

Foerageergedrag van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* in een rupsenarm jaar

Rob G. Bijlsma

*'De fluter is van het jaar lang niet zoo talrijk als gewoonlijk.'**

** Zwart (1920)*

In 2014 was de algemene indruk van Fluiters over Nederland: weinig tot zeer weinig. Dat betrof zowel productiebossen met veel naaldhout (Drenthe & Noord-Brabant, Willem van Manen; Veluwe, eigen waarnemingen) als hellingbossen in Limburg (Vijlenerbos en omgeving: van 113 territoria in 2013 naar ongeveer 65; Hans Phijl). En laat 2014 nou net een goed muizenjaar zijn, niet alleen van Veldmuis *Microtus arvalis*, maar ook van Bosmuis *Apodemus sylvaticus* en Rosse Woelmuis *Myodes glareolus*. Je zou denken: dan klopt het inderdaad dat een hoge muizenstand samen gaat met een lage fluterstand, zoals door tal van onderzoekers op uiteenlopende plaatsen in Europa is gesuggereerd (Mildenberger 1940, Amann 1949, Reinhardt 2003, Wesołowski *et al.* 2009, Grendelmeier 2011). Eerder al kon ik laten zien dat zo'n verband geen wet van meden en perzen is: op Veluwe noch in Drenthe leken Fluiters zich iets van muizen aan te trekken (Bijlsma 2012). Ook in 2014 was dat het geval: in tegenstelling tot wat er zich kennelijk in de rest van het land afspeelde, was de stand in mijn Drentse proefvlak alleszins redelijk: 32 territoria, tegen 23 in 2013 en 34 in 2012 (Bijlsma 2014). Het aandeel solitaire mannen binnen die territoria was in 2014 met 59% aan de hoge kant, maar in vergelijking met 2012 en 2013 (resp. 64% en 30%) niet uitzonderlijk.

De redelijke aantallen maakten het mogelijk verder te gaan op de weg die ik in 2012 en 2013 was ingeslagen, namelijk die welke antwoorden moet geven op vragen over habitatkeus en voedselécologie (Bijlsma 2012, 2013). In 2012 was gebleken dat Fluiters hun reputatie als loofhoutbewoners eer aan deden, maar in feite vooral in gemengd bos voorkwamen. In 2013 had ik kunnen vaststellen dat Fluiters een behoorlijk breed spectrum van insecten bejagen, waarbij rupsen weliswaar belangrijk zijn maar niet allesbepalend. Nadeel van die studie was dat ik geen/nauwelijks informatie had verzameld in de aankomstperiode, de incubatieperiode en de vroege jongenfase. Het zou dus best kunnen dat precies in die periodes sommige prooisorten of foerageerplekken doorslaggevend zijn voor het verdere verloop van het broedseizoen. Vandaar dat ik in 2014 mijn aandacht richtte op de ontbrekende schakels in de voedselécologie, naast het verzamelen van de standaardgegevens over territoria, paren, solitaire en polyterritoriale mannetjes en broedsucces. Omdat 2014 heel weinig rup-

sen van *Operophtera brumata* en *Tortrix viridana* telde (het slechtste jaar in de periode 2007-14), was het – bovenop de hoge muizenstand - extra interessant om na te gaan hoe de Fluiters zich zouden redden. Alles leek immers in de maak voor een broedseizoen in mineur.

Gebied en werkwijze

Op drie waarnemingen van een foeragerend fluitermannetje op Planken Wambuis (Veluwe) na, op 21 april en 3 en 4 juni 2014, verzamelde ik alle gegevens over voedselkeus en foerageermethoden in West-Drenthe, in hetzelfde gebied als waar het onderzoek zich in 2012 en 2013 concentreerde: Berkenheuvel en Boswachterij Smilde. Voor een beschrijving van die gebieden verwijs ik naar de eerdere publicaties (Bijlsma 2012, 2013). De zomer van 2014 was wisselend, een warme aanloop in april (bijna 3 graden warmer dan normaal), een normale mei, een iets warmer dan gemiddelde juni, een mooie periode in juli (2 graden warmer dan normaal) gevolgd door lage temperaturen in augustus. Het zomergetal van IJnsen kwam uit op 79.0 (berekend over mei tot en met september), wat neerkomt op de kwalificatie ‘zeer warm’.

Uit de fenologie van de bladzetting van zomereik *Quercus robur* en berk *Betula pubescens*, twee belangrijke loofbomen in de voedsel生态学 van Fluiters, blijkt dat 2014 als een vroeg jaar kan worden betiteld. De start van de bladzetting was zelfs vroeger dan ooit in de afgelopen acht jaar, maar uiteindelijk duurde het toch nog 20 resp. 18 dagen alvorens de gemiddelde zomereik en berk in blad stonden (Tabel 1). Voor de overige boomsoorten in 2014 verwijs ik naar Bijlage 1.

De foerageerprotocollen nam ik op identieke wijze als in 2013 af (zie Bijlsma 2013), in vol zicht van de vogels (wat geen verstoring opleverde; Fluiters zijn buitengewoon gemakkelijke vogeltjes om te observeren) en onder gebruikmaking van een Leitz 10x40B. Bijna 60% van de protocollen had betrekking op broedvogels (bijna alle paren bemonsterd, zij het lang niet allemaal gespreid over het broedseizoen), de overige op solitaire mannetjes. Ik hoop daarmee een redelijke dwarsdoorsnede van de lokale populatie te hebben gemaakt. De protocollen nam ik tussen 6.00 uur en 21.00 uur zomertijd, maar overwegend tussen 7.00 uur en 15.00 uur (96% van 472 waarnemingen, goed gespreid over de tussenliggende uren met uitzondering van 9.00-10.00 uur waarvoor ik slechts 6 waarnemingen verzamelde). Het voedsel beschrijf ik aan de hand van prooien gedetermineerd tijdens het foerageren (kleine prooi-soorten dus sterk ondervertegenwoordigd, rupsen oververtegenwoordigd) en enkele observaties bij nesten met jongen. Van de nestjonge Fluiters heb ik tijdens het ringen alle poepjes verzameld die de jongen zo vriendelijk waren te produceren; die zijn nog niet geanalyseerd.

Om een indruk te krijgen van het werkelijke bomenbestand in boswachterij Smilde en Landgoed Berkenheuvel, ben ik in 2014 begonnen met een kwantitatieve inventarisatie in plotjes van 10x10 m, gestratificeerd naar vakken.¹⁴ In die plotjes tel ik alle

¹⁴ De opstandleggers van Staatsbosbeheer en Natuurmonumenten gaan uit van de hoofdboomsoorten. Voor een indruk van bosstructuur zijn die gegevens ontoereikend, omdat ruim 95% van de

staande en liggende, en dode en levende, bomen en struiken en noteer ik hun hoogte en diameter op borsthoogte (dat laatste voor bomen en struiken hoger dan 2 m). Van de bodemvegetatie maak ik een procentuele schatting voor de belangrijkste bodembedekkende planten (inclusief mos, bladeren, takhout en kale plekken). Tot nu toe heb ik op die manier in 137 plotjes 8220 bomen en struiken opgemeten. Een deel van de boswachterij zit echter nog niet in de kartering, waaronder stukken van Berkenheuveld, Dieverzand en Noordelijke Veldhuizen. De meeste delen waar Fluiters broeden zijn gedekt.

Tabel 1. Fenologie van de bladzetting van zomereik en berk in 2007-14, waarbij de bladcodes 1-5 oplopen van knop naar volledig in blad (voor aantallen, zie Bijlage 1). Het getal geeft de gemiddelde aprildag weer (1 april = 1, 1 mei = 31) waarop het respectievelijke bladstadium werd bereikt; het verschil tussen de stadia van knop en blad (code 1-5) is apart uitgedrukt in aantal dagen. *Phenology of leafing of Quercus robur (upper) and Betula pubescens (lower) in 2007-14, showing average timing of six stages of leafing (1=bud, 5=fully leafed) in April days; also shown mean duration of leafing (i.e. difference in days between leaf stage 1 and 5).*

Boom	Bladcode	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
Zomereik	1	12.5	18.0	13.8	22.7	15.5	18.1	30.0	9.5
	2	17.3	28.2	17.3	27.9	18.6	21.9	33.3	16.6
	3	18.8	31.7	20.8	33.8	21.1	29.3	36.4	16.6
	3.5	22.9	32.1	22.4	35.1	22.5	32.5	38.7	23.8
	4	24.8	34.8	25.2	37.8	23.1	35.8	41.6	26.3
	5	29.9	39.0	28.2	44.7	25.4	42.3	45.7	29.6
Verschil 1-5 (dagen)		17.4	21.0	14.4	22.0	29.9	24.2	15.7	20.1
Berk	1	5.9	10.3	7.0	7.8	8.0	5.9	21.9	1.6
	2	8.7	15.8	9.2	10.2	11.0	12.3	25.4	6.4
	3	9.5	19.3	10.9	14.8	11.7	17.0	28.4	10.9
	3.5	11.7	22.0	12.6	16.4	13.7	19.0	30.5	12.1
	4	15.0	24.4	14.2	19.8	15.1	22.6	32.1	15.7
	5	19.2	30.1	16.2	22.8	18.0	27.5	35.2	19.4
Verschil 1-5 (dagen)		13.3	19.8	9.2	15.0	10.0	21.6	13.3	17.8

Resultaten

Boomsoorten waarin voedsel werd gezocht

In 2014 viel onmiddellijk op dat de Fluiters naar verhouding vaker in andere bomen foerageerden dan zomereik en berk, de twee boomsoorten waarin ik in 2013 90% van de 288 waarnemingen van foeragerende Fluiters had geboekt. In 2014 werden twaalf boomsoorten benut, en ook nog een braamstruweel. Sommige zeer weinig, zoals Amerikaanse vogelkers, lijsterbes, sitka en fluweelboompje, andere spaarzaam of door slechts één of enkele vogels (lariks, douglas). De vier meest gebruikte boomsoorten waren zomereik (34%), berk (25%), grove den (14%) en fijnspar (13%). Dat

aanwezige bomen tot de jonge opslag behoort en buiten de boeken valt (gebaseerd op 8220 bomen). Bovendien geven de leggers geen informatie over dood hout of bodemvegetatie.

is nog steeds een scheve verhouding vergeleken met het aanbod van die boomsoorten (Tabel 2, zie ook Bijlsma 2013): loofbomen, vooral berk en zomereik, worden vaker benut dan dat ze voorkomen, naaldbomen minder vaak.

Dat Fluiters voornamelijk in loofbomen hun voedsel zoeken, en dan vooral zomereik en berk, was overigens in 2014 minder uitgesproken dan in 2013: 76% van de waarnemingen in 2014 deed ik in loofbomen, tegen 98% in 2013 (Tabel 2). En hoewel de foerageerfrequentie in grove den en fijnspar niet naar rato was van het kwantitatieve voorkomen van die boomsoorten, waren Fluiters er toch opmerkelijk vaak voedselzoekend in te vinden (zeker in vergelijking met 2013, toen ze daar überhaupt niet of nauwelijks in zaten).

Tabel 2. Verdeling van foeragerende Fluiters over boomsoorten in 2013 en 2014, vergeleken met de verdeling van die boomsoorten in de boswachterij (gebaseerd op willekeurige 137 plots van 10x10 m, met in totaal 8220 bomen). *Distribution of foraging Wood Warblers across tree species in 2013 and 2014, as compared to tree availability (based on measurements in 137 random plots of 10x10 m with 8220 trees across the study area).*

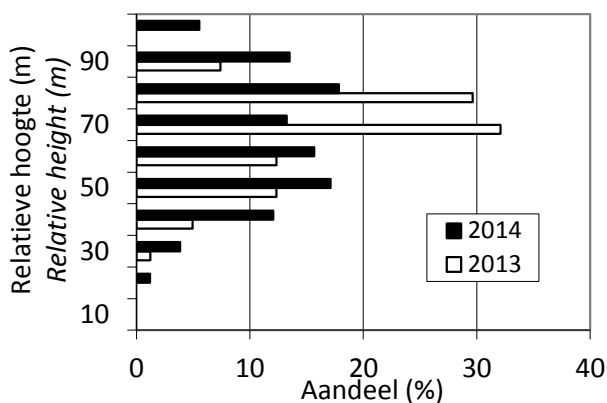
Boomsoort <i>Tree species</i>	2013		2014		Bos Woodland
	N	%	N	%	%
Zomereik <i>Quercus robur</i>	213	74.0	145	33.6	1.8
Amerikaanse eik <i>Q. rubra</i>	0	-	6	1.4	16.3
Berk <i>Betula pubescens</i>	45	15.6	106	24.5	4.2
Beuk <i>Fagus sylvatica</i>	24	8.3	20	4.6	0.1
Amerikaanse vogelkers <i>Prunus serotina</i>	0	-	2	0.5	4.2
Lijsterbes <i>Sorbus aucuparia</i>	0	-	5	1.1	10.2
Fluweelboom <i>Rhus typhina</i>	0	-	1	0.2	-
Grove den <i>Pinus sylvestris</i>	6	2.1	59	13.7	18.3
Fijnspar <i>Picea abies</i>	0	-	56	13.0	23.8
Sitka <i>P. sitchensis</i>	0	-	4	0.9	4.8
Douglas <i>Pseudotsuga menziesii</i>	0	-	10	2.3	0.6
Lariks <i>Larix leptolepis</i>	0	-	17	3.9	7.5
Braam <i>Rubus sp.</i>	0	-	1	0.2	-

In de keuze van boomsoorten om in te foerageren overwogen tot en met de eerste helft van juni de loofbomen (vanaf half april: 78-97% per halve maand), en dan vooral berk en zomereik. Daarna nam het aandeel naaldbomen snel toe (maar waren de steekproefgroottes helaas erg klein, vooral in juli). Of die verschuiving naar naaldbomen samenhang met afnemende beschikbaarheid van rupsen, bleef onduidelijk. Het voedselaanbod heb ik namelijk niet gemeten (of moet ik nog uitwerken aan de hand van rupsenpoep verzameld in keuteldoeken onder zomereiken), en een beschrijving van het dieet van Fluiters op basis van zichtwaarnemingen is onbetrouwbaar omdat ik te weinig waarnemingen verzamelde (en veel prooien ongedetermineerd bleven).

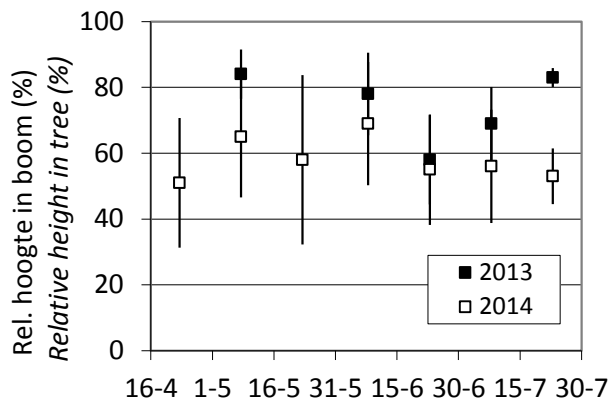
Hoogte waarop werd gefoerageerd

In 2014 viel het me op dat Fluiters vaker verhoudingsgewijs op geringe boomhoogte hun voedsel zochten. Bij narekening bleek dat te kloppen: 415 metingen kwamen uit

op gemiddeld 60% van de boom (mediane waarde 57%), net boven de helft dus, terwijl dat in 2013 voor 81 vogels gemiddeld 71% was (mediaan 75%). De werkelijkheid was echter iets anders dan ik in mijn hoofd had, en ook anders dan zou kunnen blijken uit bovenstaande cijfers. De Fluiters bestreken in 2014 namelijk een veel breder hoogtescala dan in 2013, met zowel meer laag in de boom foeragerende Fluiters als meer in de uiterste boomtoppen (Figuur 1). Waar de Fluiters zich in 2013 voornamelijk rond de 75% relatieve boomhoogte ophielden, en de uiterste top en het onderste kwart segment zelfs volledig meden, bewogen foeragerende Fluiters zich in 2014 door de gehele boom met uitzondering van de onderste 10% (het gedeelte waarop de meeste bomen geen takken hebben¹⁵).



Figuur 1. De relatieve hoogte waarop Fluiters in 2013 (N=81) en 2014 (N=415) in de bomen foerageerden was in 2014 meer gespreid dan in 2013. *Relative foraging height of Wood Warblers in 2013 (N=81) and in 2014 (N=415). Relative foraging height of Wood Warblers in 2013 (N=81) and in 2014 (N=415), showing the more evenly distribution across tree heights in 2014.*



Figuur 2. Gemiddelde foerageerhoogte van Fluiters per halve maand in 2013 en 2014, met standaardafwijkingen. *Average foraging height ($\pm$ SD) of Wood Warblers in 2013 and 2014, summed per half-monthly periods.*

De gemiddelde foerageerhoogte gedurende het seizoen lag in 2014 consequent onder die vastgesteld in 2013, met uitzondering van de tweede helft van juni (geen verschil; Figuur 2), terwijl daarentegen de spreiding groter was. Of dat samenhang met de geringe dichtheid van rupsen in zomereik weet ik niet, maar ligt voor de hand. Het grotere belang van naaldbomen in 2014 was in dat opzicht een teken aan de wand.

Foerageerwijze

Fluiters bleven trouw aan hun gebruikelijke manieren van foerageren, namelijk reikhalzen en fladdersnappen (Tabel 3). Alleen dat al is een aanwijzing dat Fluiters een veel ruimer voedselspectrum bejagen dan rupsen (die immers stationair zijn en via pikken of reikhalzen van de bladeren en twijgen zijn te lezen). Het hoge aandeel flad-

¹⁵ Hier zouden Fluiters dus op de stam hebben moeten foerageren, een strategie die ze niet dan bij hoge uitzondering toepassen (in tegenstelling tot bijvoorbeeld Bonte Vliegenvangers, die dat in het voorjaar veelvuldig doen).

dersnappers, in 2014 zelfs nog wat hoger dan in 2013, suggereert dat Fluiters ook veel vliegende insecten vangen. Dat strookt ook met de 6% vliegervangerachtige uitvallen die ze maakten en die in 2014 gericht waren op motjes (7x), vliegen (2x) of zweefvliegen (3x) die ze al foeragerend uit het gebladerte hadden opgejaagd (dus niet, zoals bij Grauwe Vliegenvangers *Muscicapa striata*, uitvallen op langsvliegende insecten).

Tabel 3. Foerageerwijze van Fluiters in het broedgebied in 2013 en 2014. *Foraging methods employed by Wood Warblers in the breeding quarters in 2013 and 2014.*

Jaar Year	2013		2014	
	N	%	N	%
Fladdersnappen <i>Jump-flight</i>	48	30.8	197	43.8
Reikhalzen <i>Reaching</i>	67	42.9	152	33.8
Pikken <i>Pecking</i>	31	19.9	73	16.2
Vliegende uitval <i>Sally</i>	9	5.8	26	5.8
Bidden <i>Hovering</i>	1	0.6	2	0.4

De Fluiters bestreken in 2014 niet alleen een breder spectrum van bomen dan in 2013, binnen die bomen zochten ze hun voedsel ook nog eens op meer plekken. Blad-lezen was in beide jaren de belangrijkste manier van foerageren (inclusief foerageren in toefjes, resp. 74% en 78%, op resp. 156 en 450 waarnemingen; Tabel 3). In beide jaren zag ik Fluiters geregeld insecten van takken en takjes (ook dode takken) pikken, namelijk in resp. 20% en 16% van de gevallen. Het aantal uitvallen naar opvliegende insecten was in beide jaren gelijk (5.8%). Echt bidden is een zeldzaamheid bij Fluiters.

Voedsel

Gebaseerd op prooien gedetermineerd tijdens het foerageren namen rupsen 24% van alle prooien in beslag. Dat ligt weliswaar iets hoger dan in 2013, maar moet toch een oververtegenwoordiging zijn (rupsen zijn bijna altijd als zodanig thuis te brengen, hangend in een snavel of wanneer de vogel de rups tegen een takje petst om hem han-teerbaarder te maken). De aanwezigheid van bladluizen in het dieet is daarentegen onderschat (erg klein), maar dát ze nu in het dieet figureren (in tegenstelling tot 2013) is het voorspelde resultaat van protocollering van het foerageergedrag vanaf het mo-ment van aankomst op de broedplaatsen (Bijlsma 2013). De vroege vogels zoeken dan daadwerkelijk voedsel in berken die net in blad komen (terwijl zomereiken nét uitbotten), de ideale plek om bladluizen van bladeren te lezen.

Er werden wat minder vliegende insecten gevangen dan in 2013. Mijn indruk was dan ook dat de biomassa van gevleugelde insecten, vooral muggen maar ook dazen, vliegen en zweefvliegen, in 2014 veel minder was dan in 2013 (maar bij gebrek aan

kwantificering van het voedselaanbod blijft dat een slag in de lucht¹⁶). Hoe dan ook was de spreiding over de verschillende insectengroepen indrukwekkend, zeker als je kijkt naar de leefwijze van die insecten: kruipend, verborgen onder bladeren of tussen naalden, al dan niet cryptisch, overdag of 's nachts actief, vliegend...

Tabel 4. Prooien van Fluiters in West-Drenthe in 2013 en 2014, uitsluitend gebaseerd op determinaties tijdens het foerageren. *Food of Wood Warblers in West-Drenthe in 2013 and 2014, based on preys identified during foraging.*

Jaar Year	2013		2014	
	N	%	N	%
Bladluizen <i>Aphidoidea</i>	0	-	8	11.9
Haften <i>Ephemeroptera</i>	0	-	2	3.0
Gaasvliegen <i>Chrysopidae</i>	3	2.6	0	-
Schorpioenvliegen <i>Mecoptera</i>	1	0.9	0	-
Vlinders (<i>Lepidoptera, imagines</i>)	32	29.4	13	19.4
Vlinders (<i>Lepidoptera, rupsen</i>)	20	18.3	15	22.4
Langpootmuggen <i>Tipulidae</i>	3	2.8	0	-
Vliegen <i>Diptera</i>	18	16.5	8	11.9
Muggen <i>Culidae</i>	16	14.7	5	7.5
Dazen <i>Tabanidae</i>	6	5.5	0	-
Zweefvliegen <i>Syrphidae</i>	4	3.7	4	6.0
Wespen <i>Hymenoptera</i>	4	3.7	1	1.5
Spinnen <i>Arachnidae</i>	2	1.8	10	14.9
Kevers <i>Coleoptera</i>	0	-	1	1.5
Totaal Total	109	100	67	100

Discussie

Als aanvulling op de waarnemingen van 2013 richtte ik mijn aandacht in 2014 op de foerageerwijze en voedselkeus in de periode voorafgaande aan de eileg en in de incubatie- en vroege jongenfase. De nasleep van de broedfase werd heel wat minder succesvol gedekt; de latere paren zijn slecht te volgen, al was het maar omdat ze stiller zijn. Het nadeel van deze aanpak, namelijk gaten in de waarnemingsreeks opvullen met waarnemingen uit een ander jaar, bleek al snel: 2014 was beduidend minder insectenrijk dan 2013, met een erg mager aanbod van rupsen (de keuteldoeken onder zomereiken bleven vrijwel leeg, die onder Amerikaanse eiken helemaal), muggen (nauwelijks last van tijdens dagelijkse veldbezoeken), vliegen en andere insecten. Ook de voortgang van de broedcyclus van Fluiters verliep in 2014 anders dan in de

¹⁶ Ter adstruering kan ik wel het volgende aanvoeren. Bij de nestcontroles van Bonte Vliegenvangers, waarbij alle jongen worden geringd en gemeten en de ouders worden gevangen, kortom, per nestkast zit je toch al snel 5-7 minuten op je knieën op één locatie, werd ik in 2014 nauwelijks gestoken door muggen. In de voorafgaande jaren kon ik op sommige plekken in het bos de muggen permanent van mijn handen vegen. Ook sociale wespen waren zeer schaars in 2014 (gemiddeld 0.79 wespennesten gevonden per 100 velduren in mei-augustus, ofwel aan de ondergrens van de spreiding die ik tussen 1974 en 2014 vond).

voorafgaande jaren: de aankomst was vroeg en gesynchroniseerd, voor mannen én vrouwen (Bijlage 2) en tussen aankomst van de vrouwen en het legbegin verstreken gemiddeld maar 14 dagen. Het broedseizoen ging dus vroeg van start en was gepiekt. Mogelijk vanwege het geringe voedselaanbod bleven tweede broedsels uit. Zelfs vervolglegsels kwamen nauwelijks voor (1x op 13 broedsels met bekend verloop).

Het nestsucces in 2014 was echter goed, met slechts vijf mislukkingen op 13 nesten (Bijlage 3). Kennelijk was het geringe aanbod van rupsen geen beletsel om succesvol jongen groot te brengen (hoewel 7-legsels ontbraken). Net als in 2013 werden er aan het eind van het broedseizoen, in juli, nauwelijks meer rupsen aangevoerd (maar de steekproeven waren in die fase veel te klein om dat met enige zekerheid te kunnen beweren). In de jongenfase vormden rupsen echter al nauwelijks meer dan een kwart of minder van de waargenomen prooien. In werkelijkheid zal het nog wat lager hebben gelegen omdat rupsen vaak wel zijn te determineren tijdens het foerageren, terwijl kleinere prooien als muggen, vliegen en bladluizen meestal een non-descript propje in de snavel vormen. Bladluizen, motten, vliegen, zweefvliegen, muggen en spinnen werden geregeld gevangen, waarvoor de gehele boom werd bestreken. Het veel hogere aandeel naaldbomen als bron van voedsel was in 2014 een opmerkelijk verschil met 2013. Kennelijk wisten de Fluiters daar aardig hun weg te vinden op zoek naar voedsel, waarbij ze – in plaats van bladeren af te speuren – hun spitse snaveltje tussen naalden staken. De beperkte tijd stond niet toe het voedselaanbod in de respectievelijke boomsoorten te meten. Mocht echter de frequentie waarmee een prooi werd bemachtigd een aanwijzing zijn voor het aanbod (of de pakbaarheid) van prooien in bomen, dan scoren Amerikaanse eik, berk en fijnspar het laagst, zomereik en lariks het hoogst (Tabel 4).

Tabel 4. Vangfrequentie (prooien/minuut) van Fluiters in april-juli 2014 in verschillende boomsoorten. *Frequency of prey capture (N/min) of Wood Warblers in April-July 2014 in various tree species.*

Boomsoort <i>Tree species</i>	Seconden <i>Seconds</i>	Vangsten <i>Captures</i>	Vangsten/minuut <i>Captures/minute</i>
Amerikaanse eik <i>Quercus rubra</i>	60	2	2.0
Berk <i>Betula pubescens</i>	625	44	4.2
Fijnspar <i>Picea abies</i>	360	29	4.8
Beuk <i>Fagus sylvatica</i>	60	6	6.0
Lijsterbes <i>Sorbus aucuparia</i>	40	4	6.0
Grove den <i>Pinus sylvestris</i>	84	10	6.1
Zomereik <i>Quercus robur</i>	455	53	7.0
Lariks <i>Larix leptolepis</i>	81	16	11.9

Helemaal eerlijk is die vergelijking niet, omdat bomen waarin een gering vangstsucces werd gescoord in een bepaalde periode van het seizoen toch belangrijk kunnen zijn. De berk is daar een goed voorbeeld van. In het voorjaar, rond de aankomstdatum, komen berken eerder in blad dan zomereiken (in 2014 tien dagen verschil, zie Tabel 1), wat voldoende kan zijn voor Fluiters om een magere periode in het voedselaanbod te ondervangen (bladluizen op berk als alternatief voor rupsen en gevleugelde

insecten). Later in het seizoen, als de zomereiken vol in blad staan en de rupsenpiek daar grotendeels of geheel achter de rug is, kunnen naaldbomen als grove den en fijnspar een belangrijk alternatief bieden als voedselbomen (zie hierboven). Het aandeel rupsen in het menu nam in die fase beduidend af, zij het in 2013 én 2014 gebaseerd op wel heel weinig waarnemingen. Tijdens hun onderzoek aan Fluiters in Białowieża National Park vonden Maziarz & Wesółowski (2010) ook een gevarieerd dieet, in hun geval met gemiddeld ruim 40% rupsen (gebaseerd op identificaties van prooien die door ouders naar 73 nesten werden gebracht). De ouders van elf broedsels in naaldbos brachten minder rupsen aan dan die in 73 nesten in loofbos (resp. 30 en 42%), en een hoger aandeel rupsen en gevleugelde insecten, al was het verschil niet significant. Zij vonden een sterke afname van rupsen in het dieet met vorderend seizoen, en jaarlijkse verschillen in het aandeel rupsen, precies wat ik in 2013 en 2014 vaststelde. De afname van rupsen in het dieet liep parallel aan de afname van rupsen in het bos.

Mijn gegevens van 2014 bevestigen het beeld dat – onder geheel andere omstandigheden – in 2013 was verkregen: Fluiters lijken misschien gespecialiseerde loofhoutbewoners met een beperkt repertoire aan foerageermethoden (fladdersnappen en reikhalzen), maar in werkelijkheid zijn het aanpassingsbereide generalisten die zich onder uiteenlopende omstandigheden weten te redden (zie ook Lippek 1996). Dus óók in naaldbomen, óók bij voedselschaarste, óók vroeg in het voorjaar als de bomen nog niet volledig in blad staan, óók met opwarmende voorjaren, óók met dikke aantallen muizen. Rupsen vormen een belangrijke voedselbron, maar Fluiters brengen bij rupsenschaarste evenzogoed hun jongen groot omdat ze een breed palet aan insecten en spinnen bejagen (al weet ik niets van de overlevingskansen van die jongen). Een hoge muizendichtheid is duidelijk geen belemmering voor vestiging in het voorjaar, noch voor succesvol jongen grootbrengen daarna. Laat die Fluiters maar schuiven, langeafstandstrekking met een aanpassingsvermogen van formaat!



Foto 1. Fluiters zijn weinig honkvas- te broedvogels; ook dit paartje op Berkenheuveld op 15 juni 2014, ge- vangsten pal voor hun nest (zie onder rechtse vogel), was ongeringd (Rob Bijlsma). Onder 69 vangsten van volwassen Fluiters in West-Drenthe in 2012-14 bevond zich maar één hervangst in een volgend jaar, een mannetje. Dat maakt het des te opmerkelijker dat sommige broed- plaatsen elk jaar opnieuw bezet zijn, andere veel onregelmatiger. *In West-Drenthe, Wood Warblers are not site-faithful; among 69 captures of adults in 2012-14, only one (a male) referred to a recapture in a later year.*

Summary: Bijlsma R.G. 2014. Foraging behaviour of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* under caterpillar-poor conditions. Drentse Vogels 28: 101-113.

In 2014, the number of occupied territories Wood Warblers in a study plot in western Drenthe was 32, compared to 23 in 2013 and 34 in 2012, despite very high *Myodes* and *Apodemus* numbers. (In The Netherlands, Wood Warbler numbers are not negatively correlated to vole and mice numbers, unlike findings elsewhere in Europe.) The proportion of unpaired males was 59%, compared to 30% in 2013 and 64% in 2012. This study describes the foraging behaviour of territorial Wood Warblers from late April through mid-July, although sample sizes are small at the end of this period. In contrast to previous years, caterpillar numbers, mainly of *Operophtera brumata* and *Tortrix viridana*, were exceedingly scarce in 2014, as were many other insect species. The phenology of deciduous trees was early and average time needed to achieve full leafing took 17.8 days in *Betula pubescens* and 20.1 days in *Quercus robur* (see appendix 1 for duration of foliation in other tree species). Given the combination of high rodent numbers and poor food supply, small numbers of Wood Warblers, and a poor breeding success, were expected.

Diets were described via foraging Wood Warblers that were observed for as long as possible, in plain view and using 10x40 Leitz binoculars, from April through July (faeces collected from nestlings during ringing have yet to be analyzed). The distribution of foraging Wood Warblers among tree species showed a clear disparity with available tree species. *Quercus robur* and *Betula pubescens* were preferred compared to availability, *Quercus rubra*, *Fagus sylvatica*, *Sorbus aucuparia*, *Prunus serotina*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Pseudotsuga menziesii*, *Picea sitchensis* and *Larix leptopelis* were underused compared to acreage available. However, in comparison to 2013, when threefourth of all birds foraged in *Quercus robur*, the widespread use of conifers (notably *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Larix leptolepis*) during foraging was remarkable (Table 2). The poor abundance of caterpillars in 2014 is thought to have forced breeding birds into more mixed woodland, where a wider range of tree species was exploited. Although the birds on average used the same major foraging strategies as in 2013, *i.e.* leaf-searching via jump-flights (44% of 450 identified foraging attempts in 2014) and reaching (34%), other strategies were employed as well, including pecking (16%) and sallying (6%). Leaf-gleaning via reaching and jump-flights was also the tactic most often used in 2013 (73% of 156 observations in 2013). The birds covered almost the entire tree whilst foraging, except the lowest 10%. Average foraging height varied between 50 and 70% of tree height, *i.e.* on average lower than in 2013 when most foraging (almost exclusively in *Quercus robur*) took place at a relative tree height of 60-80% (Fig. 2). These data confirm and extend the findings as recorded in 2013: Wood Warblers are specialised leaf-foragers, employing a rather restricted palette of foraging strategies (mainly leaf-gleaning and jump-flight, with pecking and sallies as alternatives). Although *Quercus robur*, and to a lesser extent *Betula*, are important tree species as foraging sites, Wood Warblers forage equally proficient in other tree species, including conifers, when local circumstances necessitate (poor caterpillar supply in oaks, for example, as in 2014). In fact, Wood Warblers have a diverse diet, switching between prey groups as dictated by availability through

time of year and local conditions (aphids probably being important upon arrival, caterpillars in mid-season, and flying insects and spiders later on). Moreover, in contrast to central and eastern European populations, Dutch Wood Warblers apparently disregard vole and mice densities when settling in spring, as evident in 2014 when numbers of voles and mice were high but Wood Warblers nevertheless settled in their usual numbers (compared to 2012-13). Also, breeding success was high despite the abundance of rodents, with 62% of 13 first clutches being successful (compared to 10% of 10 clutches in 2012 and 64% of 11 clutches in 2013; Appendix 3). It seems that Wood Warblers are highly adaptable long-distance migratory passerines, coping equally well with warming springs, poor food supply and high numbers of rodents.

Literatuur

- Amann F. 1949. Starke Schwankungen im Bestand des Waldlaubsängers (*Phylloscopus sibilatrix*, Bechst.). Ornithol. Beob. 46: 148-150.
- Bijlsma R.G. 2012. Ecologie van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* in Nederlandse bossen. Drentse Vogels 26: 56-77.
- Bijlsma R.G. 2013. Voedsel en foeragegedrag van Nederlandse Fluiters *Phylloscopus sibilatrix*. Drentse Vogels 27: 54-72.
- Bijlsma R.G. 2014. Mogelijk geval van simultane polyandrie van Fluiter *Phylloscopus sibilatrix*. Limosa 87: 43-44.
- Grendelmeier A. 2011. The enigmatic decline of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*: predation and habitat characteristics. Masterarbeit. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- Lippek W. 1996. Nahrungsangebot und Nestlingsnahrung des Waldlaubsängers *Phylloscopus sibilatrix* in Wäldern des Kreises Lippe, Nordrhein-Westfalen. Vogelwelt 117: 29-38.
- Maziarz M. & Wesolowski T. 2010. Timing of breeding and nestling diet of Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in relation to food supply. Bird Study 57: 540-552.
- Mildenberger H. 1940. Beobachtungen über Fitis-, Weiden- und Waldlaubsänger im Rheinland. J. Ornithol. 88: 537-549.
- Reinhardt A. 2003. Habitatwahl und Brutbiologie beim Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*) im Bodenseegebiet im Hinblick auf den derzeitigen Bestandsrückgang. Diplomarbeit, Universität Konstanz.
- Wesolowski T., Rowinski P. & Maziarz M. 2009. Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*: a nomadic insectivore in search of safe breeding grounds? Bird Study 56: 26-33.
- Zwart K. 1920. De Fluiter en de Nachtzwaluw. De Levende Natuur 25: 125.

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

Bijlage 1. Timing van de bladontwikkeling van loofbomen in Drenthe in 2014, gescoord in zes stadia (van 1=knop naar 5=volledig in blad). *Leafing phenology of deciduous trees in Drenthe in 2014, in six stages (1=bud, 5=fully leafed).*

Bladcode <i>Foliating stage</i>	1	2	3	3,5	4	5
Zomereik <i>Quercus robur</i>						
Gemiddeld <i>Mean</i>	10-apr	17-apr	22-apr	24-apr	26-apr	30-apr
Standaardafwijking SD	5.4	5.8	5.4	6.4	4.8	4.0
Min-Max	30/3-29/4	30/3-3/5	4/4-5/5	7/4-7/5	9/4-7/5	15/4-7/5
Aantal	245	128	85	59	82	93
Amerikaanse eik <i>Q. rubra</i>						
Gemiddeld <i>Mean</i>	5-apr	6-apr	8-apr	9-apr	13-apr	20-apr
Standaardafwijking SD	4.2	3.7	3.9	4.1	3.9	5.1
Min-Max	30/3-14/4	30/3-14/4	3/4-16/4	3/4-16/4	5/4-22/4	9/4-27/4
Aantal	25	18	15	15	42	20
Berk <i>Betula pubescens</i>						
Gemiddeld <i>Mean</i>	1-apr	3-apr	4-apr	5-apr	7-apr	9-apr
Standaardafwijking SD	3.5	6.4	3.7	3.3	3.5	3.6
Min-Max	25/3-7/4	27/3-14/4	30-3-8/4	30/3-10/4	2/4-19/4	4/4-21/4
Aantal	16	11	13	18	24	32
Beuk <i>Fagus sylvatica</i>						
Gemiddeld <i>Mean</i>	2-apr	6-apr	11-apr	12-apr	16-apr	19-apr
Standaardafwijking SD	8.5	3.0	4.7	4.3	3.5	4.3
Min-Max	26/3-15/4	30/3-14/4	3/4-16/4	3/4-16/4	5/4-22/4	9/4-27/4
Aantal	25	18	15	15	42	20
Lijsterbes <i>Sorbus aucuparia</i>						
Gemiddeld <i>Mean</i>	-	27-mrt	30-mrt	2-apr	5-apr	7-apr
Standaardafwijking SD	-	3.0	5.5	4.9	5.6	5.8
Min-Max	-	24/3-30/3	25/3-4/4	27/3-7/4	29/3-10/4	30/3-14/4
Aantal	-	3	3	5	4	5
Vuilboom <i>Rhamnus frangula</i>						
Gemiddeld <i>Mean</i>	6-apr	6-apr	8-apr	12-apr	13-apr	18-apr
Standaardafwijking SD	1.4	1.8	2.6	4.2	2.9	2.8
Min-Max	5/4-7/4	5/4-9/4	5/5-12/4	7/4-16/4	9/4-19/4	13/4-21/4
Aantal	2	5	10	4	10	6
Krent <i>Amelanchier lamarckii</i>						
Gemiddeld <i>Mean</i>	-	5-apr	-	7-apr	10-apr	12-apr
Standaardafwijking SD	-	-	-	-	1.4	-
Min-Max	-	-	-	-	9/4-11/4	-
Aantal	0	1	0	1	2	1
Am. vogelkers <i>Prunus serotina</i>						
Gemiddeld <i>Mean</i>	-	26-mrt	28-mrt	-	31-mrt	5-apr
Standaardafwijking SD	-	1.4	2.1	-	3.5	1.5
Min-Max	-	25/3-27/3	27/3-30/3	-	30/3-4/4	4/4-7/4
Aantal	-	2	2	-	3	3
Lariks <i>Larix leptolepis</i>						
Gemiddeld <i>Mean</i>	15-mrt	17-mrt	29-mrt	-	30-mrt	2-apr
Standaardafwijking SD	0.0	2.9	6.0	-	4.5	2.9
Min-Max	15/3-15/3	15/3-20/3	20/3-1/4	-	20/3-4/4	30/3-7/4
Aantal	5	3	12	-	25	27

Bijlage 2. Mediane aankomst van mannelijke en vrouwelijke Fluiters, en gemiddelde en mediane eilegdatum in West-Drenthe in 2011-14. met tussen haakjes het aantal exemplaren/paren waarop gebaseerd. *Median arrival date of male and female Wood Warblers in West-Drenthe in 2011-14, and mean and median lay date, with number of individuals/pairs in brackets.*

Jaar Year	2011	2012	2013	2014
Aankomst man <i>Arrival male</i>	19 april (7)	30 april (24)	2 mei (20)	29 april (20)
Aankomst vrouw <i>Arrival female</i>	21 april (3)	17 mei (9)	19 mei (17)	5 mei (10)
Legbegin gemiddeld <i>Mean onset of laying</i>	15 mei (3)	22 mei (9)	21 mei (11)	20 mei (12)
Mediaan legebegin <i>Median onset of laying</i>	17 mei (3)	17 mei (9)	22 mei (11)	20 mei (12)

Bijlage 3. Legselgrootte en aantal uitgevlogen jongen per paar van Fluiters in West-Drenthe in 2012-14 (alleen eerste legsels, met gemiddelde en standaardafwijking). *Clutch size and number of fledglings per pair of Wood Warblers in West-Drenthe in 2012-14 (first clutches only, with means and standard deviations).*

Jaar Year	Legselgrootte <i>Clutch size</i>						Uitgevlogen <i>Fledglings</i>							
	4	5	6	7	x	sd	0	2	3	4	5	6	x	sd
2012	0	3	7	0	5.70	0.45	9	0	0	0	1	0	0.50	1.50
2013	0	0	8	3	6.27	0.45	4	0	1	0	0	6	3.55	2.80
2014	1	2	10	0	5.69	0.61	5	1	0	0	1	6	3.31	2.81