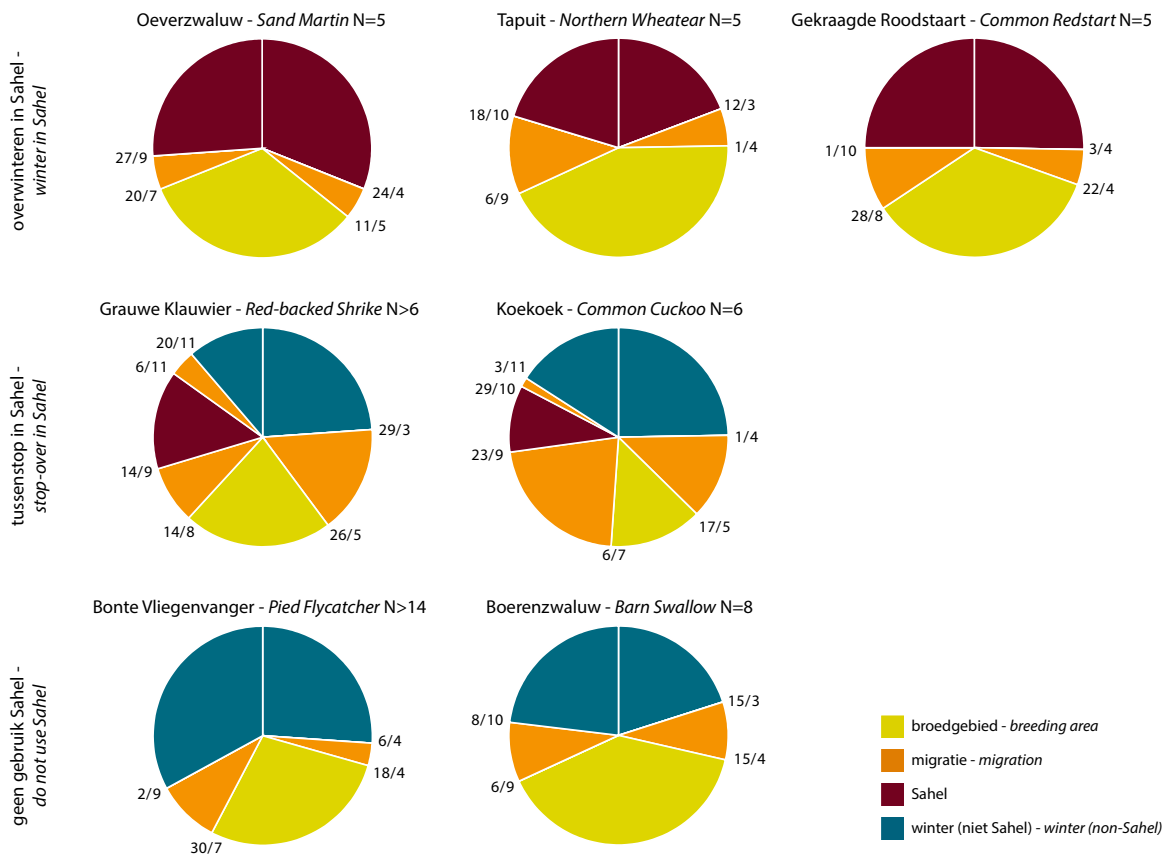
Figuur 2. Cumulatieve verandering van de broedpopulatie tussen 1990-2016 voor naar West-Afrika trekkende zangvogels, opgesplitst naar een brede classificatie van overwinteringsgebieden (zie tabel 1). Een waarde van 0.5 betekent dat de populatie is gehalveerd tussen 1990-2016, en 2 betekent een verdubbeling. *Cumulative change in the breeding population size in 1990-2016 for migrants wintering in West-Africa, for different wintering habitats (see also Tab. 1). A value of 0.5 means that the population halved, a value of 2 that the population doubled.*

tie met regenval voor een soort als Grasmus wellicht door andere factoren gedempt - althans een toename - zoals de afname van grote bomen in het landschap en vooral de toenemende overbegrazing.

Soorten die in het bos of de bos-savanne van West-Afrika overwinteren zijn veelal afgenomen, veel soorten zelfs met meer dan 25% sinds 1990 (figuur 2). Uitzonderingen zijn de Bonte Vliegenvanger (na een initiële afname in de jaren negentig) en de Boompieper, die beide een toename laten zien. Daarbij lijkt de Boompieper, ondanks zijn naam, de soort te zijn die het minst gebonden is aan bomen.

### Gebruik van de Sahel

Op basis van de *tracking*data kunnen we schatten welk deel van de jaarcyclus vogels in bepaalde gebieden verblijven (figuur 3). Soorten blijken sterk te verschillen in de mate waarin zij de Sahel gedurende het jaar gebruiken. De echte Sahel-overwinteraars als Oeverzwaluw, Gekraagde Roodstaart en Tapuit spenderen tot wel meer dan de helft van het jaar in de Sahel (Schmaljohann *et al.* 2012, Kristensen *et al.* 2013, Szép *et al.* 2017). Oeverzwaluw en Gekraagde Roodstaart verblijven zelfs langere tijd in de Sahel dan in het broedgebied, wat het belang van de Sahel voor deze soorten onderstreept. Zweedse Grote Karekieten hebben hun eerste overwinteringsgebied in de Sahel, en trekken op een bepaald moment verder naar het zuiden, om in relatief vochtiger gebieden het tweede deel van de winter door te brengen (Lemke *et al.* 2013). Nederlandse Grote Karekieten vliegen direct door naar zuidelijker gebieden en maken blijkbaar geen gebruik van de wetlands in de Sahel langs hun westelijke trekroute (Jan van der Winden).



Figuur 3. Overzicht van de jaarcyclus voor een aantal soorten die middels *geolocators* of satellietzenders gevolgd zijn. Datums betreffen gemiddelden. *Overview of the annual cycle of a number of migrants. Dates are averages.*

Voor de Koekoek en Grauwe Klauwier fungeert de Sahel als een *stop-over* tijdens de najaarstrek (Tøttrup *et al.* 2011, Willemoes *et al.* 2014, Hewson *et al.* 2016, Thorup *et al.* 2017), hoewel ze daar dusdanig lang verblijven dat het (net als bij Grote Karekiet) misschien wel als eerste overwinteringsgebied zou moeten worden gezien. Het is opvallend dat geen van deze soorten de Sahel in het voorjaar voor een *stop-over* gebruikt.

Een aantal soorten die zuidelijk van de Sahel overwinteren maakt nauwelijks gebruik van de Sahel. Bonte Vliegenvangers, Nachtegalen en Boerenzwaluwen passeren de Sahel zonder daar noemenswaardig te stoppen (Ouweland & Both 2017, Raymond Klaassen). In het voorjaar lijken in ieder geval Bonte Vliegenvangers en Kleine Karekieten in één lange vlucht vanaf de overwinteringsgebieden de Sahel te passeren (Adamik *et al.* 2016, Ouweland & Both 2016).

#### Effect van Sahel-regenval op populatietrends

Kenmerkend voor de Sahel is de variatie in droge en natte jaren, met een trend naar meer regenval over de periode 1990-2016. Bij acht soorten vinden we een significante positieve correlatie tussen de Sahel-regenval index en de jaar-

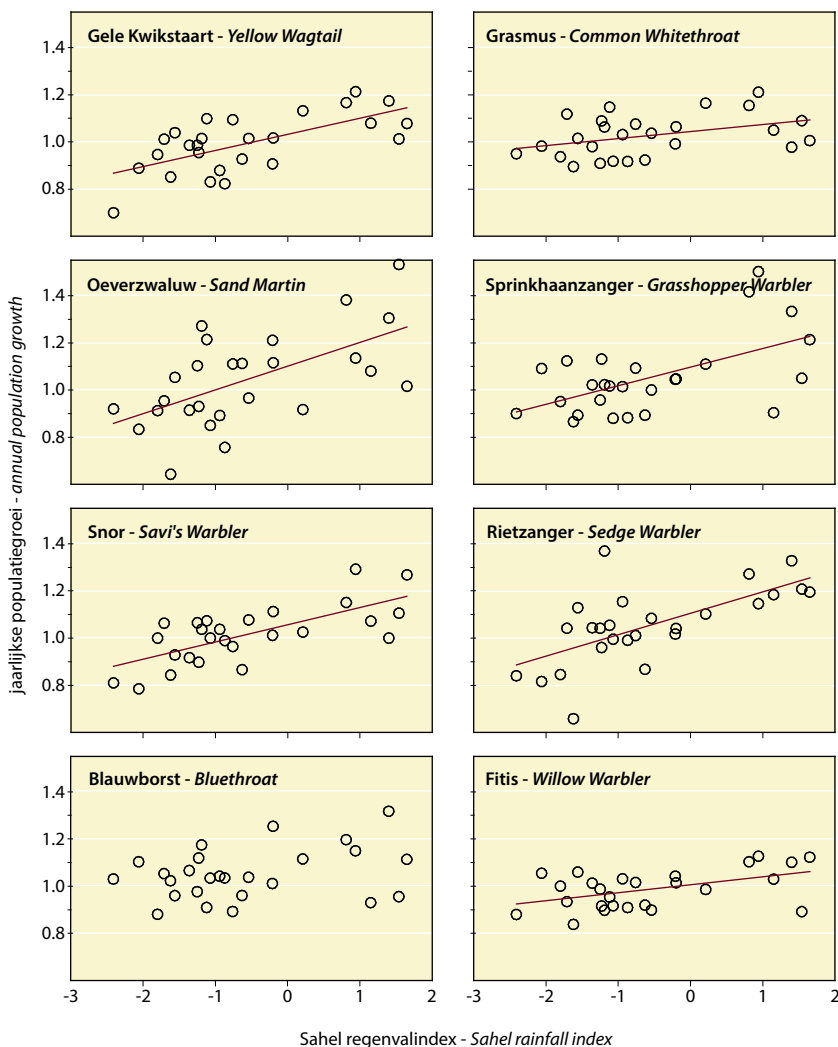
lijkse populatiegroei uit de BMP (figuur 4). Bij deze soorten neemt de populatie toe na jaren met nattere winters. Dit kan een aanwijzing zijn dat zij of inderdaad in de Sahel overwinteren, of daar gebruik van maken tijdens de trek. Voor een aantal soorten die afhankelijk zijn van wetlands voor overwintering is dit effect het sterkst: Oeverzwaluw, Sprinkhaanzanger, Snor en Rietzanger. Omdat de grootte en kwaliteit van hun habitat toeneemt door meer regenval (b.v. doordat er grotere vloedvlaktes ontstaan), kunnen zij na natte jaren wel 30-50% in aantallen toenemen, en na droge jaren met 20-30% in aantal afnemen.

Soorten die wel in de Sahel overwinteren maar minder of niet afhankelijk zijn van wetlands, zoals Grasmus en Gele Kwikstaart, laten een minder sterk effect zien van variatie in regenval. Mogelijk vinden deze soorten, die in relatief lage dichtheden over een groot gebied overwinteren, altijd wel een geschikte plek om te overwinteren, ook in jaren met weinig regenval (ook gezien het feit dat regenval in de winter enorm varieert van plaats tot plaats). Ook kan het zijn dat het positieve effect van regenval tegenwoordig meer gedempt wordt doordat het overwinteringshabitat is ver-

slechterd door grootschalige bomenkap en overbegrazing. Om de relatie tussen regenval en populatieontwikkeling beter te begrijpen zouden we allereerst moeten weten hoe deze soorten gebruik maken van de Sahel in drogere en natere winters, b.v. door individuen uit te rusten met *geolocators*. Zijn zij plaatstrouw aan een overwinteringsgebied zoals Bonte Vliegenvangers of Paapjes? Of gedragen ze zich meer opportunistisch, zoals Hoppen *Upupa epops* die zich tussen jaren wel 1000 km kunnen verplaatsen (van Wijk *et al.* 2016)?

Interessant is dat de Fitis, die ten zuiden van de Sahel overwintert, en de Spotvogel, die in Oost-Afrika zou moeten overwinteren, beiden ook een positieve correlatie met regenval in de westelijke Sahel laten zien. Dit kan op toeval berusten, of het kan zijn dat jaren met hogere regenval in de Sahel ook meer regen brengen in zuidelijker en oostelijker streken. Het is ook mogelijk dat deze soorten tijdens de voorjaartrek wel gebruik maken van de Sahel, waardoor hun populatie-aantallen hoger zijn na natte winters. Een

andere mogelijkheid is dat Fitissen in natte jaren vaker in de Sahel blijven om te overwinteren dan we weten, hoewel Leo Zwarts en consorten ze hier nauwelijks aantreffen tijdens hun uitgebreide transecttellingen van november tot en met half februari (Zwarts *et al.* 2015). Verder is het opvallend dat we geen significant effect van Sahel-regenval vinden voor Blauwborst (mogelijk omdat veel Nederlandse Blauwborsten ten noorden van de Sahara overwinteren, of vooral langs de Atlantische kust?) en Gekraagde Roodstaart (die in het verleden grote klappen heeft gekregen van de droogte, zie Zwarts *et al.* 2009). Beide soorten zijn daarmee geschikte kandidaten voor uitgebreider loggeronderzoek. Een recente studie laat zien dat twee Spaanse Blauwborsten wel degelijk in de Sahel overwinteren (Lomas Vega *et al.* 2019). En net als de Hoppen, waren twee Deense Gekraagde Roodstaarten niet trouw aan hetzelfde overwinteringsgebied in opeenvolgende jaren (Kristensen *et al.* 2013).



Figuur 4. Effect van jaarlijkse regenval-index in de Sahel (JIASO) op de populatiegroei van acht soorten broedvogels in Nederland. Figuren met een regressielijn geven statistisch significante correlaties weer (voor details zie tabel 2). *Effect of the annual Sahel rainfall index (JIASO) on the population growth of eight different species of migrants. Regression lines are drawn for significant relationships (Tab. 2).*



Hans Verdaat

Er zijn aanwijzingen dat sterfte vooral optreedt tijdens de trek, en dan vooral in het voorjaar. Deze Sprinkhaanzanger viel ten prooi aan een Roodkopklauwier, vermoedelijk tijdens zijn reis naar het zuiden, Cap Blanc, Mauritanië, 23 september 2014. *Mortality most likely mainly takes place during migration, especially in spring. This Common Grasshopper Warbler, presumably on it's way to the south, was taken by a Woodchat Shrike.*

### Carry-over effecten

Voor soorten die buiten de wetlands in de droge Sahel overwinteren is het onduidelijk hoe de omstandigheden in Afrika de waargenomen populatietrends van trekvogels bepalen. Door het verdwijnen van habitat of verslechtering in kwaliteit kan er minder voedsel aanwezig zijn, waardoor een groter deel van de populatie sterft op het moment dat ze in de overwinteringsgebieden verblijven. Hoewel er regelmatig correlaties zijn gevonden tussen jaarlijkse overleving en (vooral regenval) condities in Afrika (zie overzicht in Swarts *et al.* 2009), weten we bijzonder weinig over directe sterfte in de overwinteringsgebieden in Afrika. In één van de weinige studies die dit direct meette aan de hand van roofvogels met satellietzender, bleek dat de overlevingskans tijdens de winter juist zeer hoog is. De meeste sterfte vond plaats tijdens de trek, met name in het voorjaar (Klaassen *et al.* 2014). Dit lijkt ook voor zangvogels op te gaan, hoewel we hier alleen data hebben uit Amerika. Overleving tijdens het verblijf in het overwinteringsgebied is hoog voor Amerikaanse Boslijster *Hylocichla mustelina* (Rushing *et al.* 2017), Kirtlands Zanger *Setophaga kirtlandii* (Rockwell *et al.* 2017) en Blauwe Zwartkeelzanger *Dendroica caerulescens* (Silllett & Holmes 2002). Voor de

laatste drie soorten heeft men aannemelijk gemaakt dat de hoogste sterfte optreedt tijdens de voorjaartrek (zie verder Both *et al.* dit nummer). Dit zijn echter allemaal soorten van meer vochtige bosachtige habitats, en voor soorten van de meer variabele droge Sahel kan dit anders zijn.

De eerder genoemde correlaties tussen jaarlijkse overleving en regenval kunnen direct voor verminderde winteroverleving zorgen in droge jaren, omdat een deel van de individuen gewoon geen geschikt overwinteringsgebied kan bezetten. Het kan echter ook komen doordat de vogels in dergelijke jaren moeite hebben om de voorjaartrek naar het noorden succesvol af te leggen. In een analyse van terugmeldingen in de Sahara en Noord-Afrika laten Swarts *et al.* (2009) zien dat voor de meeste soorten zangvogels het aandeel dood gevonden geringde vogels tijdens de voorjaartrek veel hoger is na de droogste winters in vergelijking met de natste winters. Mogelijkerwijs treedt de sterfte na droge winters vooral op tijdens de noordwaartse trek, en niet zozeer in de overwinteringsgebieden zelf.

Conditie in Afrika kunnen niet alleen de overleving beïnvloeden, maar ook effect hebben op hoe succesvol trekvogels in Nederland zullen broeden. Deze *carry-over* effecten

kunnen veroorzaakt worden doordat weinig regenval in Afrika leidt tot minder voedsel, waardoor vogels slechter kunnen opvetten aan het einde van de winter, en daardoor later en in slechtere conditie vertrekken. Als gevolg daarvan komen ze later aan in de broedgebieden, en hierdoor, en door hun slechtere lichaamsconditie, kunnen ze misschien minder jongen grootbrengen. Voor veel overwinteringsgebieden in West-Afrika is dit een reële mogelijkheid, omdat trekvogels zich moeten voorbereiden op hun voorjaarstrek aan het einde van de droge tijd, wanneer de voedselomstandigheden waarschijnlijk het slechtst zijn.

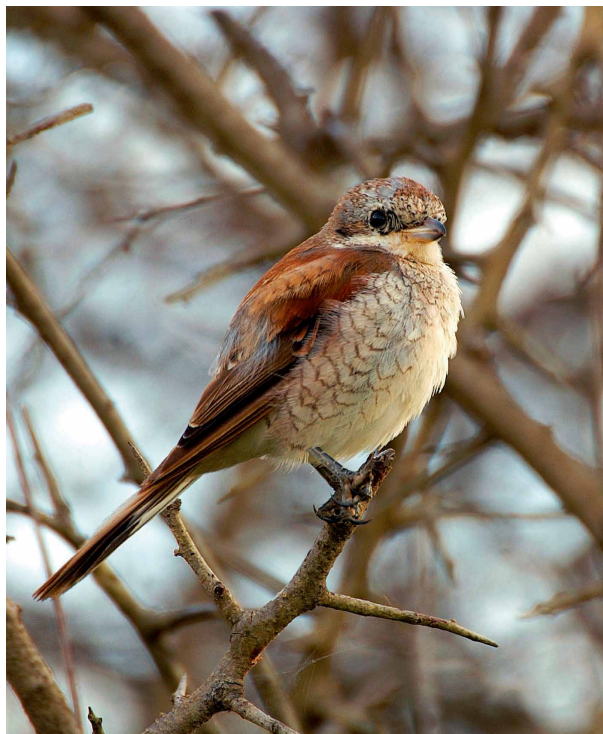
Het weinige directe bewijs voor *carry-over* effecten in Afrika komt van onderzoek aan Grauwe Kiekendieven uitgerust met satellietzenders (Schlaich *et al.* 2016, dit nummer). Grauwe Kiekendieven overwinteren in de droge Sahel, waar ze vooral van sprinkhanen leven. Nadat ze de Sahara zijn overgestoken verblijven de kiekendieven eerst in de noordelijke Sahel, waar dan de meeste sprinkhanen zitten, en in de loop van de winter zakken ze wat zuidelijker af om de gebieden met de meeste sprinkhanen te volgen (Trierweiler *et al.* 2013). Die sprinkhanen zijn afhankelijk van de vegetatie, waardoor ze in natte jaren met veel plantengroei algemener zijn dan in droge jaren, en in de loop van het winterseizoen nemen hun aantallen ook af. Kiekendieven zijn relatief luie vogels in de winter, want ze vliegen gemiddeld maar een uur of vier om aan voedsel te komen (Schlaich *et al.* 2017). Echter, in de loop van februari en maart maken ze steeds meer vlieguren (gemiddelde loopt op van 4 naar 6 uur per dag), en dit geldt in sterkere mate voor individuen die in drogere gebieden overwinteren. We vermoeden dat de kwaliteit van het lokale habitat dus repercussies heeft, en zien dat kiekendieven die overwinteren op de plekken met de minste vegetatie aan het einde van de winter het laatst naar het noorden vertrekken en ook later op de broedgebieden arriveren (Schlaich *et al.* 2016). Het lijkt erop dat in drogere jaren kiekendieven dus meer moeite hebben om zich voor te bereiden op de voorjaarstrek, waardoor ze later aankomen en mogelijk minder jongen kunnen grootbrengen.

Dat regenval in Afrika effect kan hebben op de reproductie van trekvogels in Europa is op meer indirecte wijze aannemelijk gemaakt bij enkele zangvogels. Italiaanse Boerenzwaluwen komen in jaren met meer neerslag in Afrika vroeger in hun broedgebied aan en kunnen meer jongen grootbrengen (Saino *et al.* 2004a, b). In een Britse studie aan Bonte Vliegenvangers werd op basis van de chemische samenstelling (isotopenratio van koolstof en stikstof) van in Afrika geruide veren gevonden dat vliegenvangers die op nattere plekken hadden overwinterd vroeger in het voorjaar broedden en meer jongen grootbrachten dan individuen die op drogere plekken zaten (Goodenough *et al.* 2017). Ook Zwarts *et al.* (2009) (weer op basis van Brits materiaal) laten zien dat variatie in reproductie van Rietzangers mogelijkere wijs te maken heeft met regenval in de Sahel. Na natte jaren

produceerden Rietzangers meer uitgevlogen jongen dan na droge jaren wanneer rekening werd gehouden met variatie in broedcondities in Groot-Brittannië. Maar niet alle studies geven bewijs van dit soort *carry-over* effecten. Een andere Britse studie vond geen correlatie tussen de jaarlijkse variatie in neerslag in mogelijke overwinterings- en doortrekgebieden en de gemiddelde legdatum, legselgrootte en aantal uitgevlogen jongen van Grauwe Vliegenvanger, Gekraagde Roodstaart en Fluitser. Het enige *carry-over* effect dat werd gevonden was dat condities tijdens de voorjaarstrek in het Middellandse Zeegebied effect hadden op de broedtijd (Finch *et al.* 2014).

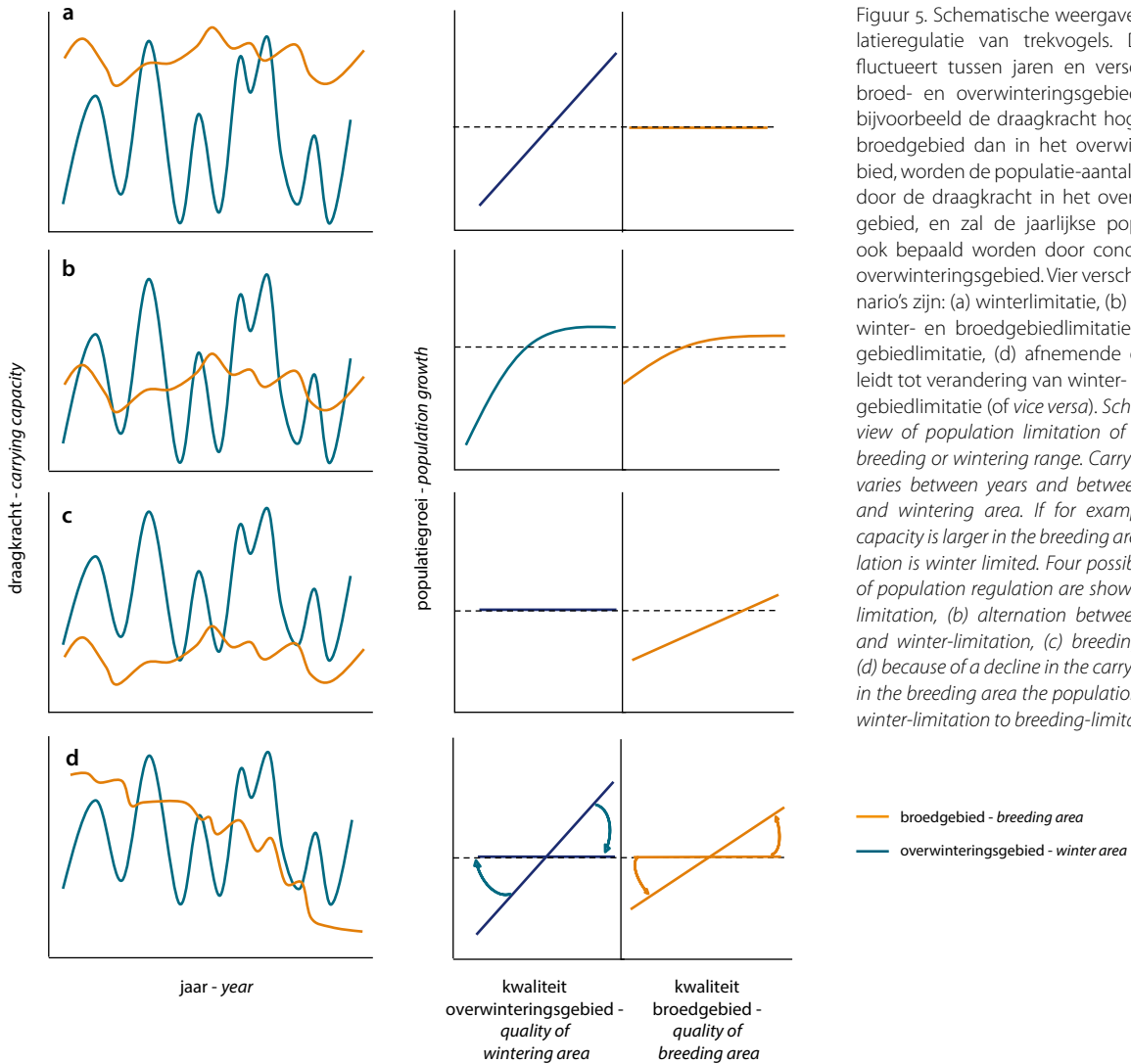
### Worden aantallen van trekvogels bepaald in broed- of overwinteringsgebieden?

We hebben laten zien dat in Afrika overwinterende zangvogels verschillen in trekstrategieën, dat soorten die in de Sahel overwinteren de afgelopen jaren niet sterk afnemen, en dat hun aantallen voor een belangrijk deel samenhangen met regenval. Soorten die in zuidelijker gelegen vochtiger habitats overwinteren (bos-savanne en bos) zijn in Neder-



Arno Meintjes †

Grauwe Klauwieren gebruiken de Sahel als stopover, overwinteren doen ze in zuidelijk Afrika. Dit verenkleed, rui van juveniel naar adult, zien we zelden in de broedgebieden, Kruger National Park, Zuid-Afrika, 28 januari 2009 (foto beschikbaar gesteld door Arno Meintjes aan Stichting Bargerveen). *Red-backed Shrikes winter in the south of Africa, but use the Sahel as a stopover site. Birds moulting from juvenile to adult plumage are hardly ever seen on the breeding grounds (Arno Meintjes made this picture available to Stichting Bargerveen).*



Figuur 5. Schematische weergave van populatieregulatie van trekvogels. Draagkracht fluctueert tussen jaren en verschilt tussen broed- en overwinteringsgebied. Wanneer bijvoorbeeld de draagkracht hoger is in het broedgebied dan in het overwinteringsgebied, worden de populatie-aantallen bepaald door de draagkracht in het overwinteringsgebied, en zal de jaarlijkse populatiegroei ook bepaald worden door condities in het overwinteringsgebied. Vier verschillende scenario's zijn: (a) winterlimitatie, (b) afwisselend winter- en broedgebiedlimitatie, (c) broedgebiedlimitatie, (d) afnemende draagkracht leidt tot verandering van winter- naar broedgebiedlimitatie (of vice versa). *Schematic overview of population limitation of migrants in breeding or wintering range. Carrying capacity varies between years and between breeding- and wintering area. If for example carrying capacity is larger in the breeding area the population is winter limited. Four possible scenarios of population regulation are shown: (a) winter limitation, (b) alternation between breeding- and winter-limitation, (c) breeding-limitation, (d) because of a decline in the carrying capacity in the breeding area the population shifts from winter-limitation to breeding-limitation.*

land de talrijkste Afrikatrekkers, en hun aantallen nemen gestaag af. Van deze soorten weten we echter nog slecht óf dit komt door condities in Afrika, en zo ja, welke condities dit dan zijn. Deels komt dit omdat we voor veel soorten hun precieze overwinteringsgebieden nog niet kennen. Ondanks de hausse aan *tracking* studies is er wat dat betreft nog veel werk te doen!

Wat de ecologische reden is dat sommige soorten toenemen en andere juist afnemen weten we niet, en voor beschermingsdoeleinden is het belangrijk om te weten of populatiegroottes in Afrika of in Nederland worden bepaald. Alle natuurlijke populaties worden beperkt door de kwaliteit van hun omgeving. Deze draagkracht van een omgeving bepaalt het maximale aantal individuen dat daar kan leven. In de meeste gevallen bepaalt voedselbeschikbaarheid wat de draagkracht voor een soort is, maar ook processen zoals predatie, ziekten en competitie met andere soorten kun-

nen in meerdere of mindere mate belangrijk zijn. Trekvogels hebben niet te maken met de draagkracht van een enkel gebied (Newton 2008). In het meest simpele geval heeft een individu één broedgebied en één overwinteringsgebied; dan zal er voor dit individu (en de populatie waar die toe behoort) dus een draagkracht zijn voor het overwinterings- en broedgebied (figuur 5). Het is onwaarschijnlijk dat deze draagkrachten precies aan elkaar gelijk zijn, en de aantallen zullen dan uiteindelijk bepaald worden door het gebied met de laagste draagkracht. Voor de ene soort is dat bijvoorbeeld het overwinteringsgebied (figuur 5a): omdat de draagkracht van het overwinteringsgebied lager is dan voor het broedgebied, worden de aantallen beperkt in het overwinteringsgebied. Die draagkracht is niet elk jaar hetzelfde, zoals we al zagen met de regenval in de Sahel. Bijvoorbeeld de Rietzanger lijkt "wintergelimiteerd", want als er meer regenval is dan overleven meer Rietzangers, en groeit de populatie (figuur

4f). In dit geval verwachten we dat er geen (of veel minder) limitatie in het broedgebied ligt, en dus niet alle geschikte broedplekken bezet zouden zijn. Jaren waarin de broedomstandigheden beter zijn leveren misschien wel meer jongen op, maar de populatie zal niet groeien omdat die in de winter wordt beperkt. Voor een dergelijke populatie zou gelden dat je misschien een deel van de broedplekken zou kunnen vernietigen zonder effect op de aantallen, omdat de aantallen toch in de winter worden beperkt.

Andere populaties zouden juist in het broedgebied gelimiteerd kunnen worden: er is dan meer overwinteringshabitat beschikbaar dan nodig is voor de huidige broedpopulatie (figuur 5c). Een voorbeeld hiervan is minder gemakkelijk te geven, maar Blackburn en Cresswell (2016) suggereren dat voor Paapjes de overleving zo hoog is in de overwinteringsgebieden en het habitat zo uitgestrekt, dat deze soort niet in de winter wordt gelimiteerd. We zouden dan verwachten dat de populatiegroei vooral wordt bepaald door condities in de broedgebieden. Er zijn daarnaast nog twee andere scenario's: het ene is dat de draagkracht in winter- en broedgebieden gemiddeld dichtbij elkaar ligt, en dat door fluctuaties in draagkracht het ene jaar de populatie wordt bepaald door condities in de winter, en in andere jaren door condities in de broedgebieden (figuur 5b). Een ander scenario is dat de draagkracht in één van de gebieden in de loop van de tijd verandert (figuur 5d): in dit voorbeeld is de populatie oorspronkelijk gelimiteerd in de winter, maar de hoeveelheid geschikt broedhabitat neemt zo sterk af, dat na verloop van tijd de populatie juist in het broedgebied wordt gelimiteerd en niet meer in de overwinteringsgebieden (of andersom wanneer de draagkracht van het overwinteringsgebied sterk afneemt).

Zoals al eerder opgemerkt, lijken soorten die in de natte gebieden van de Sahel overwinteren sterk wintergelimiteerd te zijn. Hun jaarlijkse populatie-groei is hoog na natte winters, en de populatie krimpt na droge winters (figuur 3). We verwachten dat deze vogels redelijk plaatstrouw zijn aan hun overwinteringsgebied, want heel veel keuze hebben ze niet. Van veel andere soorten hebben we een veel slechter idee waar de beperking ligt. Voor trekvogels die in het Nederlandse bos broeden hebben we wel gesuggereerd dat hun afname komt door draagkrachtverlies van het broedgebied (Both *et al.* 2010). Door klimaatsverandering broeden zij tegenwoordig te laat om maximaal gebruik te kunnen maken van de korte voedselpiek in het voorjaar. Fitis, Tuinfluiter en Nachtegaal namen sterk af in het bos met een korte voedselpiek, maar niet in moerasgebieden, waar de voedselpiek breder is, wat er op kan wijzen dat een deel van de broedgebieden tegenwoordig beperkend is. Voor Koekoek is een vergelijkbaar idee geopperd: het broedseizoen van hun gastheren is meer vervroegd dan dat van de Koekoeken, waardoor de draagkracht van broedgebieden achteruit is gegaan (Saino *et al.* 2009). Tenslotte zijn de aan-

talsveranderingen van een aantal langeafstandstrekkingen in Groot-Brittannië gecorreleerd met weersomstandigheden in het broedseizoen (Pearce-Higgins *et al.* 2015), en zijn de soorten die hun aankomstdatum het minste hebben vervroegd het sterkst afgenomen (Newson *et al.* 2016). Dit zijn echter allemaal indirecte aanwijzingen. Zelfs als deze soorten nu in het broedgebied gelimiteerd worden, kan sterke habitatdegradatie in Afrika ertoe leiden dat zij in de ( nabije) toekomst ook wintergelimiteerd worden.

In ons schema over beperkingen in de jaarcyclus (figuur 5) hebben we niet meegenomen dat de beperkingen ook tijdens de trek kunnen liggen, of dat omstandigheden die vogels in het overwinteringsgebied ervaren een weerslag kunnen hebben op sterfte tijdens de trek of op de reproductie. Dit pleit voor meer geïntegreerd onderzoek naar hoe ecologische condities tijdens de hele jaarcyclus de overleving en reproductie bepalen. Meerjarige *tracking* studies zullen ons in staat stellen om veel beter te bepalen waar onze broedvogels overwinteren en of ze flexibel kunnen reageren op jaarlijkse variatie in omstandigheden (b.v. of Grasmusen en Gekraagde Roodstaarten weinig plaatstrouw zijn en kiezen voor plekken die dat jaar voldoende regen hebben gehad). Voor Afrikatrekkers is een grote investering in veldwerk in Afrika vereist, want daar verblijven zij het grootste deel van het jaar. We weten nog bijna niets van hoe condities die individuele vogels in het overwinteringsgebied ervaren, hun overlevings- en reproductiekansen en daarmee de populatietrends, beïnvloeden. Deze kennis is urgenter dan ooit, want er staan grote veranderingen op stapel: niet alleen het klimaat verandert (en doet dit met verschillende snelheden in Afrika en in Nederland), maar ook de toenemende bevolkingsdruk in Afrika leidt tot een toename en/of intensivering van veeteelt en landbouw, en vergroot daarmee de druk op natuurlijke elementen in het landschap die vogels nodig hebben.

## DANKWOORD

De ideeën voor dit artikel zijn in de loop van de jaren gevormd door discussies met velen, waarbij vooral Rob Bijlsma, Janne Ouwehand en Almut Schlaich genoemd moeten worden. Zonder de telinspanningen van alle BMP-tellers, alsmede de inspanning van SOVON om dit alles in goede banen te leiden zouden we niet zo'n goed beeld hebben van populatietrends van trekvogels. Hetzelfde geldt voor terugmeldingen: zonder de talloze ringers, het Vogeltrekstation en de groep mensen die de Vogeltrekatlas.nl hebben samengesteld zouden we dit artikel niet zo hebben kunnen schrijven. Het artikel is beter geworden door de constructieve commentaren van Jacintha van Dijk en Eddy Wymenga.

## LITERATUUR

- Adamik P., T. Emmenegger, M. Briedis, L. Gustafsson, I. Henshaw, M. Krist, T. Laaksonen, F. Liechti, P. Prochazka, V. Salewski & S. Hahn 2016. Barrier crossing in small avian migrants: individual tracking reveals prolonged nocturnal flights into the day as a common migratory strategy. *Scientific Reports* 6: 21560.
- Blackburn W. & W. Cresswell 2017. Low and annually variable migratory connectivity in a long-distance migrant: Whinchats *Saxicola rubetra* may show a bet-hedging strategy. *Ibis* 159: 902-918.
- Blackburn W. & W. Cresswell 2016. High within-winter and annual survival rates in a declining Afro-Palaeartic migratory bird suggest that wintering conditions do not limit populations. *Ibis* 158: 92-105.
- Both C., C.A.M. van Turnhout, R.G. Bijlsma, H. Siepel, A.J. van Strien & R.P.B. Foppen 2010. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings of the Royal Society London series B* 277: 1259-1266.
- Finch T., J.W. Pearce-Higgins, D.I. Leech & K.L. Evans 2014. Carry-over effects from passage regions are more important than breeding climate in determining the breeding phenology and performance of three avian migrants of conservation concern. *Biodiversity and Conservation* 20: 2427-2444.
- Goodenough A.E., D.G. Coker, M.J. Wood & S.L. Rogers 2017. Overwintering habitat links to summer reproductive success: intercontinental carry-over effects in a declining migratory bird revealed using stable isotope analysis. *Bird Study* 64: 433-444.
- Hahn S., V. Amrhein, P. Zehndindjiev & F. Liechti 2013. Strong migratory connectivity and seasonally shifting isotopic niches in geographically separated populations of a long-distance migrating songbird. *Oecologia* 173: 1217-1225.
- Hahn S., T. Emmenegger, S. Lisovski, V. Amrhein, P. Zehndindjiev & F. Liechti 2014. Variable detours in long-distance migration across ecological barriers and their relation to habitat availability at ground. *Ecology and Evolution*. 4: 4150-4160.
- Hasselquist D., T. Monrás-Janer, M. Tarka & B. Hansson 2017. Individual consistency of long-distance migration in a songbird: significant repeatability of autumn route, stopovers and wintering sites but not in timing of migration. *Journal of Avian Biology* 48: 91-102.
- Hewson C.M., K. Thorup, J.W. Pearce-Higgins & P.W. Atkinson 2016. Population decline is linked to migration route in the Common Cuckoo. *Nature communications* 7: 12296.
- Hobson K.A., S.L. van Wilgenburg, T. Wesolowski, M. Maziarz, R.G. Bijlsma, A. Grendelmeier & J.W. Mallord 2014. A multiple-isotope ( $\delta H-2$ ,  $\delta C-13$ ,  $\delta N-15$ ) approach to establishing migratory connectivity in Palearctic-Afrotropical migrants: An example using Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix*. *Acta Ornithologica* 49: 57-69.
- Klaassen R.H.G., M. Hake, R. Strandberg, B.J. Koks, C. Trierweiler, K.-M. Exo, F. Bairlein & T. Alerstam 2014. When and where does mortality occur in migratory birds? Direct evidence from long-term satellite tracking of raptors. *Journal of Animal Ecology* 83: 176-184.
- Kristensen M.W., A.P. Tottrup & K. Thorup 2013. Migration of the common redstart (*Phoenicurus phoenicurus*): a Eurasian songbird wintering in highly seasonal conditions in the west African Sahel. *The Auk* 130: 258-264.
- Lemke H.W., M. Tarka, R.H.G. Klaassen, M. Åkesson, S. Bensch, D. Hasselquist & B. Hansson 2013. Annual cycle and migration strategies of a trans-Saharan migratory songbird: a geolocator study in the great reed warbler. *PLoS. One*. 8: e79209.
- Lerche-Jørgensen M., M. Willemoes, A.P. Tottrup, K.R.S. Snell & K. Thorup 2017. No apparent gain from continuing migration for more than 3000 kilometres: willow warblers breeding in Denmark winter across the entire northern Savannah as revealed by geolocators. *Movement ecology* 5: 17.
- Liechti F., C. Scandolara, D. Rubolini, R. Ambrosini, F. Korner-Nievergelt, S. Hahn, S., R. Lardelli, M. Romano, M. Caprioli, A. Romano, B. Sicurella & N. Saino 2015. Timing of migration and residence areas during the non-breeding period of barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sex and population. *Journal of Avian Biology* 46: 254-265.
- Moreau, R.E. 1972. The Palearctic-African Bird Migration Systems. Academic Press.
- Newson S.E., N.J. Moran, A.J. Musgrove, J.W. Pearce-Higgins, S. Gillings, P.W. Atkinson, R. Miller, M.J. Grantham & S.R. Baillie 2016. Long-term changes in the migration phenology of UK breeding birds detected by large-scale citizen science recording schemes. *Ibis* 158: 481-495.
- Newton, I. 2008. The migration ecology of birds. Academic Press, Londen.
- van Oosten H.H., R. Versluijs & R. van Wijk 2014. Twee Nederlandse Tapuiten in de Sahel: trekroutes en winterlocaties ontrafeld. *Limosa* 87: 168-173.
- Ouwehand J., M.P. Ahola, A.N.M.A. Ausems, E.S. Bridge, M.D. Burgess, S. Hahn, C.M. Hewson, R.H.G. Klaassen, T. Laaksonen, H.M. Lampe, W. Velmala & C. Both 2016. Light-level geolocators reveal migratory connectivity in European populations of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 47: 69-83.
- Ouwehand J. & C. Both 2016. Alternate non-stop migration strategies of pied flycatchers to cross the Sahara desert. *Biology Letters* 12: 20151060.
- Ouwehand J. & C. Both 2017. African departure rather than migration speed determines variation in spring arrival in pied flycatchers. *Journal of Animal Ecology* 86: 88-97.
- Pannekoek, J. & A. van Strien 2005. TRIM 3 Manual. Trends and indices for monitoring data. Research paper 0102. Statistics Netherlands, CBS. Available from <http://www.ebcc.info/index.php?ID=13>. Voorburg.
- Pearce-Higgins J.W., S.M. Eglinton, B. Martay & D.E. Chamberlain 2015. Drivers of climate change impacts on bird communities. *Journal of Animal Ecology* 84: 943-954.
- Rockwell S.M., J.M. Wunderle Jr., T.S. Sillett, C.I. Bocetti, D.N. Ewert, D. Currie, J.D. White & P.P. Marra 2017. Seasonal survival estimation for a long-distance migratory bird and the influence of winter precipitation. *Oecologia* 183: 715-726.
- Rushing C.S., J.A. Hostetler, T.S. Sillett, P.P. Marra, J.A. Rotenberg & T.B. Ryder 2017. Spatial and temporal drivers of avian population dynamics across the annual cycle. *Ecology* 98: 2837-2850.
- Saino N., M. Romano, R. Ambrosini, R.P. Ferrari & A.P. Møller 2004a. Timing of reproduction and egg quality covary with temperature in the insectivorous Barn Swallow, *Hirundo rustica*. *Functional Ecology* 18: 50-57.
- Saino N., D. Rubolini, E. Lehikoinen, L.V. Sokolov, A. Bonisoli-Alquati, R. Ambrosini, G. Boncoraglio & A.P. Møller 2009. Climate change effects on migration phenology may mismatch brood parasitic cuckoos and their hosts. *Biology Letters* 5: 539-541.
- Saino N., T. Szép, M. Romano, D. Rubolini, F. Spina & A.P. Møller 2004b. Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding grounds in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters* 7: 21-25.
- Sanderson F.J., P.F. Donald, D.J. Pain, I.J. Burfield & F.P.J. van Bommel 2006. Long-term population declines in Afro-Palaeartic migrant birds. *Biological Conservation* 131: 93-105.
- Schlaich A.E., W. Bouten, V. Bretagnolle, H. Heldbjerg, R.H.G. Klaassen, I.H. Sorensen, A. Villers & C. Both 2017. A circannual perspective on daily and total flight distances in a long-distance migratory raptor, the Montagu's harrier, *Circus pygargus*. *Biology Letters* 13: 20170073.
- Schlaich A.E., R.H.G. Klaassen, W. Bouten, V. Bretagnolle, B.J. Koks, A. Villers & C. Both 2016. How individual Montagu's Harriers cope with Moreau's Paradox during the Sahelian winter. *Journal of Animal Ecology* 85: 1491-1501.
- Schmaljohann H., M. Buchmann, J.W. Fox & F. Bairlein 2012. Tracking migration routes and the annual cycle of a trans-Saharan songbird migrant. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66: 915-922.
- Sillett T.S. & R.T. Holmes 2002. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *Journal of Animal Ecology* 71: 296-308.
- Sovon Vogelonderzoek Nederland 2002. Atlas van de Nederlandse broedvogels; verspreiding, aantallen, verandering - Nederlandse Fauna 5. Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland, Leiden.
- Sovon Vogelonderzoek Nederland 2018. Vogelatlas van Nederland. Broedvogels, wintervogels en 40 jaar verandering. Kosmos Uitgevers, Utrecht/Antwerpen.

- Szép T., F. Liechti, K. Nagy, Z. Nagy & S. Hahn 2017. Discovering the migration and non-breeding areas of sand martins and house martins breeding in the Pannonian basin (central-eastern Europe). *Journal of Avian Biology* 48: 114-122.
- Thorup K., A.P. Tottrup, M. Willemoes, R.H.G. Klaassen, R. Strandberg, M.L. Vega, H.P. Dasari, M.B. Araujo, M. Wikelski & C. Rahbek 2017. Resource tracking within and across continents in long-distance bird migrants. *Scientific Advances* 3: e1601360.
- Tomotani B.M., H. van der Jeugd, P. Gienapp, I. de la Hera, J. Pilzecker, C. Teichmann & M.E. Visser 2018. Climate change leads to differential shifts in the timing of annual cycle stages in a migratory bird. *Global Change Biology* 24: 823-835.
- Tottrup A.P., R.H.G. Klaassen, R. Strandberg, K. Thorup, M.W. Kristensen, P.S. Jørgensen, J. Fox, V. Afanasyev, C. Rahbek & T. Alerstam 2011. The annual cycle of a trans-equatorial Eurasian-African passerine migrant: different spatio-temporal strategies for autumn and spring migration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 1008-1016.
- Trierweiler C., W.C. Mullie, R.H. Drent, K.-M. Exo, J. Komdeur, F. Bairlein, A. Harouna, M. de Bakker & B.J. Koks 2013. A Palaearctic migratory raptor species tracks shifting prey availability within its wintering range in the Sahel. *Journal of Animal Ecology* 82: 107-120.
- van Wijk R.E., S. Bauer & M. Schaub 2016. Repeatability of individual migration routes, wintering sites, and timing in a long-distance migrant bird. *Ecology and Evolution* 6: 8679-8685.
- Vickery J.A., S.R. Ewing & K.W. Smith 2014. The decline of Afro-Palaearctic migrants and an assessment of potential causes. *Ibis* 156: 1-22.
- Willemoes M., R. Strandberg, R.H.G. Klaassen, A.P. Tottrup, Y. Vardanis, P.W. Howey, K. Thorup, M. Wikelski & T. Alerstam 2014. Narrow-front loop migration in a population of the common cuckoo *Cuculus canorus*, as revealed by satellite telemetry. *PLoS ONE*. 9: e83515.
- Zwarts L., R.G. Bijlsma, J. van der Kamp, M. Sikkeman & E. Wymenga 2015. Moreau's paradox reversed, or why insectivorous birds reach high densities in Savanna trees. *Ardea* 103: 123-144.
- Zwarts L., R.G. Bijlsma, J. van der Kamp & E. Wymenga 2009. Living on the edge: Wetlands and birds in a changing Sahel. *KNNV Uitgeverij, Zeist*.

Christiaan Both & Raymond Klaassen, Conservation Ecology Group, GELIFES, Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 72, 9700 AB Groningen; c.both@rug.nl

## How do Dutch long-distance migrants wintering in Africa thrive?

In this contribution we review the knowledge on Dutch long-distance migrants wintering in Africa. Ringing and in particular tracking studies reveal that most migrants follow a western migration route to Africa (Fig. 1). Central and eastern routes are used by some species wintering in East-Africa (e.g. Red-backed Shrike *Lanius collurio*). Species wintering in wetlands have increased in breeding population size, whereas species that use forests and forest-savanna have declined (Fig. 2). Species differ in the extent in which they

use the Sahel (Fig. 3). Some species winter in the Sahel, spending often about half a year in this climate zone. Other species use the Sahel for a stopover, and others again do not visit the Sahel during their annual cycle at all. For eight species, a positive effect of the amount of rain in the western Sahel and annual population growth was found (Fig. 4). Lastly, population regulation in migrants is discussed, stressing that populations can be limited at the breeding or wintering site or at both (Fig. 5).