



Broeden in een warmer wordende wereld: vertrekken of verrekken?

Ran Schols

Christiaan Both, Rob G. Bijlsma & Hans Schekkerman

Er is weinig twijfel dat de aarde opwarmt, maar de effecten die dit heeft op de natuur begrijpen we maar half. We weten dat veel vogelsoorten hun broedgebied naar het noorden uitbreiden (Thomas & Lennon 1999). Nederlandse vogelaars profiteren van het algemener worden van zuidelijke soorten zoals Bijeneter *Merops apiaster*. De warmere winters bevorderen de winteroverleving van standvogels zoals IJsvogel *Alcedo atthis* en Winterkoning *Troglodytes troglodytes*. Soorten die vroeger aan de winter ontsnapten door weg te trekken, zoals Kleine Mantelmeeuwen *Larus fuscus*, lijken steeds vaker hier te blijven. In veel van deze gevallen weten we niet zeker of de directe oorzaak van de veranderingen in de opwarming van ons werelddeel ligt, of dat er heel andere oorzaken aan ten grondslag liggen. Het leert ons in ieder geval dat veel vogels zich snel kunnen aanpassen en ook kunnen profiteren van klimaatsverandering.

Onduidelijk is of de mate van aanpassing aan een veranderend klimaat altijd afdoende is. Eén van de problemen die vogels kunnen ondervinden is dat de optimale timing voor

trekken of broeden verandert, maar dat andere factoren verhinderen dat ze er op kunnen inspelen. Het klassieke voorbeeld zijn insectenetende bosvogels, die alleen veel jongen kunnen grootbrengen wanneer de jongentijd samenvalt met de drie tot vier weken durende rupsenpiek rond eind mei - begin juni (Perrins 1970). Door klimaatsverandering is het uitlopen van de bomen de afgelopen 20 jaar in Nederland met zo'n 15 dagen vervroegd. De rupsenpiekdatum heeft een vergelijkbare vervroeging laten zien (Visser *et al.* 1998). Bosvogels, zoals mezen en Bonte Vliegenvangers *Ficedula hypoleuca*, zijn daarop wel eerder gaan broeden, maar met iedere dag dat de rupsen vervroegden, zijn de zangvogels maar ongeveer een halve dag eerder gaan broeden (Both *et al.* 2009). Ze lijken dus maar in beperkte mate in staat hun broeddatum aan te passen. Daardoor moeten ze nu hun jongen grootbrengen onder minder gunstige omstandigheden dan in het verleden.

Waarom die zangvogels zoveel problemen om zich aan te passen aan een veranderend klimaat weten we niet zeker,

maar we hebben wel een aantal aannemelijke verklaringen. Standvogels zoals mezen leggen hun eieren normaal in de tweede helft van april. In de eerste helft van april wordt hun reproductieve systeem opgebouwd, worden reserves voor de aanmaak van eieren aangelegd en wordt het nest gebouwd. Die voorbereidingen worden voor een deel gestuurd door het lengen van de dagen en voor een ander deel door temperatuur. Door eerder te leggen wanneer het rond begin april warm is kunnen ze anticiperen op een vroege voedselpiek, maar dat werkt alleen als zo'n warme periode in het voorjaar ook een goede voorspeller is van een vroege voedselpiek. Dat is in tegenstelling tot het verleden tegenwoordig steeds minder vaak het geval. De temperatuur rond begin april veranderde in de afgelopen decennia namelijk niet, terwijl de tweede helft van april en de eerste helft van mei duidelijk warmer werden (Visser *et al.* 1998). De voorspelling die de vogels doen op grond van de temperatuur in begin april komt dus lang niet altijd meer uit.

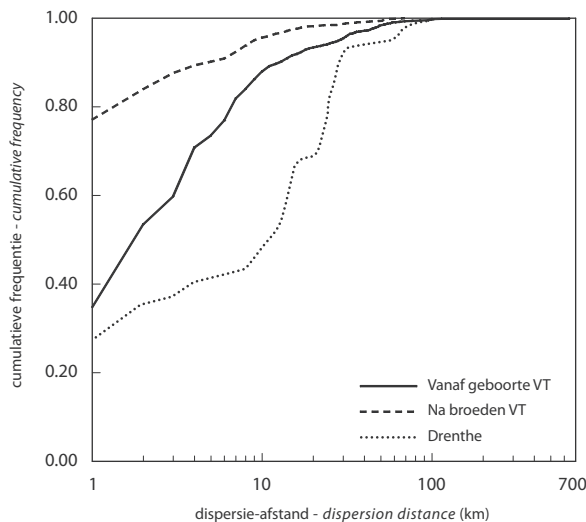
Voor trekvogels kan aanpassing aan een veranderend klimaat nog moeilijker zijn. Zij overwinteren vaak op plekken ver van hun broedgebied, en ze kunnen dus moeilijker voorspellen wanneer het voorjaar op onze breedte precies begint. Bovendien hebben ze vaak een maand nodig om de duizenden kilometers tussen overwinterings- en broedgebied af te leggen. Er is waarschijnlijk wel een link tussen klimaatsfactoren in broed- en overwinteringsgebieden (Saino *et al.* 2007), maar die is zwak en kan door vogels moeilijk als voorspeller worden gebruikt. Om toch op het juiste moment in de broedgebieden aan te komen, reageren trekvogels op daglengtevariatie, zodat ze op gemiddeld de juiste dag in het jaar uit de overwinteringsgebieden wegtrekken (Gwinner 1996). Die reactie op daglengte is zo geëvolueerd dat de vogels gemiddeld op het juiste moment in de broedgebieden aankomen: niet te vroeg, zodat ze niet dood gaan door gebrek aan insecten, maar ook niet te laat, zodat ze nog net op het juiste moment kunnen broeden om te profiteren van de rupsenpiek. Nu die piek steeds eerder valt is de reactie op daglengte in de overwinteringsgebieden niet meer de juiste, want de vogels vertrekken niet eerder, maar moeten hier wel eerder aankomen. Voor Bonte Vliegenvangers hebben we vrij goede aanwijzingen dat in ieder geval de mannen niet veel eerder in het broedgebied aankomen dan vroeger (Both *et al.* 2005, Hüppop & Winkel 2006), en dat zou kunnen verklaren waarom ze hun broedtijd onvoldoende aanpassen aan klimaatsverandering.

BEPERKTE AANPASSING

We hebben drie aanwijzingen dat Bonte Vliegenvangers zich onvoldoende aanpassen aan de vervroeging van het voorjaar. We noemden al dat de timing van de broedtijd minder vervroegde dan de rupsenpiek. De tweede aanwijzing is dat

in de loop der jaren de laat broedende vliegenvangers, in vergelijking met de vroege broeders, steeds minder jongen zijn gaan grootbrengen die terugkeren als broedvogel (Both & Visser 2001). Het lijkt belangrijker te worden om vroeg in het voorjaar te broeden, en steeds nadeliger om laat te broeden, wat goed kan komen doordat die late vogels de rupsenpiek volledig missen. De derde aanwijzing is dat het aantal broedparen de laatste twee decennia tot 90% is afgenomen in bossen met een heel vroege rupsenpiek, terwijl we weinig verandering in aantallen zien in bossen met een latere rupsenpiek (Both *et al.* 2006). Alle stukjes van de puzzel lijken mooi in elkaar te passen. Toch kan dit niet het hele verhaal zijn, want dan zouden vliegenvangers snel uitsterven, terwijl ze in het verleden veel heftiger klimaatsveranderingen (ijstijden!) hebben overleefd.

We weten dat organismen een geweldige capaciteit hebben om zich aan te passen aan veranderende omstandigheden. Het probleem rond trekvogels en klimaatsverandering is niet anders. Aanpassing kan op een aantal manieren gebeuren. De eerste is dat individuele vogels zich anders gaan gedragen ('plasticiteit'), bijvoorbeeld eerder op trek gaan wanneer ze ervaren dat ze te laat zouden kunnen komen. Dit veronderstelt leergedrag; vogels die het ene jaar te laat aankomen gaan het volgende jaar eerder trekken. Voor kort levende soorten zoals Bonte Vliegenvangers biedt dit weinig soelaas. Maar omstandigheden ervaren tijdens het opgroeien kunnen ook van invloed zijn. We hebben nu sterke aanwijzingen dat jongen die vroeg in het voorjaar worden geboren eerder vanuit Afrika gaan trekken wanneer ze één jaar oud zijn dan laat geboren jongen (Both, ongepubliceerd). Dit lijkt vooral een effect van daglengte te zijn. Omdat ouders door klimaatsverandering het interval tussen aankomst en eileg verkorten en dus eerder tot broeden overgaan, leidt dit vervolgens tot eerdere trek bij de jongen, waardoor die op hun beurt ook eerder aankomen. Een andere manier van aanpassing kan door evolutie tot stand komen. Wanneer er variatie in trektijd bestaat die veroorzaakt wordt door genetische verschillen, dan zullen ouders die vroeg trekken ook jongen produceren die vroeg trekken. Nu vroeg broedende vogels nog voordeel hebben van de rupsenpiek en daardoor meer jongen grootbrengen, zou de frequentie van de 'vroeg trekkende' genen moeten toenemen. De trektijd, en ook de aankomsttijd in het voorjaar, zou kunnen vervroegen en de vogels zouden weer in de pas lopen met de rupsenpiek. Wanneer het voordeel van vroege broeders maar groot genoeg is, en de genetische basis sterk genoeg, kan een dergelijke evolutionaire verandering snel plaatsvinden. De werkelijkheid blijkt echter wat lastiger. We vinden bij de Bonte Vliegenvangers op de Hoge Veluwe namelijk geen genetische variatie van eilegdatum: moeders die vroeg broeden, krijgen geen dochters die ook vroeg tot broeden overgaan (Both & Visser 2001). We proberen nu uit te vinden of er mis-



Figuur 1. Cumulatieve frequentie van dispersieafstanden (logaritmische schaal) van Nederlandse Bonte Vliegenvangers voor jongen (N=1810) en voor volwassen vrouwen (N=1405) uit de databank van het Vogeltrekstation (1993-2007, voor 1993 werden lokale vogels vaak niet teruggemeld) en van ons project in Drenthe (N=62 jonge vogels). De Drentse gegevens hebben betrekking op vogels die zich in 2008 vestigden en in de jaren daarvoor als jong waren geringd. Sommige individuen zijn meerdere jaren oud zonder in de tussenliggende periode te zijn gevangen; deze beschouwen we als dispersie van jonge vogels. Cumulative frequency of dispersal distances of Dutch Pied Flycatchers for natal dispersal ('vanaf geboorte', N=1810) and for breeding dispersal of adult females ('na broeden', N=1405), both from the Dutch Ringing Centre database (1993-2007) and our intensive project in Drenthe (N=62 natal dispersal distances). The latter data are from birds settling in 2008 and ringed in the years before. Some of these were older than one year, but were not caught in earlier years.

schien wel genetische variatie is voor aankomstdatum, maar het gebrek aan genetische variatie in legdatum belooft niet veel goeds. De evolutionaire verandering zou dus wel eens kunnen uitblijven omdat de vliegenvangers niet genoeg genetische variatie hebben.

DISPERSIE: BLIJVEN EN VERREKKEN, OF VERDER TREKKEN?

Een probleem met dit soort onderzoek is dat we alles op een vrij kleine ruimtelijke schaal bezien, terwijl vogels gemakkelijk grote afstanden kunnen overbruggen. De eenvoudigste aanpassing voor een laat arriverende trekvogel in het voorjaar is op zoek te gaan naar een ander broedgebied met een latere voedselpiek. Dit kan betekenen dat vogels doorvliegen naar het noorden. Omdat ze sneller kunnen trekken dan het voorjaar noordwaarts schuift kunnen ze als het ware het voorjaar inhalen. Het kan natuurlijk ook bergop, of richting het oosten waar het voorjaar eveneens later begint. Bonte Vliegenvangers die noordelijker broeden, trekken later in het voorjaar uit Afrika weg. Mochten onze vogels noordwaarts opschuiven, dan arriveren ze daar eerder dan de alchitone vogels en kunnen ze dus ook eerder tot broeden overgaan. Verder trekken kan voor individuen dus een voor-

deel opleveren omdat ze een broedgebied kunnen kiezen waar ze wel hun jongen kunnen grootbrengen tijdens de rupsenpiek. Het is ook goed mogelijk dat Nederlandse vogels genen hebben die maken dat ze eerder uit Afrika vertrekken dan bijvoorbeeld Zweedse vogels. Wanneer onze vogels doorvliegen naar het noorden introduceren ze daar dus genen voor vroeger trekken. Hierdoor kan de Zweedse populatie evolutionair zo veranderen dat ze eerder uit Afrika wegtrekt en zich daarmee aanpast aan klimaatsverandering. We hebben echter geen aanwijzingen dat geringde Nederlandse broedvogels ooit naar Scandinavië zijn doorgevlogen om daar te broeden, ondanks de honderdduizenden vliegenvangers die geringd zijn. Dat bewijst natuurlijk niet dat ze het niet doen, want de terugmeldkans in Scandinavië is klein.

Er zijn verschillende redenen om eens beter naar verplaatsingen van vogels te kijken, en dan vooral hoe die samenhangen met aanpassingen aan veranderingen van hun leefomgeving, zoals klimaatsverandering. Gaan vogels inderdaad op zoek naar een andere plek wanneer de huidige plek niet meer voldoet? Dat zou best kunnen. Zo verplaatsten Koolmezen *Parus major* zich verder van hun geboorteplaats als ze een gemiddeld slechtere groei in het nest hadden doorgemaakt (Tinbergen 2005). Bij Withalsvliegenvangers *Ficedula albicollis* gingen vooral de niet-succesvolle broedvogels op zoek naar een ander broedgebied (Pärt & Gustafsson 1989, Pärt 1990). Maar Bonte Vliegenvangers in Finland lieten juist het tegenovergestelde patroon zien: succesvolle broedvogels verplaatsten zich daar meer (Eeva *et al.* 2008). Deze bevindingen betekenen een fors probleem in ons onderzoek. We meten de mate van aanpassing van Bonte Vliegenvangers immers af aan hun eventuele terugkeer naar ons (kleine) studiegebied. Als verplaatsingen vooral betrekking hebben op slecht aangepaste vogels, verliezen we dat cohort uit het oog. Wie weet doen die vogels het elders helemaal niet zo slecht. Tenslotte zijn de populatietrends die we meten niet alleen afhankelijk van overleving en reproductie van lokale vogels, maar ook van immigratie en emigratie. De afname van Bonte Vliegenvangers in loofbos zou wel eens veroorzaakt kunnen worden doordat naaldbossen aantrekkelijker zijn geworden en de loofbosbewoners aanzuigen. Kennis van verplaatsingen is dus cruciaal als we werkelijk willen begrijpen hoe een soort zich aanpast aan klimaatsverandering.

Uit de terugmeldingen van in Nederland geringde en/of broedende Bonte Vliegenvangers blijkt dat de vogels over het algemeen dicht bij huis blijven (figuur 1). Hiervoor hebben we de gegevens van het Vogeltrekstation sinds 1993 geanalyseerd, omdat daarvoor lokale terugvangsten meestal niet werden gemeld. Jonge vogels worden gemiddeld op 6.5 km van hun geboorteplek als broedvogel teruggevonden, in 35% van de gevallen zelfs niet verder dan één kilometer. De langste afstanden komen voor rekening van twee

vogels van Britse origine (692 en 693 km). Volwassen vrouwen verkassen tussen broedjaren gemiddeld maar 2.2 km, en 77% van de vogels ging niet verder dan één kilometer (maximaal 69 km). Van de jonge vogels blijft 99% binnen de 58 km; voor de volwassen vrouwen is dat 35 km. Voor West-Duitsland zijn de getallen vrijwel gelijk; ongeveer 50% van de jongen blijft binnen één kilometer van de geboorteplaats en van de volwassen vogels ongeveer 80% (Glutz & Bauer 2001). Cijfers als deze onderschatten doorgaans de werkelijke dispersieafstanden doordat de kans om vogels lokaal terug te vangen veel groter is dan na een verplaatsing. De reden is dat ringers in nestkastengebieden werken en daar veel jongen ringen en ouders terugvangen; vogels buiten het studiegebied worden gemakkelijk gemist. Illustratief is een analyse van dispersieafstanden in Groot-Brittannië, gebaseerd op alleen dood gevonden vogels: dit leverde voor Bonte Vliegenvangers een gemiddelde dispersie-afstand van maar liefst 20 km op voor jonge en volwassen vogels (Paradis *et al.* 1998). Een vergelijkbaar resultaat verkregen Thomson *et al.* (2003) voor dispersieafstanden van in Nederland geringde Bonte vliegenvangers door rekening te houden met de vanginspanning van ringers in vier zones rond de ringplaats, in afstand variërend van minder dan vijf kilometer, tot meer dan 50 km. De (relatieve) meldkans in elke zone schatten ze door het totale aantal daar geringde volwassen vliegenvangers te delen door het aantal broedvo-

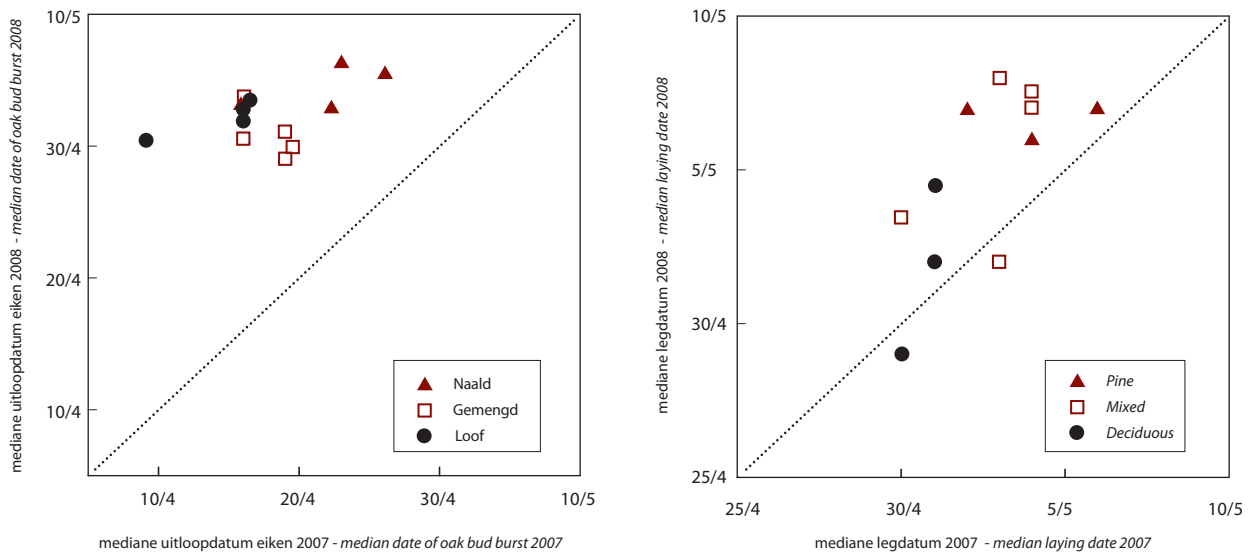
gels, geschat voor de Atlas van de Nederlandse Broedvogels (SOVON 2002). Volgens deze berekening vestigt niet driekwart van de vogels zich binnen 5 km van de geboorteplek zoals de ongecorrigeerde waarnemingen suggereren, maar verplaatst meer dan de helft zich over afstanden tussen 10 en 50 km.

Een grotere inspanning om volwassen vogels te vangen in veel meer gebieden kan helpen dit probleem op te lossen. Dat dit meteen nieuwe inzichten oplevert wordt mooi geïllustreerd door het onderzoek dat we zelf vanuit de Rijksuniversiteit Groningen in 2007 in Zuidwest-Drenthe zijn begonnen. We willen in dit onderzoek vooral dispersie bestuderen als mogelijke aanpassing aan klimaatsverandering. Hiervoor hebben we ruim 1000 nestkasten opgehangen, verdeeld over 13 studiegebieden in boswachterij Ruinen, het Dwingelderveld en het Drents-Friese Wold. In alle terreinen vangen en ringen we alle volwassen vogels en nestjongen. In 2007 broedden er ongeveer 180 paren in onze nestkasten, terwijl dat in 2008 was opgelopen tot ca. 280. Bedenk dat in deze gebieden voorheen door gebrek aan nestgelegenheid weinig of geen Bonte Vliegenvangers broedden. De vraag is dan ook waar al die broedvogels vandaan komen. In 2007 kwamen van de 323 gevangen volwassen vogels 25 van de 26 al geringde vogels van elders: 23 uit boswachterij Staphorst en omgeving (Ov) en twee uit Ravenswoud (Fr); één vogel was afkomstig uit het Drents-



Harvey van Diek

Als nestkastbroeder leent de Bonte Vliegenvanger zich goed voor lange termijn studies. *Being a nestbox breeder, Pied Flycatcher is an optimal species to study long term changes in its environment.*



Figuur 2. Lokale variatie in het uitlopen van eikenknoppen (a) en de mediane legdatum van Bonte Vliegenvangers (b) in dertien verschillende studiegebieden in Zuidwest-Drenthe in 2007 en 2008. De stippellijn geeft aan wat verwacht zou worden wanneer beide jaren gelijk zouden zijn. In sommige plots is het uitlopen van eikenknoppen consistent vroeg in beide jaren, zo ook de legdatum. *Local variation in Oak bud burst (a) and the median laying date of Pied Flycatchers (b) in thirteen study plots in South-west Drenthe in 2007 and 2008. Dashed lines give $x=y$.*

Friese Wold zelf. In 2008 vingen we 28 vogels die elders waren geringd op een totaal van 456 gevangen volwassen vliegenvangers. Hier waren opeens ook vogels bij die van veel verder kwamen: één van de Zuid-Veluwe (Gld; 100 km), drie van nabij Markelo (Ov, ca. 65 km) en als klap op de vuurpijl eentje met een Britse ring (geboren op ca. 700 km). Daar-

naast vingen we weer een aanzienlijke hoeveelheid vogels uit Staphorst en omgeving (afstand tot 30 km), en 74 volwassen en 34 jonge vogels uit ons eigen studiegebied (dispersieafstanden oplopend tot 25 km). Als we alle verplaatsingen van vogels die in 2008 voor het eerst bij ons broedden en die vanuit ons gebied naar elders zijn vertrokken op een hoop gooien, dan komen we voor jonge vogels op een gemiddelde afstand tussen geboorte- en broedplek van 15.5 km (zonder de Britse vogel). Dat is ruim twee maal zo ver als schattingen gebaseerd op Nederlandse (Vogel-trekstation) of West-Duitse (Winkel & Hudde 2001) ringterugmeldingen en komt in de buurt van de Britse gegevens van Paradis *et al.* (1998). In figuur 1 is ook duidelijk te zien dat wij een kleiner percentage vogels hebben dat dichtbij blijft (27% gaat niet verder dan 1 km) en meer vogels die juist ver weg gaan. De vraag is of we in 2008 te maken hadden met een uitzonderlijke situatie, omdat de populatie nog sterk groeiende is, of dat we dispersieafstanden voorheen veel te laag inschatten. Wij denken het laatste. Wanneer er op meer plekken in het land volwassen vliegenvangers zouden worden gevangen, en bij de analyse rekening wordt gehouden met de verspreiding van die ringplaatsen, kan dit wel eens meer verrassingen over het dispersiegedrag gaan opleveren.

LOKALE VARIATIE IN LEGDATUM EN DISPERSIE

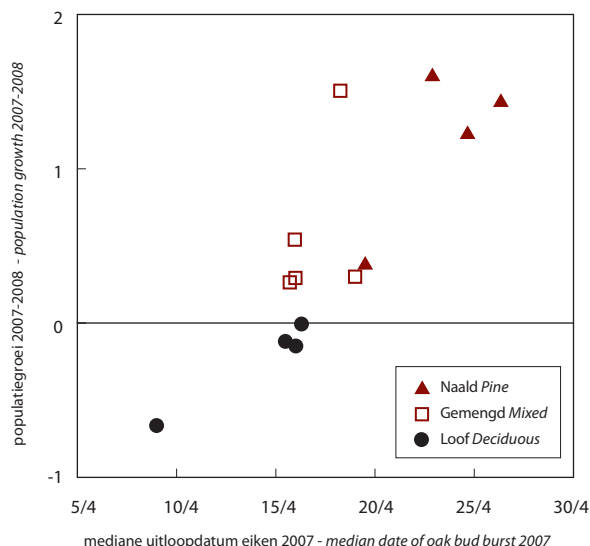
Maar waarom moeten we dispersie bestuderen als aanpassing aan klimaatsverandering? Eén belangrijke reden is dat vogels misschien helemaal niet ver hoeven te gaan om gebieden te vinden met een latere voedselpiek. Wanneer we in Drenthe kijken naar de datum van het uitlopen van Zomereiken *Quercus robur* (een redelijke betrouwbare schatting



Bonte Vliegenvangers houden er grotere dispersieafstanden op na dan tot dusverre aangenomen. *Dispersal distances in Pied Flycatcher turn out to be larger than estimated so far.*

voor het moment van de voedselpiek; van Dongen *et al.* 1997, Both *et al.* 2009), zien we grote variatie tussen onze studiegebieden. In sommige gebieden liepen de eiken zowel in 2007 en 2008 vroeg uit, en in andere gebieden juist laat (figuur 2, links). De bomen liepen in 2007 veel eerder uit vanwege de uitzonderlijk warme aprilmaand. Bovendien lopen eiken doorgaans eerder uit in gebieden die vooral bestaan uit loofbossen dan in gebieden met overwegend naaldbossen. Tussen nabijgelegen gebieden kan het verschil ruim twee weken zijn, wat meer is dan de vervroeging in het uitlopen van bomen gedurende de laatste 20 jaar.

Legdatums van Bonte Vliegenvangers variëren ook tussen de studiegebieden (figuur 2, rechts), waarbij de rijke loofbossen in 2007 en 2008 een relatief vroege legdatum hadden en de naaldbossen in beide jaren laat waren. De variatie tussen de extremen is ongeveer zeven dagen, wat in dezelfde orde van grootte ligt als de vervroeging van de legdatum in de afgelopen twee decennia (Both *et al.* 2009). Bonte Vliegenvangers in gebieden met vroege boom- en rupsfenologie zijn dus niet per se gedoemd, omdat ze aardig wat tijd kunnen winnen door in het volgende jaar op zoek te gaan naar gebieden waar de rupsenpiek later valt. De vraag is natuurlijk of deze latere voedselpiek voldoende laat is om een hoog broedsucces te halen, wat deels weer afhangt van alternatieve voedselbronnen. Tot nu toe suggereerden we dat rupsen de allerbelangrijkste voedselbron zijn voor Bonte Vliegenvangers. Het is nog maar de vraag of dit het hele verhaal is. We weten wel dat vroeg broedende vliegenvangers hun jongen meer rupsen voeren dan late broeders, en vroege vogels hebben ook meer en zwaardere jongen dan late. Maar het is niet zo dat late jongen van de honger omkomen in het nest, hoewel de kans dat we ze als broedvogel terugzien wel kleiner is. Ook zien we in Drenthe dat de aantallen tussen 2007 en 2008 vooral toenamen in gebieden met een late voedselpiek (figuur 3), wat ook op een langere tijdschaal zichtbaar is in andere nestkastpopulaties in Nederland (Both *et al.* 2006). Dat wijst er dus wel op dat synchronisatie van de broedcyclus met de rupsen belangrijk is. Bonte Vliegenvangers die laat in het seizoen worden geboren blijken niet alleen slechter te groeien maar als ze overleven verplaatsen ze zich ook meer voordat ze tot broeden komen (figuur 4). Dat laatste blijkt uit het materiaal van het Vogeltrekstation (figuur 4, links), maar veel sterker nog uit onze waarnemingen in ZW-Drenthe (figuur 4, rechts: let op: schaal is hetzelfde). We weten nog niet of de vogels, als ze zich verplaatsen, dit doen naar gebieden met een late voedselpiek. Dat moet de komende jaren duidelijk worden. Deze eerste gegevens laten wel zien dat naast geboortedatum ook de fenologie van de geboorteplek een effect heeft op verplaatsingen: vanuit gebieden met een vroege voedselpiek verplaatsen vogels zich vaker dan vanuit gebieden met een latere piek, vooral als vogels laat geboren zijn. Dit wijst

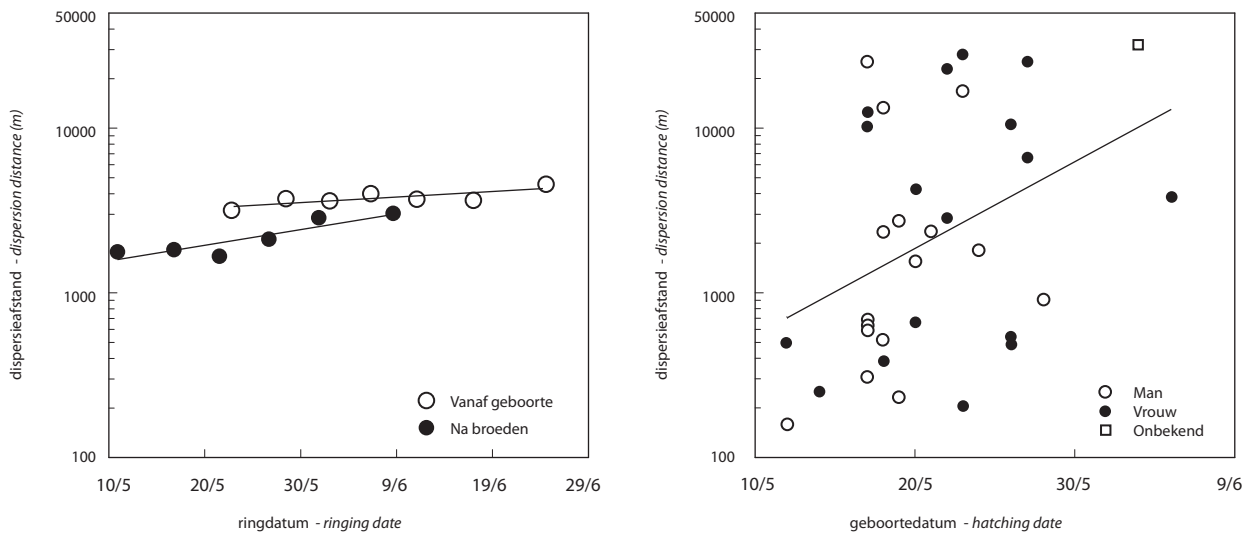


Figuur 3. Populatiegroei van Bonte Vliegenvangers tussen 2007 en 2008 in 13 nestkastgebieden in ZW-Drenthe, afhankelijk van de lokale uitlooptdatum van eikenknoppen in 2007. De populatiegroei is het verschil in aantal broedparen tussen 2008 en 2007, gedeeld door het aantal in 2007. Een populatiegroei van -1 is 100% afname, 0 is geen verandering en 1 is verdubbeling. Lokaal groeiden de populaties het sterkst in gebieden met een late uitloop van eiken. *Population growth rates of Pied Flycatchers between 2007 and 2008 in 13 study plots in South-west Drenthe, in relation to the local Oak bud burst in 2007. Population growth is the difference in numbers between 2008 and 2007, divided by the number in 2007.*

er op dat het verlaten van een plek te maken heeft met de mate van synchronisatie tussen het moment van uitkomen en de voedselpiek. Vogels die laat worden geboren gaan op zoek naar een ander gebied.

Verplaatsingen van vogels kunnen dan wel een goede reactie zijn op klimaatsverandering, maar ze vormen ook een complicerende factor in ons onderzoek. Eén van de belangrijkste aanwijzingen waaruit we concludeerden dat Bonte Vliegenvangers (en Koolmezen) zich onvoldoende aanpassen aan de vervroegde rupsenpiek is dat vroeg broedende vogels steeds succesvoller worden in het produceren van jongen dan laat broedende soortgenoten. Maar dat meten we door te kijken naar jongen die overleven en terugkeren naar hun geboorteplaats. Wanneer jongen die te laat worden geboren voor de lokale voedselpiek verder van huis gaan broeden, dan overschatten we het voordeel van vroeg broeden enorm. Misschien is het helemaal niet zo dat die laat broedende vogels bijna geen overlevende jongen produceren, maar vinden we die jongen tegenwoordig niet meer terug omdat ze uit de onderzoeksgebieden vertrekken op zoek naar gebieden waar de rupsen later zijn. De habitatverschuiving van broedende Bonte Vliegenvangers binnen Nederland, van loof- naar naaldbossen, is daarvan mogelijk een uiting (Both 2002, SOVON Vogelonderzoek Nederland 2002).

Als vogels zo flexibel zijn in het kiezen van een ander habitat als reactie op klimaatsverandering, hebben ze dan wel een probleem? Voor een soort als een Bonte Vliegenvanger



Figuur 4. Dispersieafstanden van Bonte Vliegenvangers afhankelijk van hun geboortedatum of broeddatum in Nederland. Links: de gemiddelde dispersieafstand (logaritmische schaal) voor ringterugmeldingen in de database van het Vogeltrekstation, waarbij de getallen per vijfdaagse periode zijn gemiddeld. Er is onderscheid gemaakt tussen broeddispersie bij volwassen vrouwen (N=879) en dispersie van geboorteplaats tot broedplaats (N=1809). De ringdatum van jongen is een goede schatter voor de geboortedatum, en voor volwassen vrouwen is het waarschijnlijk een goede schatter voor legdatum. Bij beide leeftijdsgroepen neemt de dispersieafstand toe met datum (zij het zwak voor jonge vogels). Rechts: gemeten dispersieafstand van jonge Bonte Vliegenvangers uit 2007 in ZW-Drenthe die in 2008 als broedvogel zijn teruggevonden, als functie van hun geboortedatum. Elk punt is een individu. *Dispersal distances of Pied Flycatchers in relation to their date of birth or breeding in the Netherlands. Left: mean dispersal distances for the dataset of the Dutch ringing centre, subdivided in periods of five days (open symbols: natal dispersal ('vanaf geboorte', N=1809), filled symbols: breeding dispersal of females ('na broeden', N=879)). Ringing date is a good approximation of hatching date for nestlings and for laying date of adult females. Right: natal dispersal distance of birds born in 2007 and recruited as breeder in 2008 in South-west Drenthe, in relation to birth date. Each dot is an individual (open dot: male; filled dot: female; open square: unknown).*

lijkt dit misschien mee te vallen, omdat ze relatief gemakkelijk verschillende habitats gebruiken. Aan de andere kant hebben vliegenvangers in het algemeen een voorkeur voor loofbos, waar ze ook meer jongen kunnen grootbrengen (Siikamäki 1995). Dit komt doordat de absolute hoeveelheid voedsel in loofbossen veel groter is dan in naaldbossen; de dichtheid van broedvogels in naaldbossen is niet voor niets veel lager. Dus hoewel vliegenvangers hun habitatkeus verschuiven, kan het zijn dat ze hiermee nog niet hun populatie op peil kunnen houden. Dat zal de komende jaren moeten blijken. Meer algemeen zien we wel dat alle bosbewonende trekvogels in Nederland de afgelopen twee decennia in aantallen achteruit zijn gegaan, tot soms wel 80%. De soorten die in het voorjaar het laatst uit de overwinteringsgebieden terugkeren, zoals Grauwe Vliegenvanger *Muscicapa striata* en Fluitier *Phylloscopus sibilatrix*, zijn de sterkste dalers. Deze soorten hebben overigens met meer problemen te kampen dan alleen een vervroegde rupsenpiek (Both *et al.* in voorbereiding). Afnemende trends hoeven niet per se te leiden tot lokaal uitsterven van deze soorten, want het is mogelijk dat aanpassing alsnog gaat plaatsvinden. Dit kan op verschillende manieren tot stand komen, maar of en hoe dit gebeurt zal de toekomst moeten uitwijzen.

TOEKOMSTIG ONDERZOEK

De komende jaren zetten we ons onderzoek naar dispersie als aanpassing aan klimaatsverandering voort. We willen

daarbij in Drenthe in detail onderzoeken hoe voedselbeschikbaarheid in de loop van het broedseizoen fluctueert in verschillende habitats, en hoe vogels hier gebruik van maken. Dit doen we door met camera's in nestkasten het dieet te bestuderen. Vervolgens willen we een link leggen tussen voedselbeschikbaarheid, dieet, groei van jongen en de kans dat jongen overleven en verkassen naar andere gebieden. We proberen te begrijpen waarom sommige vogels in hun geboorte- en/of broedgebied blijven, en andere vogels juist verkassen, en of dit te maken heeft met lokaal slecht aangepast zijn. Hiervoor zullen we veel vogels ringen, en we zijn heel benieuwd waar onze vogels als broedvogels gaan opduiken. Daarbij zijn we ook zeer geïnteresseerd in verplaatsingen over lange afstanden. We willen vogelaars graag stimuleren om meer volwassen Bonte Vliegenvangers in nestkasten te gaan vangen. Voor dit soort onderzoek is het mogelijk om een specifieke ringvergunning te krijgen van het Vogeltrekstation in het kader van het project *Recapturing Adults for Survival* (zie www.vogeltrekstation.nl/ras.htm), mits men over de voor het ringwerk benodigde kennis en vaardigheden beschikt. Daarbij zal een koppeling tussen het nestkaartensysteem van SOVON en de ringdatabank van het Vogeltrekstation enorm gaan helpen om een goede link te leggen tussen broeddatum, broedsucces en de kans dat vogels overleven en of ze zich al of niet verplaatsen.

We willen echter niet alleen binnen Nederland kijken naar verplaatsingen, maar ook op veel grotere Europese schaal onderzoeken of vogels naar het noorden doorvliegen wan-

neer ze te laat in hun oorspronkelijke broedgebied aankomen. Dit is niet goed te doen met ringonderzoek. Lange-afstandsverplaatsingen zijn echter redelijk betrouwbaar te bekijken met behulp van de chemische samenstelling van veren. Veren worden aangemaakt op een bepaald moment in het jaar. Zo maken Bonte Vliegenvangers een deel van hun veren in het broedgebied aan voordat ze naar Afrika vertrekken. De chemische samenstelling van veren verandert niet meer nadat ze zijn gegroeid, en de variatie waar we naar gaan kijken is de verhouding tussen stabiele isotopen van verschillende elementen. Waterstof heeft bijvoorbeeld een zeldzame variant die iets zwaarder is (een neutron meer), en de verhouding tussen deze isotopen verandert van zuid naar noord. We kunnen dus in theorie van een veer van een broedvogel bepalen waar deze het jaar daarvoor is gegroeid, en dus waar dat individu is geboren of heeft gebroed. Als vogels hun broedgebied kiezen op basis van de jaarlijkse variatie in voorjaars temperatuur verwachten we dat vogels in warme voorjaren zich noordwaarts verplaatsen om te kunnen profiteren van de voedselpiek. Broeden er in warme jaren inderdaad meer vogels van zuidelijke origine in onze onderzoeksgebieden, en leggen die vogels ook eerder in het seizoen eieren? Vliegenvangeronderzoekers in heel Europa verzamelen voor dit project veren, en het wordt heel spannend of we daarmee lange-afstandsdispersie als reactie op klimaatsverandering kunnen aantonen.

Tenslotte willen we graag meer greep krijgen op de vraag waarom vogels niet eerder gaan trekken. We denken dat daarin deels de crux zit van het waarom van de huidige ontoereikende aanpassing aan klimaatsverandering. Het is eigenlijk ontstellend hoe weinig we weten van die vogels buiten het broedseizoen. Binnenkort komen zeer lichte 'geolocator-loggers' beschikbaar, die dagelijks registreren op welk tijdstip het licht en donker wordt. Met behulp hiervan is het in principe mogelijk om te bepalen waar de vogel zich op aarde bevindt. Wanneer we vogels met die loggers terugvangen kunnen we uitvinden waar ze op welk moment in het afgelopen jaar zijn geweest. Waar hebben die vogels precies in Afrika rondgehangen, wanneer vertrokken ze daar, hoelang waren ze onderweg? Het wordt spannend om te zien of vogels die hier relatief vroeg aankomen, ook vroeg zijn vertrokken, of dat het vooral de route is die vogels volgen welke bepaalt wanneer ze aankomen. Een nadeel van deze techniek is dat de loggers moeten worden uitgelezen en we hiervoor vogels moeten terugvangen. We komen dus alleen dingen te weten over vogels die lokaal terugkeren, terwijl juist vogels die zich hebben verplaatst ons veel kunnen leren. Ook daarom zou het mooi zijn wanneer meer mensen de komende jaren vliegenvangers gaan vangen. Ook dit vergroot de kans dat we echt gaan begrijpen hoe deze soort zich aanpast aan de warmer wordende wereld.

Wanneer dit stuk bij lezers interesse heeft gewekt en ze op



Ran Schols

Een grotere regionale ringinspanning kan meer informatie opleveren over de dispersie van de vogels in een warmer wordende wereld. *An increase in ringing effort would enable more insight in dispersal distances and its relation with climate change.*

de een of andere manier aan dit onderzoek mee willen werken (vooral als ze al broedende Bonte vliegenvangers in nestkasten hebben), dan kunnen ze contact opnemen met de eerste auteur. Daarbij zijn we vooral geïnteresseerd in vogelaars die naast de waarnemingen aan vogels ook andere componenten van het ecosysteem willen bekijken, zoals het uitloven van blaadjes van eiken.

DANKWOORD

Vele ringers hebben bijgedragen aan dit stuk door hun enorme inspanning bij het ringen van Bonte Vliegenvangers, waarbij vooral Bert Blaauw en zijn mensen rond Staphorst moeten worden genoemd. Claudia Burger, Anne Prins en Saskia de Vries hebben de afgelopen twee jaar veel werk verzet in ons studiegebied in West-Drenthe. Staatsbosbeheer en Natuurmonumenten stonden genereus het onderzoek in hun gebieden toe. Het onderzoek van CB en RGB wordt gefinancierd door een VIDI-beurs van de stichting Nederlands Wetenschappelijk Onderzoek (NWO).

LITERATUUR

- Both C. & M.E. Visser 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296-298.
- Both C. 2002. Nemen Bonte Vliegenvangers af door klimaatsverandering? *Limosa* 75: 73-78.
- Both C., R.G. Bijlsma & M.E. Visser 2005. Climatic effects on spring migra-

- tion and breeding in a long distance migrant. *Journal of Avian Biology* 36: 368-373.
- Both C., S. Bouwhuis, C.M. Lessells & M.E. Visser 2006. Climate change and population declines in a long distance migratory bird. *Nature* 441: 81-83.
- Both C., M. van Asch, R.G. Bijlsma, A.B. van den Burg & M.E. Visser 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations. *Journal of Animal Ecology* 78, 73-83.
- Eeva T., M. Ahola, T. Laaksonen & E. Lehikoinen 2008. The effects of sex, age and breeding success on breeding dispersal of pied flycatchers along a pollution gradient. *Oecologia* 157: 231-238.
- Glutz von Blotzheim U.N. & K.M. Bauer (eds) 2001. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 13/1. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Gwinner E. 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis* 138: 47-63.
- Hüppop O. & W. Winkel 2006. Climate change and timing of spring migration in the long-distance migrant *Ficedula hypoleuca* in central Europe: the role of spatially different temperature changes along migration routes. *Journal of Ornithology* 147: 326-343.
- Paradis E., S.R. Baillie, W.J. Sutherland & R.D. Gregory 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67: 518-536.
- Pärt T. 1990. Natal dispersal in the Collared Flycatcher: possible causes and reproductive consequences. *Ornis Scandinavica* 21: 83-88.
- Pärt T. & L. Gustafsson 1989. Breeding dispersal in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*: possible causes and reproductive consequences. *Journal of Animal Ecology* 58: 305-320.
- Perrins C.M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 242-255.
- Saino N., D. Rubolini, N. Jonzen, T. Ergon, A. Montemaggiore, N. C. Stenseth & F. Spina 2007. Temperature and rainfall anomalies in Africa predict timing of spring migration in trans-Saharan migratory birds. *Climate Research* 35: 123-134.
- Siikamäki P. 1995. Habitat quality and reproductive traits in the pied flycatcher - an experiment. *Ecology* 76: 308-312.
- SOVON Vogelonderzoek Nederland 2002. *Atlas van de Nederlandse broedvogels*. Nederlandse Fauna 5. Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland, Leiden.
- Thomas C.D. & J.J. Lennon 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399: 213.
- Thomson D. L., A. van Noordwijk & W. Hagemeyer 2003. Estimating avian dispersal distances from data on ringed birds. *Journal of Applied Statistics* 30: 1003-1008.
- Tinbergen J. M. 2005. Biased estimates of fitness consequences of brood size manipulation through correlated effects on natal dispersal. *Journal of Animal Ecology* 74: 1112-1120.
- van Dongen S., T. Backeljau, E. Matthysen & A. A. Dhondt 1997. Synchronisation of hatching date with budburst of individual host trees (*Quercus robur*) in the winter moth (*Operophtera brumata*) and its fitness consequences. *Journal of Animal Ecology* 66: 113-121.
- Visser M.E., A.J. van Noordwijk, J.M. Tinbergen & C.M. Lessells 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 1867-1870.

Christiaan Both en Rob G. Bijlsma, Vakgroep Dierecologie, Centrum voor Ecologische en Evolutionaire Studies, Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren; c.both@rug.nl

Hans Schekkerman, Vogeltrekstation, Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW), Postbus 40, 6666 ZG Heteren

Breeding in a warming world: movement or misery?

Climate change has a profound effect on the phenology of many organisms, but the response of laying dates in birds is often not sufficient to match the response of their main food sources. During the last 20 years the migratory Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* advanced its breeding phenology by about 8 days, whereas the peak date of their caterpillar food has advanced by 16 days. In the Netherlands, populations breeding in areas with early caterpillar peaks have declined strongly, most probably because their breeding date does not match the food peak any longer. In this contribution we lay out our research on how these birds could adapt to this enormous change in their environment. We focus on whether dispersal could be a way to restore the synchrony between the timing of the annual cycle of the individual bird and its main food supply. When birds arrive too late on their former breeding grounds, they could try to find a place

where the phenology of the food matches better. This could be at a small scale, by selecting areas with a late phenology, or at a large scale by long-distance dispersal to more northern areas. For the small spatial scale we show that in our study area in SW Drenthe there is consistent among year variation between woodlots in both the phenology of Oak *Quercus robur* bud burst and the laying date of Pied Flycatchers (Fig. 2), hence birds could gain from selecting late areas. We also show that birds that were born relatively late in the season indeed dispersed further (Fig. 4, right), which may be to seek areas with a later phenology. During the coming years we will investigate whether birds indeed disperse in order to adapt to climate change, both at small and large spatial scales, and whether this will adaptation will be sufficient to meet these new challenges of their environment.