

In deze rubriek worden resultaten van lopende projecten gepresenteerd. Omdat het om bevindingen uit lopend onderzoek gaat, kunnen de uitkomsten nog voorlopig van aard zijn.

Een vergelijking van plaatstrouw en overleving van Bonte Vliegenvangers in het overwinterings- en broedgebied



Overwinterende Bonte Vliegenvanger met Roodkeelbijeneters, Mole Nationaal Park, Ghana, 2 maart 2014 (foto: Sander Bot). *Wintering Pied Flycatcher with Red-throated Bee-eaters.*

Christiaan Both, Wender Bil & Janne Ouweland

Veel van onze langeafstandstrekkingen zijn in wezen Afrikaanse vogels. Zij verblijven het grootste deel van het jaar in Afrika en maken slechts een relatief kort uitstapje naar Europa om hier te broeden. Waar deze soorten in het broedgebied soms goed bestudeerd worden, weten we weinig over waar ze in Afrika zitten en wat ze daar doen, en al helemaal niet of hierin verschillen zijn tussen mannen en vrouwen en jonge en oudere vogels. Door dit gebrek aan kennis hebben we maar een beperkt idee van hoe geavanceerd en complex vogeltrek is. We begrijpen onvoldoende waarom zo veel 'Afrikagangers' in aantal afnemen en kunnen slecht voorspellen hoe deze soorten zich wel of juist niet weten aan te passen aan grote veranderingen in hun leefomgeving. Ook hebben we vaak geen idee of er perioden in de jaarcyclus zijn waarin de sterfte juist hoog of bijzonder laag is.

In individueel gemerkte vogelpopulaties blijkt dat individuen vaak terugkeren naar hetzelfde broedgebied. Dit gegeven gebruiken we om de jaarlijkse overleving te schatten. Een probleem hierbij is dat soms maar een deel van de individuen écht plaatstrouw is en dat vooral jonge vogels, maar soms ook vrouwtjes, meer geneigd zijn te verhuizen naar andere plekken buiten ons bereik. Als we die vogels als dood zouden aanmerken, onderschatten we de jaarlijkse overleving. Een mogelijke manier om onderscheid te maken tussen overleving en dispersie is door de terugkeer naar broed- en overwinteringsgebieden met elkaar te vergelijken. Wanneer bijvoorbeeld blijkt dat de terugkeer naar het lokale broedgebied hoger is voor mannen dan voor vrouwen, maar dat ze in dezelfde mate terugkeren naar hun overwinteringsgebied, dan lijkt de conclusie aannemelijk dat de lagere terugkeer van vrouwen

naar het broedgebied een gevolg is van dispersie. Simultane monitoring van overleving vanaf broed- én overwinteringsgebied maakt het ook mogelijk om een betere schatting te maken van wanneer tijdens de jaarcyclus meer, of juist minder sterfte plaatsvindt (zie box 1 voor uitgebreide uitleg over hoe dit gebruikt kan worden).

Bonte Vliegenvangers *Ficedula hypoleuca* worden al decennialang in detail in de broedgebieden door heel Europa bestudeerd (Lundberg & Alatalo 1992, Sanz 2001, Both *et al.* 2006). Doordat ze in nestkasten broeden kunnen onderzoekers met beperkte inspanning systematisch veel nesten bestuderen en zijn Bonte Vliegenvangers een modelsoort geworden voor het bestuderen van polygamie bij vogels en ecologische effecten van klimaatverandering. Dit staat in schril contrast met wat we weten van hun Afrikaanse overwinteringsgebieden. Er is welgeteld één

goede studiepopulatie in Ivoorkust die meerdere jaren is gevolgd en waarover is gepubliceerd (Salewski *et al.* 2000, Salewski *et al.* 2002a, Salewski *et al.* 2002b).

We weten dat de kans dat Bonte Vliegenvangers terugkeren naar ons studiegebied in Drenthe verschilt tussen volwassen mannen en vrouwen; voor de jaren 2007-14 gemiddeld 35% voor vrouwen en 46% voor mannen (Both *et al.* 2017). Er zijn ook populaties waar dit sekseverschil minder sterk is, zoals in Groot-Brittannië (Lundberg & Alatalo 1992) en Spanje (Sanz 2001), maar in een groot deel van Scandinavië is het verschil juist veel groter (Sanz 2001). De vraag is of dit nu komt doordat vrouwen slechter overleven of doordat vrouwen meer geneigd zijn om in een volgend jaar naar een andere broedplek te verhuizen of door beide. Een gerelateerde vraag is of de plaatstrouw van vliegenvangers aan hun overwinteringsgebied verschilt tussen mannen en vrouwen.

Om een beter inzicht te krijgen in hoe Bonte Vliegenvangers hun jaarcyclus aanpassen aan klimaatverandering onderzoeken we sinds 2017 de ecologie van overwinterende Bonte Vliegenvangers in Comoé Nationaal Park in Ivoorkust. Dit werk bouwt voort op ons eerdere onderzoek in Ghana (Ouwehand 2016) en vindt plaats in hetzelfde gebied waar Salewski van 1994-2002 onderzoek deed aan Palearctische trekvogels, waaronder de Bonte Vliegenvanger. In deze bijdrage willen we een eerste overzicht geven van de terugkeer (of lokale overleving) van geringde Bonte Vliegenvangers naar dit overwinteringsgebied en of dit verschilt tussen mannen en vrouwen. We vergelijken dit met terugkeer van Bonte Vliegenvangers naar onze Drentse studiegebieden.

GEBIEDEN EN METHODES

Comoé Nationaal Park is gelegen in het noordoosten van Ivoorkust (8°30'-9°35'N, 3°00'-4°30'W), beslaat

11491 km² en bestaat voornamelijk uit boomsavanne met daarin kleinere 'boscilanden' van hoger gelegen opgaand bos en galerijbos langs de rivieren (zie Salewski *et al.* 2002a voor een meer uitgebreide omschrijving). Het onderzoek vond vanaf februari 2017 plaats rond het Comoé Research Station (8°46'N, 3°47'W) in het zuidwesten van het park, in een gebied van ca. 98 ha groot. We vergelijken de resultaten met onze bevindingen in Zuidwest-Drenthe (52°49'N 6°27'E), waar we sinds 2007 onderzoek doen met behulp van ca. 1100 nestkasten verspreid over plots in het Dwingelderveld en het Drents-Friese Wold (zie Both *et al.* 2017 voor beschrijving).

In Ivoorkust verblijven individuele Bonte Vliegenvangers veelal op kleine, vaste verblijfplaatsen. Individuen zijn daar gericht gevangen met behulp van mistnetten en het afspelen van roepjes en zang binnen hun verblijfsgebied. Op deze wijze zijn zoveel mogelijk individuen gevangen, maar dit betekent geenszins dat dit bij alle aanwezige individuen is gelukt. Een aanzienlijk deel van de vogels liet zich niet vangen, met name omdat ze vaak slecht reageerden op het afspelen van roepjes en zang (door gebrek aan territorialiteit onder bepaalde omstandigheden). Dit maakt vangen van vogels vooral lastig in open habitat en vereist voldoende geluk en heel veel tijd. In de winter van 2018/19 is een deel van de vogels ook gevangen met een klapval met daarin levende meelwormen, die geplaatst werd onder een zitpositie die geschikt was voor een vogel om op insecten te jagen. In 2017 ving we tussen 13 maart en 1 april, in 2018 tussen 26 februari en 23 april, en in 2019 ving we twee perioden: 8 december 2018-9 januari 2019 en 3 maart -17 april, maar waarnemingsperioden liepen vaak tot eind april wanneer de meeste vliegenvangers reeds waren vertrokken.

Alle individuen werden indien mogelijk in de hand gesekt. Omdat veel vogels later in het seizoen naar een broedkleed ruiden, konden we

gemakkelijk vaststellen of het man-
nen waren. In de andere gevallen zijn de geslachten uiteindelijk vastgesteld via een moleculaire geslachtsbepaling. Leeftijden werden onderscheiden als eerste winter of ouder op basis van de aanwezigheid van juveniele middelste dekveren met witte puntjes, juveniele en adulte buitenste armpendekveren (op basis van sleet en een 'wigje' op de veer), en de aanwezigheid van een schijnbare ruigrens ('*moult limit*'), *tertials* (voor de rui) en de vorm en sleet van staartveren en handpendekveren. Deze leeftijdsschatting is altijd beter voor vogels die werden gevangen voordat er veel rui optrad. Laat in het winterseizoen, wanneer de rui afgerond is, is de leeftijdsschatting vergelijkbaar met de methode bij het ringen van vogels in het broedgebied.

In Ivoorkust kregen alle vogels naast een metalen ring en een combinatie van kleurringen ook een datalogger (*geolocator* - versie met '*light-stalk*') van 0.4 gram aangebracht, die met een harnasje rond de heupjes werd bevestigd. Deze dataloggers registreren lichtniveau's eens per vijf minuten gedurende ca. 10 maanden. De data kunnen uitgelezen worden wanneer de vogels worden teruggevangen. Op basis van deze data kan een grof beeld worden verkregen van waar dit individu is geweest (nauwkeurigheid tussen de 100-200 km voor een periode). In Nederland en Ivoorkust besteedden we veel tijd aan het lokaliseren en terugvangen van gekleurde en geloggerde vogels.

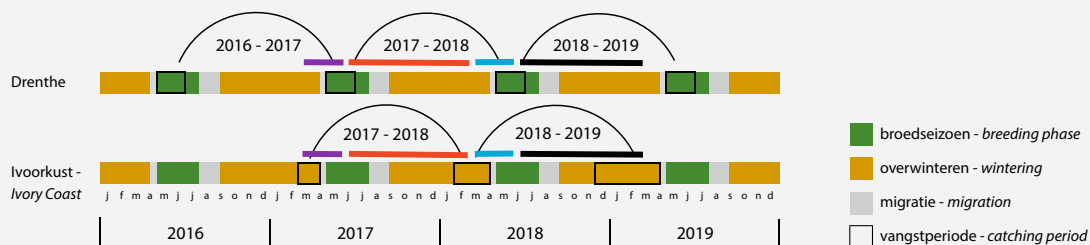
In Drenthe broedt het merendeel van de in onze studiegebieden aanwezige Bonte Vliegenvangers in nestkasten. Bij alle actieve nesten probeerden we beide ouders te vangen; vrouwen vaak wanneer ze zaten te broeden en mannen (en nog niet gevangen vrouwen) terwijl ze jongen van zeven dagen oud voerden. Geslachtsbepaling is in deze fase eenvoudig, omdat alleen vrouwen een duidelijk ontwikkelde broedvlek hebben. We ving ook ongepaarde mannen die bij een nestkast zaten te zingen. Sinds 2011 krijgt een klein deel

Box 1 Schatten van seizoenoverleving van trekvogels vanaf winter- en broedgebied.

Graag willen we weten hoe de overleving van trekvogels door het jaar heen varieert en of bijvoorbeeld veel van de sterfte optreedt tijdens de voorjaars trek. Een probleem bij zangvogels is echter dat dit niet gemakkelijk is vast te stellen, omdat ze geen satellietzenders kunnen dragen. Om toch een schatting te kunnen maken van verschillen in overlevingskans tussen voor- en najaar trek kunnen we gebruik maken van overlevingsschattingen die in het broed- en in het overwinteringsgebied worden gemaakt, zonder dat we waarnemingen aan dezelfde individuen doen in broed- en wintergebied.

We geven een hypothetisch voorbeeld van hoe overlevingsgetallen vanuit de overwinterings- en broedgebieden kunnen helpen om variatie in overleving tussen seizoenen te schatten. Zoals bij ons hier beschreven werk aan Bonte Vliegenvangers is het seizoen opgedeeld in twee ongelijke delen (zie tabel in deze box). In het overwinteringsgebied wordt de overleving geschat van maart tot en met februari en in het broedgebied van juni tot en met mei. Voor beide seizoensdelen staan de (verzonnen) jaarlijkse overlevingsgetallen weergegeven in de tabel en die zijn hetzelfde voor broed- en wintergebied, omdat we aannemen dat de vogels tot dezelfde populatie behoren. De jaaroverleving is het product van de twee seizoenoverlevingen, dus voor broedseizoenen van juni 2016 tot mei 2017 is dat $0.80 * 0.30 = 0.24$. Overleving van broedseizoen 2017 naar 2018 deelt het stuk jaarcyclus van juni 2017-februari 2018 met de jaaroverleving zoals geschat vanuit het overwinteringsgebied tussen maart 2017 en februari 2018 (rode balk in figuur), maar deelt de overleving over de periode maart-mei met de overleving geschat in de winterperiode (het blauwe deel). En omgekeerd: vanuit het overwinteringsgebied is de overleving van maart 2018 tot februari 2019 samengesteld uit een overlappend stuk met de jaaroverleving gemeten in het broedgebied van 2017 naar 2018 (blauwe deel) en een stuk van broedseizoen 2018 naar broedseizoen 2019 (zwarte deel).

De reden dat de jaaroverleving tussen de broedseizoenen van 2016 en 2017 in dit voorbeeld relatief laag is (24%) is vanwege de lage overleving tijdens het voorjaar van 2017. Dit veroorzaakt ook de relatief lage overleving van maart 2017-februari 2018 (zoals gemeten vanuit het wintergebied). Doordat we steeds een gedeelde overleving hebben van een enkel seizoen voor hetzelfde jaar, kunnen we met wat handige rekentruc's op basis van de jaaroverleving vanuit zowel winter- als broedgebied, de seizoenoverleving voor beide seizoenen apart voor ieder jaar schatten. Dit vergt meerdere jaren van overlappende seizoenen, voldoende variatie in overleving tussen jaren en het is ook belangrijk dat je weet dat de vogels die je meet in winter- en broedgebied tot dezelfde populatie behoren. In het huidige voorbeeld wordt de variatie in jaaroverleving vooral bepaald doordat de overleving tijdens de voorjaars trek soms laag en soms hoog is. De omkaderde blokjes in de figuren geven onze vangstperioden weer.



jaar - year	2016	2017	2017	2018	2018	2019	2019
periode period	jun-feb Jun-Feb	mrt-mei Mar-May	jun-feb Jun-Feb	mrt-mei Mar-May	jun-feb Jun-Feb	mrt-mei Mar-May	jun-feb Jun-Feb
overleving per periode survival per period	0.80	0.30	0.85	0.60	0.75	0.50	0.70
vanaf broedgebied from breeding area	0.24		0.51		0.38		
vanaf wintergebied from wintering area		0.26		0.45		0.35	



Richard Ubels

Bonte vliegenvangerman met datalogger, alleen de *light-stalk* is zichtbaar, Aekingerzand, 9 juni 2017. *Pied Flycatcher male with geolocator, the light stalk is visible on the back of the bird.*

van de volwassen vogels een *geolocator*. Voor de vergelijking met Ivoorkust geven we de terugkeer apart weer voor vogels met en zonder logger.

We maken een vergelijking tussen de kans op terugvangen/-zien van mannetjes en -vrouwtjes een jaar na merken tussen Ivoorkust en Drenthe. Voor Drenthe gebruiken we alleen de terugvangsten die gedaan zijn in hetzelfde studiegebiedje, om een goede vergelijking mogelijk te maken met Ivoorkust waar we slechts in één gebied werken en dus geen mogelijke dispersie naar een gebiedje een paar kilometer verderop kunnen waarnemen.

We vergelijken dezelfde jaren (2016-19) waarin we in beide gebieden hebben gewerkt. In de terugkeerkans hebben we ook een aantal vogels meegerekend die we wel met zekerheid op basis van hun kleurringen hebben kunnen identificeren, maar die we niet wis-

ten terug te vangen. We corrigeren de terugkeerkans niet voor verschillen in observatiekans, hoewel we weten dat niet alle vogels die in leven zijn ook echt worden waargenomen. Eerdere analyses laten zien dat we in het broedgebied slechts 72% van de individuen die in leven zijn (omdat we ze in een later jaar wel vangen) ook daadwerkelijk in een broedseizoen waarnemen, hoewel we bijna alle broedende vogels vangen (Both *et al.* 2017). Deze individuen broeden of niet, of hun broedsels gaan in een heel vroeg stadium verloren, of ze broeden buiten onze nestkastgebieden. Hoe groot de observatiekans gedurende de waarneemperiode in Ivoorkust is van Bonte Vliegenvangers weten we nog niet. Aangezien Bonte Vliegenvangers in Ivoorkust geen zang laten horen en zich over het geheel ook heimelijker gedragen dan in het broedgebied is het veel moeilijker om

overwinterende Bonte Vliegenvangers waar te nemen dan broedende vliegenvangers in nestkasten in Drenthe. Hoewel de observatiekans om deze reden mogelijk lager ligt, compenseren we dit waarschijnlijk grotendeels door verhoudingsgewijs veel meer tijd aan het zoeken naar en observeren van Bonte Vliegenvangers in de wintergebieden te spenderen.

In andere, meer gefragmenteerde en verstoorde open bossavannes (in Ghana, 2011) zagen we tijdens ons eerdere onderzoek redelijke plaatstrouw binnen de 'late winterfase' (Ouwehand 2016); *ca.* 60% van de vogels die we ving in februari-maart zagen we tot eind april zeker een keer terug (binnen 1 km²). Het is onduidelijk hoe dit zich verhoudt tot de plaatstrouw binnen de hele winterfase en de observatiekans van in leven zijnde individuen in ons studiegebied in Comoé Nationaal Park, waar

Tabel 1. De kans dat Bonte Vliegenvangers na één jaar terugkeren naar dezelfde locatie voor individuen die op het broedgebied in Zuidwest-Drenthe zijn geringd en individuen die in Comoé (Ivoorkust) zijn geringd. Onderscheid is gemaakt tussen man en vrouw en individuen die met (+) of zonder (o) *geolocator* werden uitgerust. In Ivoorkust zijn alle vogels met zo'n logger uitgerust. Voor Drenthe is de periode tussen twee broedseizoenen, terwijl in Ivoorkust de periode loopt van maart/april tot maart/april in het opeenvolgende jaar. We hebben de Ivoorkustgetallen halverwege geplaatst om aan te geven dat het om een iets andere periode gaat. De terugkomst in Drenthe van 2016-17 deelt de voorjaarsrekperiode met die van vogels in Ivoorkust geringd in 2017, maar de najaarstrek van deze vogels wordt weer gedeeld met de terugkeer van de Drentse vogels tussen 2017-18 (zie ook figuur in de box). *Return rate of ringed adult Pied Flycatchers after the year of marking to a breeding area in Southwest Drenthe (NL) and a wintering area in Comoé National Park (Ivory Coast). A distinction is made for individuals equipped with (+) or without (o) a geolocator logger. In Ivory Coast all individuals were equipped with such a logger. Return to Drenthe is between two consecutive breeding seasons. For Ivory Coast it is between March/April (prior to spring departure) and March/April in the subsequent year. To emphasize that periods differ, we placed the Ivory Coast estimates halfway between two seasons for Drenthe. Note that the return rate from breeding season 2016 to breeding season 2017 shares the spring migration period (and the associated survival during this period) with the return rate to Ivory Coast between March 2017 and March 2018. However, the autumn migration period of 2017 is shared between the return rates from breeding season 2017 to 2018, and the winter return rate between March 2017 and March 2018 (see figure in box).*

geslacht sex	ringlocatie ringing location	logger	terugkomst % return %					
			2016-2017		2017-2018		2018-2019	
man male	Drenthe	o	35,8%	(232)	35,0%	(200)	42,1%	(202)
		+	24,4%	(41)	23,3%	(30)	40,0%	(25)
	Ivoorkust Ivory Coast	+		20,0%	(20)	46,2%	(26)	
vrouw female	Drenthe	o	36,3%	(248)	21,3%	(221)	26,5%	(185)
		+		(0)		(0)	28,6%	(15)
	Ivoorkust Ivory Coast	+		35,7%	(14)	33,0%	(12)	

wij vooral werken in goeddeels onaangestaste boshabitats in bossavanne, die zeldzaam zijn in deze regio. Hieronder beperken we ons tot de weergave van de ruwe getallen zonder statistiek om te onderzoeken of verschillen mogelijk door toeval tot stand komen. De steekproeven zijn immers nog klein.

RESULTATEN EN DISCUSSIE

Vergelijking in terugkeer tussen Drenthe en Ivoorkust

Bonte vliegenvangermannen lijken eenzelfde mate van plaatstrouw te hebben aan hun Ivoiriaanse overwinteringsgebied als aan hun Drentse broedgebied (tabel 1). Omdat het dragen van een logger een effect op de lokale terugkeer van vogels kan hebben (Briik *et al.* 2019), is de vergelijking van plaatstrouw tussen vogels in Ivoorkust en Drenthe het netst binnen de groep vogels die een *geolocator* hebben gehad. Tussen de broedseizoenen van 2016-17 en 2017-18 was de lokale terugkeer van mannen met *geoloca-*

tors beduidend lager in Drenthe dan tussen 2018-19. Vergelijken we dat met de terugkeer in Comoé Nationaal Park dan valt op dat tussen maart 2017 en maart 2018 de terugkeer van mannen met logger ook laag is, terwijl die in het daaropvolgende jaar juist hoog is. De lage terugkeer van broedseizoen 2016 naar 2017 kan verklaard worden door slechte overleving tijdens de voorjaarsrek van 2017, omdat ook de terugkeer van maart 2017 naar maart 2018 in Ivoorkust slecht was (en de enige overlap zit daar in de voorjaarsrekperiode; 'paarse periode' in box 1). Echter, we vonden in Drenthe ook een relatief slechte terugkeer (23,3%) tussen de broedseizoenen van 2017 en 2018, maar zien dat niet terug vanuit Ivoorkust tussen maart 2018 en maart 2019, dus geen indicatie voor opnieuw een zware voorjaarsrek. De waargenomen lage terugkeer in het broedseizoen van 2018 in Drenthe zou verklaard kunnen worden door slechte omstandigheden tijdens de najaarsrek en vroege winterperiode van 2017, want dat is de periode van overlap tussen de broedseizoenen van

2017 en 2018 en winterperiode 2017/18 ('rode periode' in box 1). Dit voorbeeld illustreert dat een goede schatting van seizoenoverleving meerdere jaren vereist van overlappende seizoenen vanaf het winter en broedgebied, en op basis van deze getallen kunnen we dus nog geen conclusies trekken.

Bonte vliegenvangervrouwen hebben gemiddeld een lagere terugkeer kans naar hun broedgebied dan mannen, wat voor de drie besproken jaren vooral opgaat voor 2017-18 en 2018-19 (tabel 1, vergelijk vooral de vogels zonder *geolocator*). In de terugkeer kans naar het overwinteringsgebied verschillen mannen en vrouwen niet heel sterk. Alleen in het broedseizoen 2018 zijn vrouwen met *geolocators* uitgerust en de terugkeer kans van vrouwen naar het broedgebied en overwinteringsgebied is voor dit jaar heel vergelijkbaar.

Voor Bonte Vliegenvangers geldt dus wellicht dat terugkeer naar het overwinteringsgebied vergelijkbaar is aan terugkeer naar het broedgebied (zie ook Salewski *et al.* 2000). Dat wijst er dus op dat plaatstrouw vergelijkbaar

is tussen broed- en overwinteringsgebied. De lage lokale terugkeer kans van Scandinavische bonte vliegenvangervrouwen in noordelijker broedpopulaties (Sanz 2001) zou er zelfs op kunnen wijzen dat plaatstrouw aan overwinteringsgebieden hoger is dan aan broedgebieden. We weten echter niet of Bonte Vliegenvangers op andere overwinteringsplekken in Afrika eenzelfde mate van plaatstrouw hebben zoals waargenomen in Ivoorkust. Voor Paapjes *Saxicola rubetra* suggereren Blackburn & Cresswell (2016) dat plaatstrouw inderdaad hoger is aan het Nigeriaanse overwinteringsgebied dan aan broedgebieden. Ook Grauwe Kiekendieven *Circus pygargus* lijken een sterkere mate van plaatstrouw aan hun verschillende overwinteringsgebieden te hebben dan aan hun broedgebied (Schlaich *et al.* 2019). Andere soorten zijn waarschijnlijk veel minder plaatsrouw: Salewki *et al.* (2000) ving bijvoorbeeld geen enkele van de 110 Fitissen *Phylloscopus trochilus* die zij in Ivoorkust ringden in latere jaren terug.

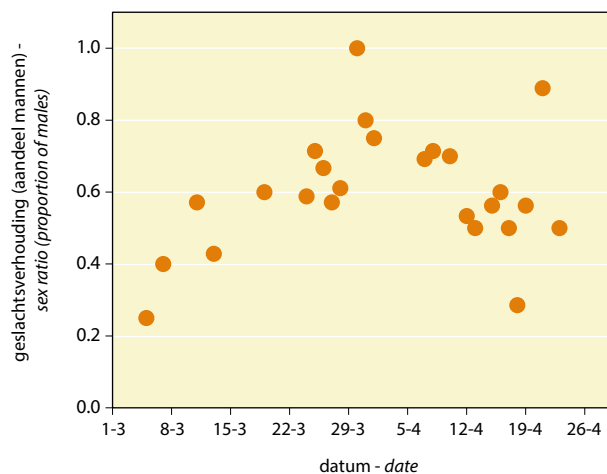
Verschillen in geslachtsverhouding

In Ivoorkust ving we meer mannen (46) dan vrouwen (26). In 2017 was dit 59% man en in 2018 68%. Dit kan op een lagere overleving van vrouwen wijzen.

Het is echter onbekend of vrouwen minder goed op het afspelen van vliegenvangergeluid reageren dan mannen in de winterperiode en of vrouwen zich meer concentreren in andere gebieden. In ons eerdere werk in Ghana (Ouwehand 2016) was 74% man (van N=72), maar leken seksen weinig te verschillen in de kans dat zij werden gevangen in meer opgaande (natuurlijker) boshabitats of in verstoorde boom-/struiksavanne en agrarische plekken (lokale habitatverschillen). In Ghana was de scheve geslachtsverhouding met meer dan 60% man ook zichtbaar in visuele waarnemingen (zonder het afspelen van roep en zang) vanaf de tweede helft van maart (figuur 1). Op dat moment waren vogels voldoende ver naar het broedkleed geruid om 'typische' mannen (door hun grijze of zwarte zomerkleed) te onderscheiden van 'vrouw-types' (vrouwen of bruine mannen). Na de eerste week van april zwakte dit percentage weer af, aangezien de eerste mannen al vertrekken voor de voorjaars trek, terwijl de vrouwen later uit het gebied vertrekken (b.v. Ouwehand & Both 2017).

Omdat in vrijwel alle broedgebieden waar waarnemingen van zijn vrouwtjes op een jongere leeftijd gaan broeden dan mannetjes (die vaak één of twee

jaar overslaan voordat ze beginnen; Both *et al.* 2017), is het waarschijnlijk dat er meer mannen dan vrouwen in bonte vliegenvangerpopulaties zijn. Dit wordt ook enigszins ondersteund door de leeftjdsverdeling bij mannen en vrouwen gevangen in Ivoorkust. Van de eerstejaars vogels was 56% man, terwijl voor oudere vogels 68% man is. Aannemende dat we met gelijke geslachtsverhouding beginnen bij de geboorte en mannen en vrouwen zich in gelijke mate verdelen over het overwinteringshabitat, zou de lagere overleving van vrouwen moeten leiden tot een toename van mannen op latere leeftijd. Onze waarnemingen zijn hiermee consistent. Een alternatieve verklaring kan zijn dat beide geslachten verschillen in waar ze overwinteren en dat er verschillen in plaatstrouw zijn tussen geslachten en leeftijden, die de oorzaak kunnen zijn voor verschillen in lokale terugkeer kans. Daarbij moet vooral bedacht worden dat de vangsten in Comoé plaatsvinden in relatief onaangestast bebost habitat dat zeldzaam is in deze regio. Hoe representatief dit is voor andere overwinteringsgebieden weten we niet, hoewel de eerder genoemde waarnemingen uit Ghana het beeld van een mannenoverschot in de winterpopulatie ondersteunen.



Figuur 1. Verandering van de geschatte geslachtsverhouding op basis van veldwaarnemingen aan het verenkleed (kleur rug en kop, kopvlekken, witte vleugelvlekken) van Bonte Vliegenvangers gedurende het seizoen in Ghana in 2011. Geslachtsverhouding is uitgedrukt in het aandeel mannen en ieder punt is gebaseerd op minimaal tien individuen. De toename in de eerste helft van maart komt doordat de meeste Bonte Vliegenvangers nog van winter- naar broedkleed ruiden, terwijl de afname na 10 april mogelijk komt doordat mannen eerder vertrekken dan vrouwen. De meeste bonte vliegenvangermannen in deze winterpopulatie hadden een donker verenkleed voordat ze vertrokken. Het kleine aandeel bruine mannen in het veld kan voor vrouw zijn aangezien (Ouwehand 2016). *Seasonal change in estimated sex-ratio of Pied Flycatchers based on field observations on plumage characteristics (colour of upperparts, forehead patches, white wing patches) during late winter in Ghana, 2011. Sex ratio is expressed as proportion of males, each estimate being based on at least ten individuals. The increase in the first half of March results from individuals moulting from winter to breeding plumage. The decline after 10 April is likely caused by males departing earlier than females. In this population most males moulted into a distinct dark breeding plumage, although a small fraction of brown males may have been mistaken for females (Ouwehand 2016).*



Janne Ouwehand

Bonte Vliegenvangers overwinteren in verschillende savanne- en boshabitats, zoals in deze open bossavanne met zijn opvallende termietenheuvels, Comoé Nationaal Park, 28 maart 2017. *Pied Flycatchers winter in different savanna and forest habitats, like this open woodland savanna with characteristic termite mounds.*

Wat leren we hieruit van de jaarcyclus van langeafstandtrekkers?

Wanneer we de lokale terugkeer naar broed- en wintergebied met elkaar willen vergelijken om tot uitspraken te komen over mogelijke verschillen in overleving tussen leeftijden en geslachten, en tussen seizoenen, moeten we wel weten of het om dezelfde populatie gaat. Of in andere woorden: overwinteren Drentse broedvogels mogelijk in Comoé en broeden overwinterende Comoé vogels wel in Drenthe? Eerdere analyses lieten zien dat de meeste Drentse loggervogels iets westelijker overwinteren dan Comoé (Ouwehand *et al.* 2016, Ouwehand pers. med.), terwijl een groot deel van de Comoé-vogels in westelijk Rusland/Oekraïne lijkt te broeden (met tot nu toe twee individuen die naar West- en Centraal-Europa trokken). Vermoedelijk hebben we dus met andere kernpopulaties te maken, die enigszins mixen (zie voor groter plaatje van connectiviteit Ouwehand *et al.* 2016), wat een vergelijking duidelijk bemoeilijkt.

Eén van de interessante toepas-

singen van tegelijkertijd werken aan lokale overleving vanuit overwinterings- en broedgebieden van dezelfde populatie is dat we hiermee beter in staat worden gesteld om te berekenen wanneer in de jaarcyclus de grootste mortaliteit plaatsvindt (Rushing *et al.* 2017). Op basis van dit soort berekeningen komen Amerikaanse onderzoekers tot de conclusie dat de meeste sterfte bij de Amerikaanse Boslijster *Hylocichla mustelina* plaatsvindt tijdens de voorjaarstrek, terwijl sterfte heel laag is tijdens het broedseizoen en de overwintering (Rushing *et al.* 2017). Zij komen ook tot de conclusie dat de meeste sterfte optreedt tijdens de eerste voorjaarstrek (eerstejaars boslijsters keren veel minder vaak terug naar hun overwinteringsgebied dan oudere vogels). Dit wordt echter niet ondersteund door onderzoek aan overwinterende Paapjes vanuit Nigeria (Blackburn & Cresswell 2016) en ook onze gegevens laten dit niet zien.

We zijn nog lang niet zo ver dat we voor onze bonte vliegenvangerpopulatie per seizoen de overleving kun-

nen schatten, maar dit is één van de zaken die we in de toekomst willen doen. Daarmee zouden we kunnen onderzoeken wat de ecologische condities zijn die sommige voor- of najaars zwaar maken en andere juist minder, en of dit aan het veranderen is nu zowel het klimaat als het habitat in snel tempo veranderen.

DANKWOORD

Rob Bijlsma en Richard Ubels hebben een belangrijke bijdrage geleverd in het veldwerk, naast vele anderen die als student, promovendus, postdoc of vrijwilliger hierbij betrokken zijn geweest. Rob, Eddy Wymenga en Romke Kleefstra leverden ook commentaar op een eerdere versie van deze bijdrage. Veldwerk in Afrika werd mogelijk gemaakt door beurzen van het Schure-Beijerink Popping fonds, het KNAW Ecologie fonds, een VENI-beurs, een National Geographic Society Explorer grant (WW1-294R18), Vogelbescherming Nederland en een Open Competitiebeurs van NWO.

LITERATUUR

- Blackburn W. & W. Cresswell 2016. High within-winter and annual survival rates in a declining Afro-Palaearctic migratory bird suggest that wintering conditions do not limit populations. *Ibis* 158: 92-105.
- Both C., C. Burger, J. Ouweland, J.M. Samplonius, R. Ubels & R.G. Bijlsma 2017. Delayed age at first breeding and experimental removals show large non-breeding surplus in Pied Flycatchers. *Ardea* 105: 43-60.
- Both C., J.J. Sanz, A.A. Artemyev, B. Blaauw, R.J. Cowie, A.J. Dekhuijzen, A. Enemar, A. Järvinen, N.E.I. Nyholm, J. Potti, P.-A. Ravussin, B. Silverin, F.M. Slater, L.V. Sokolov, W. Winkel, J. Wright & H. Zang 2006. Pied flycatchers travelling from Africa to breed in Europe: differential effects of winter and migration conditions on breeding date. *Ardea* 94: 511-525.
- Briik V., J. Kolecek, M. Burgess, S. Hahn, D. Humple, M. Krist, J. Ouweland, E.L. Weiser, P. Adamik, J.A. Alves, D. Arlt, S. Barisic, D. Becker, E.J. Belda, V. Beran, C. Both, S.P. Bravo, M. Briedis, B. Chutny, D. Cikovic, N.W. Cooper, J.S. Costa, V.R. Cueto, T. Emmenegger, K. Fraser, O. Gilg, M. Guerrero, M.T. Hallworth, C. Hewson, F. Jiguet, J.A. Johnson, T. Kelly, D. Kishkinev, M. Leconte, T. Lislevand, S. Lisovski, C. Lopez, K.P. McFarland, P.P. Marra, S.M. Matsuoka, P. Matyjasiak, C.M. Meier, B. Metzger, J.S. Monros, R. Neumann, A. Newman, R. Norris, T. Part, V. Pavel, N. Perlut, M. Piha, J. Reneerkens, C.C. Rimmer, A. Roberto-Charron, C. Scandolara, N. Sokolova, M. Takenaka, D. Tolkmitt, H. van Oosten, A.H.J. Wellbrock, H. Wheeler, J. van der Winden, K. Witte, B.K. Woodworth & P. Prochazka 2019. Weak effects of geolocators on small birds: A meta-analysis controlled for phylogeny and publication bias. *Journal of Animal Ecology* (early view).
- Lundberg A. & R. V. Alatalo 1992. The Pied Flycatcher. T. & A.D. Poyser, Londen.
- Ouweland J. 2016. Tracking changes in Pied Flycatchers: Annual cycle adaptation in an Afro-Palaearctic migrant. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.
- Ouweland 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.
- Ouweland 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.
- 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.
- Salewski V., F. Bairlein & B. Leisler 2000. Recurrence of some palearctic migrant passerine species in West Africa. *Ringling & Migration* 20: 29-30.
- Salewski V., F. Bairlein & B. Leisler 2002a. Different wintering strategies of two palearctic migrants in West Africa - a consequence of foraging strategies. *Ibis* 144: 85-93.
- Salewski V., K.H. Falk, F. Bairlein & B. Leisler 2002b. Numbers, body mass and fat scores of three Palearctic migrants at a constant effort mist netting site in Ivory Coast, West Africa. *Ardea* 90: 479-487.
- Sanz J. J. 2001. Latitudinal variation in female local return rates in the philopatric pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Auk* 118: 539-543.
- Schlaich A.E., V. Bretagnolle, C. Both, B. Koks & R.H.G. Klaassen 2019. On the wintering ecology of Montagu's Harriers in West Africa: a detailed description of site use throughout the winter in relation to varying annual environmental conditions. *Ardea* (in druk).

Christiaan Both, Wender Bil & Janne Ouweland, Conservation Ecology Group, Groningen Institute for Evolutionary LifeSciences, Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 11103, 9700 CC Groningen; c.both@rug.nl

A comparison of site fidelity and survival of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in the wintering and breeding areas

Little is known about the ecology of Palearctic migrant passerines at their African wintering grounds, despite that they spend most of their annual cycle in Africa. Here we report about our ongoing work on Pied Flycatchers, that we study both at their wintering grounds in Comoé National Park (Ivory Coast) and at their breeding grounds in Drenthe (the Netherlands). We show that local return rates of ringed adults with geolocator loggers is quite similar

for male flycatchers to Comoé and Drenthe, whereas for females return rates seem slightly higher to Comoé than to Drenthe (Tab. 1). In both years in which we caught Pied Flycatchers in Comoé, the sex ratio was male biased (total 46 males, 26 females). Also our earlier field observations in Ghana showed an overall male-bias, which changed during the late-winter and spring season (Fig. 1). This male bias is consistent with earlier results from the

breeding areas, where males normally recruit into the breeding population at a later age than females. We do not yet know where and when in the annual cycle this sex-ratio bias arises. In box 1 we describe how simultaneous estimates of annual survival from both breeding and wintering areas allow us to better estimate whether and how survival varies throughout annual cycle periods, using a hypothetical dataset.