

Zangintensiteit en -type van Fluiters als maat voor paarstatus, broedsucces en trefkans



Het ultieme voorjaar: een ongepaarde Fluiter wappert zijn baltsvlucht door een ontluikend loofbos, Lauwersmeer, 15 mei 2011. *The ultimate spring: an unmated Wood Warbler in full display in a freshly foliated deciduous forest.* (foto Roef Mulder)

Het horen van een zingende Fluiter is een vreugdevol moment. Uit de zanggewoonten van Fluiters zijn veel biologisch relevante gegevens af te leiden. Die gewoonten hebben bovendien een effect op de jaarlijkse trefkans. Kortom, wat zegt een zingende fluiter eigenlijk?

Rob G. Bijlsma

Zangvogels – *nomen est omen* – zingen. Maar daar is dan ook alles mee gezegd. De variatie in zangintensiteit is enorm, afhankelijk van soort, individu, status, tijdstip (dag, seizoen, jaar) en weer. Dat zorgt voor allerlei methodologische problemen voor de inventariseerder van broedvogels. (En dan leven we nog in de gematigde klimaatzone, waar vrouwtjes zelden zingen, bij de Fluiter *Phylloscopus sibilatrix* zelfs nooit.) Aan de andere kant, de scherpe waarnemer kan uit de zang opmaken in welk broedstadium de vogels verkeren. Dat kan op zijn beurt antwoord geven op biologisch relevante vragen rond fenologie, protandrie (het eerder op de broedplaatsen aankomen van mannetjes dan vrouwtjes), paarvorming en broedsucces (Amrhein *et al.* 2007, Bijlsma 2013a, Neubauer & Sikora 2013). Maar het roept ook vragen op over eventuele kosten die zingende vogels (moeten) maken bij het verwerven en monopoliseren van een vrouwtje of bij de instandhouding van een territorium. Hoewel er laboratoriumstudies zijn die beweren dat zingen energetisch nauwelijks extra kosten met zich meebrengt (Horn *et al.* 1995, Ward *et al.* 2004), is dat weinig aannemelijk. In het wild

moeten vogels niet alleen zingen, maar ook van zangpost wisselen, eventueel baltsvluchten maken, vrouwtjes achterna zitten, aanpalende mannetjes terechtwijzen bij grensoverschrijdingen, en ondertussen foerageren en predatoren vermijden. Dat alles onder uiteenlopende omstandigheden. Niets in het leven is gratis (Searcy & Nowicki 2008). Waarom zou zingen dan een fluitje van een cent zijn?

Al deze overwegingen speelden door mijn hoofd als ik de Fluiters naast mijn huis passeerde, de vleesgeworden uitnodiging voor de nieuwsgierige waarnemer tot het doen van een extra inspanning. Of zoals Schiermann (1930) het formuleerde: "*Dieser Fund regte zur längereren Beobachtung des Vogels an*". Wat een ijver, wat een zangstrofes strooide deze vogel om zich heen. En dan die baltsvluchtjes, het energieke meetrillen bij de afloop van de zang, keelveren uitgezet, kopje pront omhoog. Ook verderop in het terrein zong het fluiterkorps er lustig op los. Doordat ik die vogels op de voet volgde, wist ik vrij nauwkeurig hun aankomstdatum, wanneer ze gepaard raakten (indien al), de start van de eileg en de vorderingen in het broedverloop daarna (Bijlsma 2012, 2013a, 2013b, 2014a, 2014b). Ik vroeg me af: hoeveel moet een fluitermannetje zingen alvorens gepaard te raken (inspanning versus succes bij het verwerken van een vrouwtje), hoe lang zingen ongepaarde mannen door voordat ze het broedseizoen voor gezien houden, en hoe accuraat is registratie van de zang als middel om aantallen en broedsucces te meten? Of: hoe trefkansen en ecologie samenkomen.

PLAATS EN WERKWIJZE

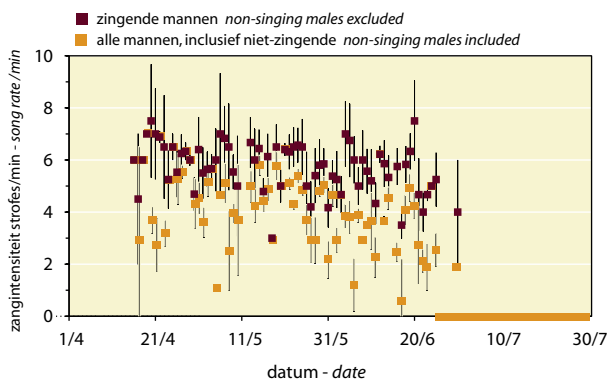
Mijn fluiteronderzoek vindt overwegend plaats in West-Drenthe, met Berkenheuvel als kerngebied (Bijlsma 2012, 2013a, 2013b, 2014a, 2014b). Het betreft gemengd bos met een stevige component loofhout, vooral Grove Den *Pinus sylvestris* met Zomereik *Quercus robur*, Berk *Betula pubescens*, Lijsterbes *Sorbus aucuparia* en Vuilboom *Rhamnus frangula*. In dit artikel zijn ook oudere waarnemingen gebruikt, vericht op de Zuidwest-Veluwe Gld in 1974-2015. Doordat ik dagelijks in het veld zit, kan ik voor de meeste Fluiters de exacte aankomstdag vaststellen, alsook de dag waarop een man gepaard raakt op grond van de abrupte gedragsverandering die daarbij optreedt; Bijlsma 2013a). Elke dag noteer ik van elke waargenomen Fluiters plaats, tijd en gedrag, in 2015 tevens zangintensiteit (aantal strofes per minuut), zangtype (volle zang of kortzang, die laatste indicatief voor een gepaarde vogel; Bijlsma 2012, 2013a), óf er gezongen wordt (nul-waarnemingen in bezette territoria) en roepjes. Veel territoria worden meerdere malen per dag bemonsterd, afhankelijk van hoe vaak ik in de buurt ben. Van de gepaarde vogels houd ik het broedverloop bij, van nestbouw tot afloop (Bijlsma 2012). Nestcontroles bij Fluiters lijken geen ef-

fect te hebben op het broedsucces. Dat althans suggereert een vergelijking van het broedsucces van 58 nesten die ik in de nestbouwfase vond. Elf van die nesten controleerde ik niet meer na die eerste waarneming van nestbouw, behalve om te kijken of ze succesvol waren (poepjes van uitgevlogen jongen voor de nestopening, schilfers van bloedspoelen in nest, uitgewoende nestkom). De overige 47 nesten controleerde ik één of meerdere malen in ei- en jongenfase tot aan mislukking of uitvliegen. Zeven van de elf niet-gecontroleerde nesten mislukten, tegen 21 van de 47 nesten die wel werden gecontroleerd ($\chi^2=1.28$, $P=0.26$, niet significant).

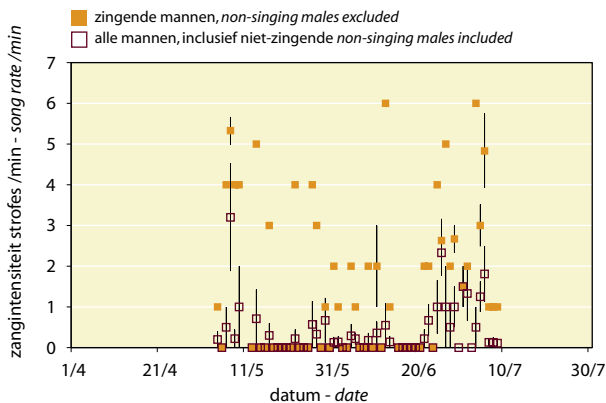
Elk jaar probeer ik zo veel mogelijk Fluiters te vangen met mistnet en lokzang (ongepaarde mannen) of met een mistnet voor het nest (man en vrouw). De gevangen vogels worden geringd (geen kleurringen): mannen rechts, vrouwen links. Fluiters zijn in het broedseizoen eenvoudig te seksen: alleen mannen zingen, alleen vrouwen hebben een broedvlek. Van de gevangen vogels noteer ik gewicht (digitaal tot 0.1 g nauwkeurig), vleugellengte (maximaal gestrekt en vleugelbocht recht geduwd, tot 0.5 mm nauwkeurig), lengte van handpen 8 (geteld van binnen naar buiten, tot 0.5 mm nauwkeurig), tarsus (standaardmethode volgens figuur 12 in Svensson 1984), tarsus + hiel, laterale pootdikte net boven de voet, en kop + snavel (alle maten met schuifmaat tot 0.1 mm nauwkeurig). Geen van deze maten leverde een significant verschil op tussen mannen (32 gepaarde en 54 ongepaarde, inclusief enkele hervangsten binnen hetzelfde jaar) en vrouwen ($N=33$).

De zangintensiteit noteerde ik op een ruwe, maar makkelijke manier, namelijk als aantal strofes per minuut. Dat doet geen recht aan individuele variaties in duur van de strofe. In het veld onderscheid maken naar twee zangtypen is cruciaal, omdat het zangtype diagnostisch is voor de status van de vogel: ongepaard (volzang) of gepaard (kortzang). Volle zang betreft de versnellende triller die uitmondt in een snorrende eindzang. Niet zelden maakt de vogel tegelijk een wapperende horizontale baltsvlucht in de versnellende fase van de zangstrofe. De kortzang ontbeert de versnellende aanloop en beperkt zich tot een korte, meer staccato klinkende triller zonder het snorrende van de volle zang. Wappervluchten zul je kortzangende vogels niet zien maken. Eenmaal beide gehoord hebbende is het verschil evident (zie Glutz von Blotzheim & Bauer 1991 voor een uitgebreide analyse van de geluiden en figuur 6 in Temrin *et al.* 1984 voor spectrogrammen van vol- en kortzang).

Kort door de bocht: een stille vogel is gepaard of afwezig. Dat laatste kan worden getoetst door even op een eerder vastgestelde zangplek rond te struinen. Levert struinen geen reactie op, dan is de vogel vermoedelijk echt weg; in geen enkel geval vermocht afspelen van de zang een reactie op te leveren (16x getoetst in 2015, telkens 2 minuten). Begint een vogel 'pju' te roepen, dan is er een nest en is de vogel dus gepaard (enig rondhangen op die plek kan dat valideren



Figuur 1. Zangfrequentie van Fluiters op Berkenheuvel in 2015 in de loop van het seizoen, uitgedrukt als gemiddeld aantal volle zangstrofes per minuut \pm SE (745 waarnemingen tussen 17 april en 30 juli, inclusief niet-zingende vogels). De eerste vol zingende Fluiters werd op 17 april gehoord, de laatste op 1 juli. *Song rate of Wood Warblers on Berkenheuvel in 2015 (745 observations between 17 April and 30 July, not necessarily singing), expressed as mean number of full songs per minute \pm SE. The first Wood Warbler with full song was heard on 17 April, the last on 1 July.*



Figuur 2. Intensiteit van de kortzang van Fluiters op Berkenheuvel in 2015 in de loop van het seizoen, uitgedrukt als gemiddeld aantal strofes per minuut \pm SE. *Song rate of Wood Warblers on Berkenheuvel between 17 April and 31 July 2015, expressed as mean number of short songs per minute \pm SE. The first short song was heard on 6 May, the last on 10 July.*

doordat de vrouw van het nest komt en mee gaat roepen). Afwezigheid kan ook betekenen: tijdelijk verkast naar een andere plek om daar te zingen. Zulke polyterritoriale mannen kunnen gepaarde vogels zijn die een tweede vrouw proberen te lokken (in mijn onderzoek maximaal 1000 m tussen nest en tweede zangplek), maar ook ongepaarde mannetjes die twee tot vijf alternerende of opeenvolgende zangplekken kunnen bezetten (80-1750 m uit elkaar gelegen). Deze waarnemingen van polyterritoriale vogels zijn gebaseerd op hervangsten van geringde vogels en waargenomen verplaatsingen.

RESULTATEN

Zangintensiteit over het seizoen

Zonder onderscheid te maken naar broedstadium bleef de intensiteit van de volle zang vanaf het moment van aankomst, in dit geval op 17 april 2015, tot eind juni hoog (figuur 1). Er zat een geleidelijk dalende trend in, maar pas na 26 juni hield het fluitervolk abrupt zijn mond. Die datum was voor tenminste acht dagelijks gevolgde ongepaarde Fluiters de ultieme stop op zang (soms één of twee dagen eerder).

Figuur 1 laat niet meer zien dan dat Fluiters ruim twee maanden aaneen zingend te horen zijn. Voor de individuele Fluiters lag dat anders, want afhankelijk van zijn status als broedvogel (tabel 1). De zangintensiteit was, met gemiddeld ruim vijf strofes per minuut, het hoogst zolang de mannetjes ongepaard waren. Zodra er een vrouwtje opdook, verminderde de zangintensiteit met bijna de helft (en was de enkeltonige 'pju'-roep vaker te horen). Actieve zang bleef te horen tijdens de paarvorming en de nestbouw, maar werd sterk verminderd in de eilegfase en daarna, tot het vrijwel achterwege bleef in de nestjongenfase. Zelfs afspelen van zang in het territorium kon Fluiters dan niet tot zang verleiden. Sterker nog, ze reageerden eerder met heimelijk gedrag dan dat ze werden aangespoord tot zang (3x vastgesteld in verschillende territoria).

De ongepaarde vogels bleven het hele seizoen in nagevoeg dezelfde intensiteit zingen, evenals de enkele polyterritoriale mannen die naast een nestplek (waar ze overwegend stil waren) een tweede territorium bezet hielden en daar een deel van de dag actief zongen. De zangintensiteit van polyterritoriale mannen was in hun tweede territorium bijna gelijk aan die van ongepaarde mannen (tabel 1). In de laatste week van juni kwam er abrupt de klad in.

Zangintensiteit naar broedstadium

Fluitermannetjes begonnen direct te zingen na aankomst op de broedplaatsen (voor zover dat is na te gaan; een stille man wordt vrijwel zeker gemist en de aankomst in zo'n geval verkeerd gedateerd). In de vroege aankomstfase leek de zangintensiteit van ongepaarde mannen soms iets te haperen (figuur 1), wat vooral was terug te voeren op Fluiters die 's ochtends zongen maar 's middags langdurig stilvielen. Zulke zanghiaten bij ongepaarde mannen waren schaars verderop in het broedseizoen. De intensiteit van de volle zang verminderde drastisch tijdens de paarvorming en de nestbouw (dat laatste door het vrouwtje; het mannetje beperkt zich tot begeleiding) van bijna zes strofes per minuut naar iets meer dan drie (tabel 1). Tijdens de eileg en de incubatie zongen de mannetjes nog slechts bij uitzondering, daarna helemaal niet meer.

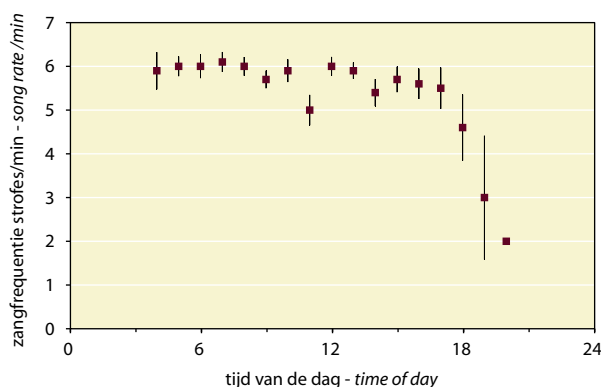
De kortzang was te horen vanaf het moment van paarvorming. Naarmate de frequentie van de volle zang van gepaarde vogels in de loop van de broedcyclus afnam, steeg

de frequentie van de kortzang (tabel 1, figuur 2). Het aantal strofes kortzang was echter bijna altijd beduidend geringer dan wanneer de volle zang ten gehore werd gebracht. De meeste kortzang werd tijdens de incubatie gehoord. Het bebroeden van de eieren gebeurt uitsluitend door het vrouwtje, dat om de 10-20 minuten van het nest gaat om te foerageren (en dan één tot vier maal per minuut 'pju' liet horen). Ze wordt daarbij gevolgd door het mannetje, stil of met kortzang. Ook in de eerste zeven dagen van de jongenfase, wanneer de jongen nog langdurig door het vrouwtje worden bebroed, was de kortzang te horen. Daarna was het gedaan met zang door gepaarde broedvogels (afgezien van volle zang door polyterritoriale mannen).

Daarmee was overigens niet de grote stilte ingevallen. Omgekeerd evenredig aan de zang nam de roepintensiteit in de loop van de jongenfase toe, eerst alleen als het vrouwtje even van de jongen was (om de 20-30 minuten), later nagenoeg permanent als man en vrouw prooi aansleepten voor de jongen (vanaf de zevende levensdag toenemend naar een piek rond dag 12-13, het moment van uitvliegen). In die laatste fase konden oudervogels per individu 40-50x per minuut 'pju' roepen, een onmiskenbaar baken in het bos. Na het uitvliegen was het vrijwel onmiddellijk gedaan met langdurig roepen. Alleen de bedelende jongen waren dan nog frequent te horen, met een hoog en snel 'tie-tie-tie', overgaand in zacht geknars tijdens een voeding, de oudervogels sporadisch met een 'pju' (nooit langdurig achtereen, tenzij er een roofvijand in de buurt was).

Zangintensiteit over de dag

In de periode dat er Fluiters op de broedplaatsen zijn, is het per dag 14 tot 17 uur licht. Bijna die hele periode van daglicht werd door (ongepaarde) Fluiters benut om te zingen met een frequentie van bijna zes volle zangstrofes per minuut (figuur 3). Pas in de vroege avond zakte de zangintensiteit



Figuur 3. Zangfrequentie van Fluiters over de dag (tijdstippen in zomertijd, N=708, 7-56 waarnemingen/uur afgezien van 19 en 20 uur met respectievelijk 2 en 1 waarnemingen) op Berkenheuvel in 2015, uitgedrukt als gemiddeld aantal volle zangstrofes per minuut \pm SE. *Song rate of Wood Warblers throughout the day (summer time) in Berkenheuvel in 2015, expressed as number of full songs per minute \pm SE (N=708, 7-56 records/h, except for 19 and 20 h with respectively 2 and 1 records).*

zichtbaar in, al bleven ze gemiddeld enkele strofes per minuut produceren.

Totale zanginspanning

Fluiters produceerden één tot elf strofes volle zang per minuut. De meerderheid van de ongepaarde mannetjes zong met een frequentie van zes strofes per minuut, de gepaarde (maar nog niet nestelende) Fluiters en polyterritoriale mannetjes in hun tweede territorium gemiddeld vijf strofes per minuut (tabel 1). De individuele variatie was gering: bij 24 territoriumvaste mannetjes met tien of meer metingen van de intensiteit van volle zang op verschillende dagen varieerde het gemiddelde aantal strofes tussen 5,3 en 6,5 per minuut.

Tabel 1. Zangfrequentie (aantal strofes per minuut) van Fluiters naar broedstatus, gebaseerd op waarnemingen in Berkenheuvel in 2015 (aantal tussen haakjes, inclusief nulwaarnemingen). *Song rate (n/min, including non-singing records) of Wood Warblers in Berkenheuvel in 2015 according to breeding stage and mating status.*

zangtype <i>song type</i>	volle zang <i>full song</i>		kortzang <i>short song</i>	
	gemiddeld <i>mean</i>	SD	gemiddeld <i>mean</i>	SD
ongepaard <i>unmated</i> (350)	5.53	2.03	0.00	0.00
polyterritoriaal <i>polyterritorial</i> (18)	4.72	2.80	0.00	0.00
paarvorming <i>pair formation</i> (15)	3.27	3.13	0.00	0.00
gepaard <i>mated</i> (56)	2.91	2.87	0.39	1.15
nestbouw <i>nest building</i> (27)	2.81	3.14	0.22	1.15
eileg <i>laying</i> (9)	0.89	2.03	0.56	1.67
incubatie <i>incubation</i> (124)	0.46	1.47	1.11	1.80
jongenfase <i>chick stage</i> (79)	0.00	0.00	0.08	0.71
na uitvliegen <i>post-fledging</i> (9)	0.00	0.00	0.00	0.00

Tabel 2. Tijd (dagen) verstreken tussen aankomst van mannen en vrouwen, en tussen aankomst van vrouwen en eileg (eerste ei) in Drenthe in 2011-15. *Time (days) passed between arrival of male and female Wood Warblers, and between arrival of females and clutch initiation, in Drenthe in 2011-15.*

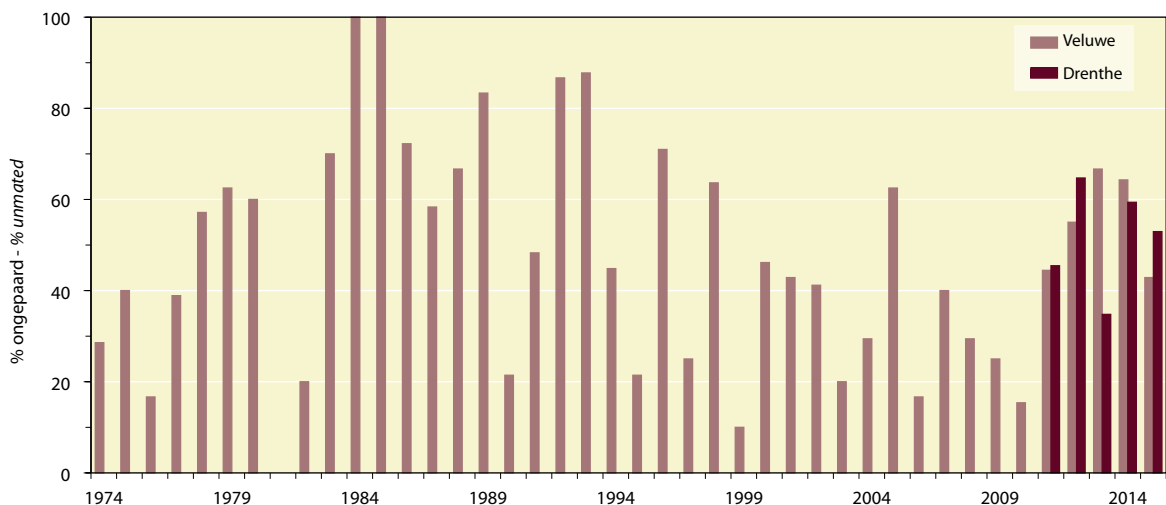
jaar year	verschil in aankomst tussen mannen en vrouwen <i>difference in arrival males and females</i>				aankomst vrouwen - eileg <i>arrival females - 1st egg</i>			
	gemiddeld <i>mean</i>	SD <i>SD</i>	N <i>N</i>	spread <i>range</i>	gemiddeld <i>mean</i>	SD <i>SD</i>	N <i>N</i>	spread <i>range</i>
2011	3.6	2.8	7	1-9	24.3	2.4	3	21-26
2012	11.2	3.7	6	8-17	7.4	2.3	5	4-11
2013	10.9	6.9	12	4-25	11.6	3.6	10	6-19
2014	8.0	5.3	5	0-14	15.2	8.4	6	5-26
2015	9.2	7.6	15	2-33	9.6	4.5	12	3-17

Van de vogel naast mijn huis weet ik niet alleen de precieze aankomstdag en de dag waarop hij gepaard raakte (16 mei en 18 juni), maar kon ik op alle uren van daglicht controleren of de hierboven vermelde gemiddelden van zangintensiteit écht van toepassing waren op deze vogel. Dat waren ze. Dit mannetje zong ononderbroken van zonsopgang tot een uur voor zonsondergang met een gemiddelde frequentie van 6.11 volle zangstrofes per minuut. Dat komt neer op 33 volle zangdagen, met een totaal van 30 278 zangminuten (rekening houdend met verschuivingen in zonsopkomst en -ondergang). Een eenvoudige rekensom leert dan dat deze vogel 184 999, vooruit, afgerond 185 000 maal heeft gezongen alvorens hij een vrouwtje had gelokt. Voor vogels die niet gepaard raakten, in 2015 53% (24 nesten, 27 ongepaarde mannen), moet dat nog meer zijn geweest gezien hun langere zangperiode (tot en met 26 juni, en vaak ook eerder startend dan 16 mei).

Zang en trefkansen

Zingende Fluiters zijn niet te missen (voor het gemak negeer ik de polyterritoriale mannen, die de zaak compliceren,

zie discussie). Maar dat geldt, gezien bovenstaande, alleen voor ongepaarde vogels. De zangfrequentie van gepaarde mannetjes nam af met vorderend broedverloop, tot nagenoeg nul in de jongenfase. Al tijdens de paarvorming werd registratie van mannen lastiger vanwege hun verminderende zangactiviteit (tabel 1). Het moment van paarvorming varieerde behoorlijk binnen en tussen jaren (tabel 2, bijlage 1), met een totale variatie van 0 tot 33 dagen verstreken tussen aankomsten van mannen en hun vrouwen. In sommige jaren kwamen de seksen synchroon en vrijwel gelijktijdig binnen (vrouwen 'altijd' later dan mannen, al weten we dat uiteraard niet zeker: hoe immers een ongepaarde vrouw vast te stellen), zoals in 2011, in andere jaren verstreek er gemiddeld minstens een week voordat de vrouwen verschenen. Dat betekent dat er grote jaarlijkse verschillen waren in de lengte van het tijdvak waarin de volle zang veelvuldig was te horen. De trefkans via zang werd na de paarvorming vooral bepaald door de tijd die verstreek tussen aankomst van de vrouwen en het legbegin. In die fase werd de zangintensiteit gehalveerd, terwijl de kortzang met minder dan één strofe per minuut enige compensatie bood voor de afnemende



Figuur 4. Aandeel ongepaarde Fluiters op de Zuidwest-Veluwe in 1974-2015 (N=4-65 territoria/jaar, totaal 735 mannen) en in West-Drenthe in 2011-2015 (N=11-51 territoria/jaar, totaal 151 mannen). *Annual proportions of unmated male Wood Warblers on the Southwest-Veluwe in 1974-2015 (N=4-65 territories/year, in total 735 males) and in western Drenthe in 2011-15 (N=11-51 territories/year, 151 males).*



Rob Bijlsma

Leeg fluiternest, Berkenheugel in West-Drenthe, 16 juni 2013. De poepjes ervoor zijn een teken dat het nest succesvol is uitgevlogen. *Faeces in front of empty Wood Warbler nest, indicative of successful fledging.*

frequentie van volle zang (tabel 1). Vanaf de eileg zakte dat verder naar 1-2 strofes per minuut (inclusief kortzang). Let wel: dit zijn gemiddelden.

Een snelle paarvorming wil niet zeggen dat er vervolgens ook snel tot broeden wordt overgegaan. In de periode 2011-15 arriveerden de vrouwen in 2011 verreweg het snelst op de broedplaats (ten opzichte van de mannen én in het seizoen), maar duurde het uiteindelijk bijna een maand voordat ze hun eerste ei produceerden, langer dan in de daaropvolgende vier jaren met tragere en meer gespreide aankomsten (tabel 2). Het laat zien dat er grote jaarlijkse verschillen optreden in de periode dat er volle zang en kortzang is te horen. Dat op zijn beurt heeft consequenties voor de trefkans.

Zang als hulpmiddel bij onderscheid gepaard-ongepaard

De abrupte verandering van zangtype tijdens de paarvorming is een probaat middel voor de inventariseerder van broedvogels om het aandeel ongepaarde mannetjes in een populatie te kwantificeren. Het aandeel ongepaarde mannetjes op de Zuidwest-Veluwe bedroeg gemiddeld 49.4% over 1974-2015 (735 territoria), maar varieerde van 100% in 1984 en 1985 (respectievelijk N=21 en 11) tot 0% in 1981 (N=8). Afge-

zien van 1981 werd verder in geen enkel jaar 100% van de mannetjes gepaard aangetroffen (figuur 4).

Een simultane validering in Drenthe in 2011-15 suggereert dat de bevindingen op de Veluwe niet uitzonderlijk zijn (figuur 4): het aandeel ongepaarde mannen varieerde er van 35-65% (gemiddeld 53.6%, N=11-51 territoria/jaar), met een identieke jaarvariatie als op de Veluwe (de veel hogere waarde op de Veluwe in 2013 is gebaseerd op slechts zes territoria).

Zang als kostenpost

Als zang extra energetische kosten met zich meebrengt, zou dat misschien zichtbaar kunnen zijn in de gewichten van de vogels. Daartoe kon ik ongepaarde mannen (N=54) vergelijken met gepaarde (N=32); die laatste zijn bijna zonder uitzondering mannen gevangen in de jongenfase, dus harde werkers. Omdat er geen verschillen bestonden in structurele maten van gepaarde en ongepaarde mannen (vleugel, P8, tarsus, tarsus + hiel, laterale poot), mogelijk met uitzondering van kop+snavel, ligt een rechtstreekse vergelijking zonder correctie in de rede. Ongepaarde mannen wogen gemiddeld 9.71 g (SD=0.48), gepaarde gemiddeld 9.50 g (SD=0.52). Indien gecorrigeerd voor kop+snavel ($(0.1627 \times \text{kop+snavel} + 5.1028) - \text{gewicht} + 9.68$), blijven de verschillen minimaal: 9.82 ± 0.52 g voor gepaarde mannen, tegen 9.70 ± 0.44 g voor ongepaarde.

DISCUSSIE

Zangintensiteit en -kosten

Fluiters zijn bijzonder ijverige zangers. Waar veel zangvogelsoorten een duidelijke ochtendpiek in zanginspanning vertonen (Hustings *et al.* 1985), laten Fluiters zich niet kennen. Dat wil zeggen: mits ongepaard. In dat geval wordt bijna zonder onderbreking gezongen van zonsopkomst tot enkele uren voor zonsondergang. Ze gaan daarmee door tot het broedseizoen is afgelopen. Die afloop is abrupt: van de ene dag op de andere dag houden ze hun snavel. In 2015 was dat op 26 juni (en in eerdere jaren ook rond die tijd). Broedvogels met een vervollegsels of tweede legsels kunnen nog tot en met 10 juli de kortzang ten gehore brengen (figuur 2). Ongepaarde vogels zingen vanaf aankomst, eind april of begin mei, tot eind juni vrijwel non-stop. Het berekende aantal zangstrofes voor het mannetje op mijn stoep, namelijk 185 000 in het ongepaarde deel van zijn seizoen, is dan nog een conservatieve schatting voor vogels die géén partner aan de haak slaan.

Van zo'n zanginspanning is het niet voorstelbaar dat er nauwelijks energetische kosten aan zijn verbonden, zoals Ward *et al.* (2004) dat voor drie Bonte Vliegenvangers *Ficedula hypoleuca* vaststelden onder laboratoriumomstandigheden: elk uur zang zou voor deze vogels het dagelijks ener-

gieverbruik met maar 0.4% doen toenemen (vergeleken met het dagelijks energieverbruik ten tijde van het opvoeden van de jongen). Lage kosten in termen van zuurstofverbruik werden eveneens vastgesteld bij kraaiende Hanen *Gallus gallus* (Horn *et al.* 1995), en zingende Zebra-vinken *Taeniopygia guttata*, Kanaries en Spreeuwen *Sturnus vulgaris* in gevangenschap (Oberweger & Goller 2001). Veldstudies daar-entegen suggereren forse kosten. Zingende Nachtegalen *Luscinia megarhynchos* verloren 's nachts verhoudingsgewijs meer gewicht bij een hoge zangintensiteit (maar dat hoeft niet per se alleen met zang te maken hebben gehad; Thomas 2002). Het energieverbruik van intensief zingende Grote Karekieten *Acrocephalus arundinaceus* (gedurende 50% van het 20 uur beschikbare daglicht) bedroeg 3.1 maal het basaalmetabolisme (BMR; bij één individu zelfs 3.9 maal, dicht bij het hoogste over langere tijd vol te houden niveau van 4 maal BMR). Een weinig intensief zingende Grote Karekiet scoorde een energieverbruik van 2.1 maal BMR, een gebruikelijker niveau in het veld (Hasselquist & Bensch 2008). De gewichten van gepaarde en ongepaarde mannen in mijn studie ontlieden elkaar weinig. Vooral nog interpreteer ik dat als een aanwijzing dat ongepaarde mannen óók hard werken (althans: minstens zo hard als gepaarde mannen die jongen hebben vol te stoppen), vermoedelijk doordat ze zich zo fanatiek op zingen storten. Alternatieve verklaringen, namelijk dat beide groepen mannen niet hard werken of dat de zangers meer eten ter compensatie van de extra inspanning, vallen natuurlijk niet uit te sluiten zolang de energetische kosten niet worden gekwantificeerd.

Mannenoverschot

Fluiters kun je gevoelig tot de hoogintensiteitzangers rekenen. Dat geldt te meer als we rekening houden met de ingevoegde baltsvluchtjes en de geringe drift in de zangintensiteit overdag en in de loop van het seizoen. Drift, ofwel de afname van de zangintensiteit met vorderende tijd, zou het grootst zijn bij soorten met een klein zangrepertoire (Poesel & Kempnaers 2000). Bij Fluiters lijkt dat niet op te gaan, of ik moet hun zangrepertoire onderschatten (wat best kan, want niet gekwantificeerd). Al met al lijken Fluiters – via intensieve zang – hoge kosten te willen maken bij het verwerven van een vrouwtje. Heeft dat te maken met de schaarste aan vrouwen?

Een scheve geslachtsverhouding komt bij volwassen vogels veel voor, en dan meestal in de vorm van een mannenoverschot (experimenteel onderzoek bij de Blauwe Zwartkeelzanger *Dendroica caerulescens* liet zien dat verwijderde mannen prompt werden vervangen door andere mannen, maar dat verwijdering van vrouwen niet tot vervanging leidde, een duidelijke aanwijzing dat het mannenoverschot reëel is; Marra & Holmes 1997). Bij een analyse van 201 studies bleek 65% van de 173 soorten een significant van 0.5 afwijkende geslachtsverhouding te hebben (Donald 2007). Een scheve geslachtsverhouding was vooral bij zangvogels sche-

ring en inslag. Ook Fluiters laten een groot mannenoverschot zien; in de 42 jaar van het Veluwe-onderzoek werden in slechts één jaar geen ongepaarde mannen geconstateerd (figuur 3). Gemiddeld over de jaren (1974-2015) en gebieden (Veluwe en Drenthe) was 49% van de territoriale Fluiters ongepaard (N=1098 territoria), een aandeel dat in de buurt komt van bevindingen in België (51% van 560 territoria in 1982-86 en 1988; Herremans 1993), Zuid-Duitsland (36% van 30 territoria in 2003; Reinhardt 2003) en Noord-Zwitserland (40% van 80 territoria in 2010; Gerber 2011). In Zweden zou het aandeel ongepaarde vogels lager liggen, wat misschien ook de hoge incidentie van polyterritorialiteit verklaart (63% van de gepaarde mannen), maar precieze cijfers ontbreken (Temrin 1989). Een hoog aandeel ongepaarde vogels betekent langdurig zingende Fluiters in het terrein. Ook Temrin *et al.* (1984) vonden een zangstop zodra een fluitermannetje gepaard raakte, maar hoeveel langer ongepaarde mannen bleven zingen is uit hun studie niet op te maken. Mijn studie laat zien dat die onverdroten, zij het met iets dalende frequentie lopende het seizoen, doorzingen tot eind juni.

Trefkansen

De trefkans van Fluiters tijdens broedvogeltellingen wordt voor een groot deel bepaald door de zang, zeker voor de gemiddelde inventariseerder. Dat zorgt voor problemen in geval van monitoring, dat gebaseerd is op een gestandaardiseerde werkwijze en uitgaat van soortspecifieke maar van jaar op jaar gelijkblijvende trefkansen van soorten. Allereerst, zingende Fluiters zijn in overgrote meerderheid ongepaard. De aankomst van vrouwen, hoewel altijd gemiddeld later dan die van mannen, wisselt sterk van jaar op jaar: soms kort op die van mannen, soms aanzienlijk later (bijlage 1). In het eerste geval zullen territoria worden gemist, in het tweede geval minder snel (dit probleem geldt overigens voor veel meer soorten). Ten tweede: het aandeel ongepaarde, en dus zingende, mannetjes binnen de populatie vertoont een sterke en onvoorspelbare variatie van jaar op jaar (0-100%). Dat betekent een forse variatie in trefkans die niets met aantallen te maken hoeft te hebben (ziedaar waarom gebruik van indices bij monitoring zonder jaarlijkse validering van trefkansen een heilloze onderneming is; Anderson 2003). Ten derde: Fluiters hebben de neiging in het broedgebied clusters te vormen (Herremans 1993), wat bij een menging van gepaarde en ongepaarde mannen binnen een cluster leidt tot problemen bij het vaststellen van territoria. Een stillvallende, want gepaarde, man wordt immers aan hetzelfde territorium toegedeeld als een buurmannetje dat later aankomt, ongepaard is en blijft zingen. Ten vierde: polyterritoriale mannen kunnen, mits niet als zodanig onderkend, leiden tot overschatte aantallen territoria. In mijn studie weet ik niet precies hoe groot het aandeel polyterritoriale mannen is (geen kleurringen gebruikt), maar in 2012 waren het er minimaal twee op 34 territoria (Bijlsma 2012) en in 2015 vier op



Gemengd bos met een open structuur (zie lichtvlekken op de bodem) en karige ondergroei op zandgrond, het tegenwoordige fluitershabitat. Boswachterij Smilde, vak 253, 18 juni 2013. *Mixed open woodland with Scots Pine and Birch, and scarce undergrowth, the typical Wood Warbler habitat in Drenthe; notice patches of light on the forest floor.* (foto Rob Bijlsma)

51 (deze studie). Het aandeel is zeker kleiner dan in Zweden (63%, Temrin 1989), maar vermoedelijk groter dan de getallen voor 2012 en 2015 suggereren. Ten vijfde: veel mislukte broedparen beginnen opnieuw met een broedsel, maar daarbij komt het vaak tot een herverdeling van de vrouwen (eigen waarnemingen). De mannelijke partner blijft zonder vrouw achter en hervat de zang, terwijl een ongepaarde man opeens een vrije vrouw ziet langskomen (de late paarvorming van het paar naast mijn huis is vermoedelijk zo'n geval geweest). Opeens stilvallende mannetjes, en 'nieuwe vestigingen' van zingende vogels corrumpen de bepaling van het aantal territoria in een jaar, zeker wanneer het broedsucces over de hele linie slecht is (zie hieronder).

Broedsucces

Niet alleen het aantal paren schommelt sterk van jaar op jaar (op de Veluwe met een factor 41 verschil in 1974-2012, in Drenthe een factor 14 in 1990-2012; Bijlsma 2012), zo ook het percentage mannen dat gepaard raakt (0-100%) en het broedsucces. In Drenthe, bijvoorbeeld, bedroeg het aandeel succesvolle broedgevallen op het aantal begonnen nestelpogingen in 2011-15 respectievelijk 27% (N=11), 25% (N=12), 75% (N=16), 64% (N=14) en 54% (N=24). Gemiddeld over die jaren was 52% succesvol (inclusief vervolg-, na- en tweede legfels). Op de Veluwe lag het gemiddelde broedsucces beduidend lager, namelijk 30% op 363 broedsels in 1974-2015, met een variatie van 12-60% per jaar. Het moment waarop het eerste ei wordt gelegd, maar zeker ook het moment waarop een broedsel mislukt, bepalen in hoge mate de trefkans van een territoriale

Fluiter (tabel 1, bijlage 1). Gezien de grote jaarlijkse variatie in broedsucces zal de kans een territorium vast te stellen van jaar op jaar (sterk) uiteenlopen. Dat geldt in het bijzonder wanneer waarnemers de kenmerkende geluiden (kortzang en lokroep, en de frequentie ervan) behorende bij een actief nest niet op waarde weten te schatten.

Slotsom

Het bovenstaande in ogenschouw nemende is de conclusie onontkoombaar: het inventariseren van broedvogels is minder eenvoudig dan het lijkt. Zelfs wanneer het oogmerk van de kartering uitsluitend monitoring van de stand betreft, is de jaarlijkse variatie in trefkans zó groot dat die de natuurlijke variatie in aantallen (los van uitbijters) kan overstijgen. Dat nog los van de constatering dat het aandeel ongepaarde vogels van 0 tot 100% kan variëren. Misschien dat Fluiters in dit opzicht extra lastig zijn, maar een rondje literatuur laat zien dat dezelfde problemen zich bij andere soorten voordoen (zie voor Nachtegaal bijvoorbeeld Amrhein *et al.* 2002, 2004, 2007). Aan de andere kant: de waarnemer die verder kijkt dan zijn neus lang is, kan de waarde van zijn kartering op grond van kennis van specifiek gedrag en diagnostische geluiden behoorlijk opkrikken. Zonder veel extra moeite is immers vast te stellen of een Fluiter (maar voor andere soorten geldt het eveneens; zie bijvoorbeeld Catchpole 1972, Robbins *et al.* 2009, Neubauer & Sikora 2013) gepaard is of niet, en of er een actief nest is of niet. Schiermann (1930) had gelijk: iets beter kijken, *et voilà*. Of zoals Manfred Lieser (2015) het formuleerde: *"also mehr Strenge gegenüber dem Stoff!"*

DANK

Leo Swartzs hielp bij het rekenwerk. Het onderzoek vond plaats in terreinen van Staatsbosbeheer en Natuurmonumenten.

LITERATUUR

- Amrhein V., P. Korner & M. Naguib 2002. Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Animal Behaviour* 64: 939-944.
- Amrhein V., H.P. Kunc & M. Naguib 2004. Seasonal patterns of singing activity vary with time of day in the nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *Auk* 121: 110-117.
- Amrhein V., H.P. Kunc, R. Schmidt & M. Naguib 2007. Temporal patterns of territory settlement and detectability in mated and unmated Nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis* 149: 237-244.
- Anderson D.R. 2003. Response to Engeman: Index values rarely constitute reliable information. *Wildlife Society Bulletin* 31: 288-291.
- Bijlsma R.G. 2012. Ecologie van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* in Nederlandse bossen. *Drentse Vogels* 26: 56-77.
- Bijlsma R.G. 2013a. Aankomst van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* op de broedplaats. *Drentse Vogels* 27: 43-53.
- Bijlsma R.G. 2013b. Voedsel en foeragegedrag van Nederlandse Fluiters *Phylloscopus sibilatrix*. *Drentse Vogels* 27: 54-72.
- Bijlsma R.G. 2014a. Foeragegedrag van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* in een rupsenarm jaar. *Drentse Vogels* 28: 101-113.
- Bijlsma R.G. 2014b. Mogelijk geval van simultane polyandrie van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix*. *Limosa* 87: 43-44.
- Catchpole C.K. 1972. A comparative study of territory in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and Sedge Warbler (*A. schoenobaenus*). *Journal of Zoology* 166: 213-231.
- Donald P.F. 2007. Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis* 149: 671-692.
- Gerber M. 2011. Territory choice of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in relation to habitat structure and rodent density. Master Thesis, University of Zürich.
- Glutz von Blotzheim U.N. & K.M. Bauer 1991. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 12/II. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Hasselquist D. & S. Bensch 2008. Daily energy expenditure of singing great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Avian Biology* 39: 384-388.
- Herremans M. 1993. Clustering of territories in the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*. *Bird Study* 40: 12-23.
- Horn A.G., M.L. Leonard & D.M. Weary 1995. Oxygen consumption during crowing by roosters: talk is cheap. *Animal Behaviour* 50: 1171-1175.
- Hustings M.F.H., R.G.M. Kwak, P.F.M. Opdam & M.J.S.M. Reijnen (red.) 1985. *Vogelinventarisatie: achtergronden, richtlijnen en verslaglegging*. Pudoc, Wageningen.
- Lieser M. 2015. Wo gibt es noch Haselhühner in Deutschland? *Vogelwarte* 53: 155-156.
- Marra P.P. & R.T. Holmes 1997. Avian removal experiments: do they test for habitat saturation or female availability? *Ecology* 78: 947-952.
- Neubauer G. & A. Sikora 2013. Detection probability of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* during quick, multiple surveys: a case study in an isolated population in northern Poland. *Ornis Fennica* 90: 211-221.
- Oberweger K. & F. Goller 2001. The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology* 204: 3379-3388.
- Poesel A. & B. Kempenaers 2000. When a bird is tired from singing: a study of drift during the dawn chorus. *Etologia* 8: 1-7.
- Reinhardt A. 2003. Habitatwahl und Brutbiologie beim Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*) im Bodenseegebiet im Hinblick auf den derzeitigen Bestandsrückgang. Diplomarbeit, Universität von Konstanz.
- Robbins M.R., Á.S. Nyári, M. Papes & B.W. Benz 2009. Song rates, mating status, and territory size of Cerulean Warblers in Missouri Ozark riparian forest. *Wilson Journal of Ornithology* 121: 283-289.
- Schiermann G. 1930. Studien über die Siedlungsdichte im Brutgebiet. *Journal für Ornithologie* 78: 137-180.
- Searcy W.A. & S. Nowicki 2008. Bird song and the problem of honest communication. *American Scientist* 96: 114-121.
- Svensson L. 1984. *Identification guide to European passerines*. Third edition. Privately published, Stockholm.
- Temrin H. 1989. Female pairing options in polyterritorial wood warblers *Phylloscopus sibilatrix*: are females deceived? *Animal Behaviour* 37: 579-586.
- Temrin H., Y. Mallner & M. Windén 1984. Observations on polyterritoriality and singing behaviour in the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*. *Ornis Scandinavica* 15: 67-72.
- Thomas R.J. 2002. The costs of singing in nightingales. *Animal Behaviour* 63: 959-966.
- Ward S., H.M. Lampe & P.J.B. Slater 2004. Singing is not energetically demanding for pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology* 15: 477-484.

Rob G. Bijlsma, Doldersummerweg 1, 7983 LD Wapse; rob.bijlsma@planet.nl

Song rate and song type of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* as proxies for mating status, breeding success and detectability

In the northern Netherlands, song rates of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* were quantified in 2015, mainly by repeatedly recording the number of songs per minute for each territorial male throughout the breeding season, from arrival until departure. A distinction was made between full song and short song, the latter typical of males having acquired a mate. Males started singing upon arrival, and continued to do so until a female showed up. Song rates of unmated males averaged 5.53 songs/min, declining to 3.27 during pair formation, 2.81 during nest-building and less than 1 during egg laying and incubation. Males stopped singing

during the nestling stage. As soon as the male had acquired a female, song type changed from full song to short song, the latter always in a lower frequency than full song except during incubation (when 1.11 short songs/min). Unmated males continued singing until late June, when full song came to a dead stop. Polyterritorial males also continued singing until late June, but at a slightly lower frequency than unmated males (4.72 songs/min). Song rate was very stable throughout the day, from sunrise until early evening. A single male that was intensively monitored from arrival (16 May) until after mating (18 June) sang 185,000 times during

this period. Body masses of unmated males were similar to that of mated males during the nestling stage (9.71 g and 9.50 g respectively). This may suggest that full singing is a costly enterprise, perhaps as costly as raising chicks.

As song rate and song type in Wood Warblers are closely associated with mating status and breeding stage, variations in the date of female arrivals (3.6-11.2 days after male arrivals) and laying date (7.4 and 24.3 days after female arrival) may result in large variations in annual detection probabilities. Also, the proportion of unmated males in Dutch Wood Warbler populations varied between 0 and 100% per annum (on average 49% on the Veluwe in 1974-2015, and 54% in Drenthe in 2011-15), again resulting in widely differing

detection probabilities. Together with the males' tendency to form clusters of territories (a mixture of mated and unmated males), polyterritoriality (at least 6-8% in Drenthe, but probably more frequent) and large annual variation in breeding success (naive breeding success varying between 12 and 60% on Veluwe in 1974-2015, and between 25 and 75% in Drenthe in 2011-15), the large variation in timing and mating frequency are likely to cause significant variations in annual detection probabilities. Only when detection probabilities are validated each year, and breeding surveys take into account song and call types to interpret mating status and breeding stage, can monitoring of Wood Warblers hope to approach reality and produce biologically meaningful data.

BIJLAGE 1

Aankomstdata van mannetjes en vrouwtjes Fluiters, en timing van de start van de eileg, in Drenthe in 2011-15.
Arrival dates of male and female Wood Warblers, and timing of onset of laying, in Drenthe in 2011-15.

	2011	2012	2013	2014	2015
<i>aankomst mannen male arrival</i>					
gemiddelde <i>mean</i>	20 april	3 mei	8 mei	1 mei	2 mei
standaardafwijking <i>SD</i>	3.2	7.6	10.8	14.0	10.4
aantal <i>N</i>	12	23	20	20	30
eerste <i>first</i>	17 april	25 april	26 april	19 april	17 april
laatste <i>last</i>	27 april	25 mei	2 juni	14 juni	25 mei
<i>aankomst vrouwen female arrival</i>					
gemiddelde <i>mean</i>	22 april	11 mei	17 mei	6 mei	8 mei
standaardafwijking <i>SD</i>	2.9	4.8	15.0	8.8	14.6
aantal <i>N</i>	7	6	8	9	16
eerste <i>first</i>	19 april	4 mei	4 mei	24 april	24 april
laatste <i>last</i>	28 april	20 mei	13 juni	22 mei	18 juni
<i>start eileg clutch initiation</i>					
gemiddelde <i>mean</i>	15 mei	22 mei	23 mei	21 mei	17 mei
standaardafwijking <i>SD</i>	3.3	8.3	4.8	4.1	7.9
aantal <i>N</i>	3	8	9	9	19
eerste <i>first</i>	10 mei	12 mei	15 mei	12 mei	6 mei
laatste <i>last</i>	17 mei	3 juni	1 juni	28 mei	7 juni