

Voorkomen, dichtheid en habitatkeuze van Europese zangvogels in de Sahel

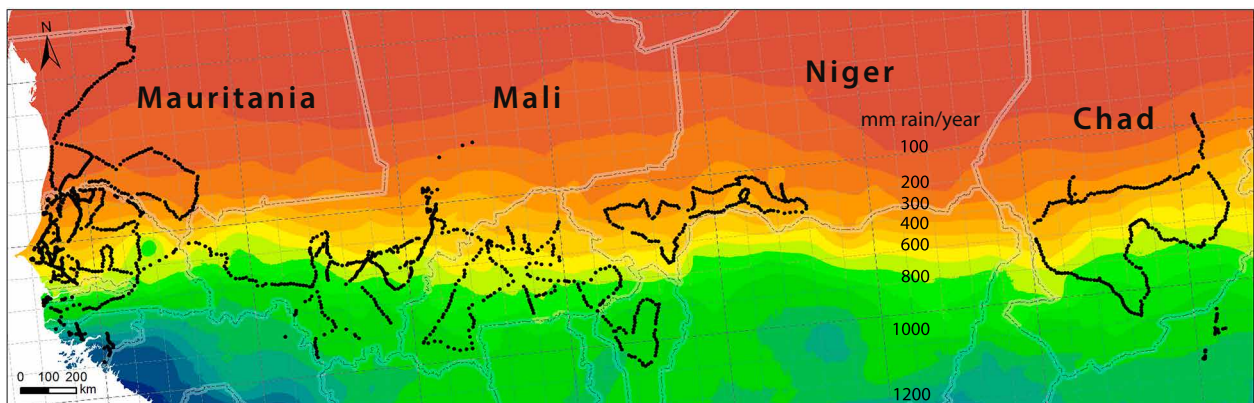


Akkers waar boeren Witte Acacia hebben laten staan behoren tot de vogelrijkste gebieden in de Sahel (foto: Leo Swarts). *Arboreal migrants in the Sahel reach high densities in agroforestry parklands with a woody vegetation of Faidherbia albida.*

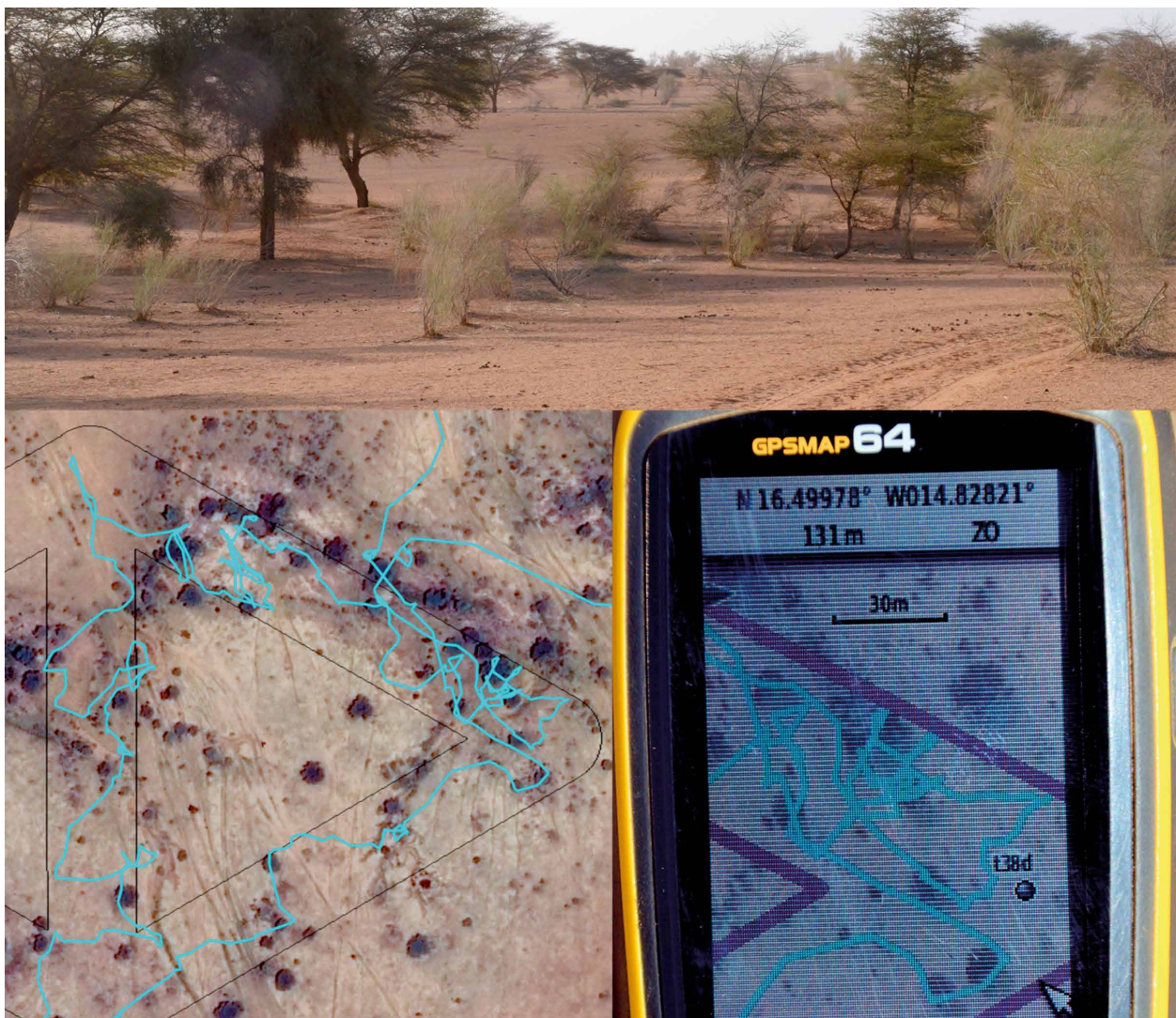
De meeste Europese trekvogels die in Afrika overwinteren zijn de afgelopen halve eeuw sterk in aantal achteruitgegaan. Is er in dat tijdvak misschien iets veranderd in hun Afrikaanse overwinteringsgebied dat die achteruitgang kan verklaren? Om die vraag te kunnen beantwoorden is het nodig om ter plaatse basale veldgegevens te verzamelen om te weten te komen waar en in welke habitats de verschillende trekvogelsoorten overwinteren. Met die kennis kan vervolgens gericht worden onderzocht welke veranderingen zich in hun specifieke leefgebieden hebben voorgedaan en in hoeverre die negatief hebben uitgedaakt voor 'onze' trekvogels. Al met al veel werk, maar de eerste resultaten zijn veelbelovend.

Leo Swarts, Rob G. Bijlsma, Jan van der Kamp & Marten Sikkema

De honderd nestkasten die Gerrit Wolda in 1910 had opgehangen in Oranje Nassau's Oord bij Wageningen Gld raakten bewoond door Gekraagde Roodstaarten *Phoenicurus phoenicurus*. Weliswaar niet zo veel als Koolmezen *Parus major*, maar wel meer dan Pimpelmezen *Cyanistes caeruleus*. Een halve eeuw later was de Gekraagde Roodstaart vrijwel verdwenen. Gebruikmakend van deze en negen andere lange meetseries uit Zwitserland, Duitsland en Nederland kon worden berekend dat de West-Europese gekraagde roodstaartenpopulatie in de vorige eeuw gemiddeld met 4.7% per jaar moet zijn afgenomen (Swarts *et al.* 2009). Wat is er veranderd in hun broedgebied en/of in hun Afrikaanse overwinteringsgebied - de Sahel - om deze afname te verklaren? Dat de omstandigheden in Afrika een rol spelen in de afname lijkt aannemelijk, aangezien de sterkste afname plaats vond tussen 1969-93, precies de periode die in Afrika bekend staat als 'De Grote Droogte'. Sindsdien regent het weer meer in de Sahel en is de afname van de Gekraagde Roodstaart tot staan gebracht. Er is zelfs sprake van enig herstel (Boele *et al.* 2019) Toch is de huidige populatie niet



Figuur 1. De waarneempekken afgezet tegen de gemiddelde regenval (mm/jaar) in West- en Centraal-Afrika. Observation sites and mean rainfall (mm/year) in West- and Central Africa.



Figuur 2. Telvak T38 in Noord-Senegal. De losse bomen (Paraplu Acacia) en grasachtige struiken (*Leptadenia pyrotechnica*) zijn ook op de Google Earth veldkaart en de GPS duidelijk zichtbaar. De blauwe lijn geeft voor één van de drie waarnemers de looproute door het transect. Site T38 in North-Senegal. Solitary, large acacia trees and small *Leptadenia* shrubs are clearly visible. The blue line indicates the track of one of the observers.

meer dan een schim van die welke 50 tot 100 jaar geleden aanwezig was.

De Gekraagde Roodstaart is niet de enige langeafstand-trekker die in aantal gekelderd is. Denk aan Zomertortel *Streptopelia turtur*, Grasmus *Sylvia communis* en Draaihals *Jynx torquilla*, alle overwinterend in de Sahel en aangrenzende vegetatiegordels. Verklaringen voor deze afnames zijn makkelijk te bedenken: naast veranderende leefgebieden in Europa, zouden in Afrika woestijnvorming, ontbossing, toename van de veestapel en uitbreiding van het landbouwareaal een rol kunnen spelen. Dat lijkt allemaal plausibel, maar welke evidentie hebben we en hoe zouden die factoren - afzonderlijk en samen - moeten uitwerken op onze trekvogels? Op zoek naar antwoorden valt op dat we ontstellend weinig weten. We weten hooguit globaal waar Europese trekvogels in Afrika overwinteren. Borrow & Demey (2008) waarschuwen terecht dat hun verspreidingskaartjes van de vogels in West-Afrika niet al te serieus moeten worden genomen. Die kaartjes vertellen bovendien niet waar de meeste vogels zitten, noch geven ze inzicht in de habitatkeuze van trekvogels in hun Afrikaanse wintergebied. Zitten Tapuiten *Oenanthe oenanthe* vooral in de savanne of ook op boerenland? Hebben zangvogels voorkeur voor bepaalde boomsoorten om in te foerageren, en is die voorkeur onderhevig aan seizoens- en jaarvariatie? Daar komt bij: Afrika is heel groot. De Sahara en aangrenzende savanne strekken zich uit van de Atlantische Oceaan tot aan de Rode Zee, een afstand van 6500 km. Hoe kunnen we iets zeggen over het wel en wee van tientallen soorten trekvogels die zich verspreiden over een gebied van miljoenen vierkante kilometers? En vooral: over de keuzes die deze vogels maken ten aanzien van hun leefgebied? Dat lijkt onmogelijk, maar niet als je een lange adem hebt en het systematisch aanpakt.

De achterliggende vraag bij ons onderzoek is simpel: wat is de invloed van landschappelijke verandering in de Sahel op de Europese langeafstandtrekkers die daar overwinteren? We verwachten, op basis van tal van correlatieve studies, dat die invloed groot is. Door ter plekke onderzoek te doen, hopen we meer inzicht te krijgen in de mechanismen die schuilgaan achter de veelal negatieve trends van trekvogels. In dit artikel geven we een tussenstand van ons ruim tien jaar lopende onderzoek naar de verspreiding, dichtheid en habitatkeuze van Europese trekvogels in de Sahel, waarbij we ons beperken tot trekvogels die in bomen en struiken foerageren.

GEBIED & METHODE

Werkgebied

Onze werkwijze is uitvoerig beschreven in Zwarts & Bijlsma (2015). Het veldwerk is sindsdien op dezelfde wijze voortgezet. Hier een korte samenvatting met - waar nodig - een update.

Gedurende 12 jaar (2007-2018) hebben we tijdens de wintermaanden systematisch vogels en bomen geteld in West-Afrika, waarvan de eerste drie jaren zijn besteed aan het ontwikkelen van een kwantitatieve methode waarmee we de dichtheid van vogels en bomen kunnen meten in een open landschap met verspreide boomgroei. In al die jaren hebben we tussen half oktober-maart, maar meestal in januari-februari, op dezelfde, systematische manier gegevens verzameld in 1954 telvakken verspreid over een gebied dat zich uitstrekt van de Atlantische Oceaan in het westen tot en met Tsjaad in het oosten en vanaf de Centraal-Afrikaanse Republiek in het zuiden tot Mauritanië in het noorden, al met al een gebied van 3500 bij 1350 km (figuur 1). Dit gebied noemen we de Sahel, maar in werkelijkheid omvat het ook een deel van de Sahara ten noorden ervan en een deel van de vegetatiegordels ten zuiden ervan (Soedan- en Guinee-vegetatiezones). In dit artikel beperken we ons tot de Europese overwinteraars en laten daarom de metingen vóór half november buiten beschouwing.

In het onderzochte deel van de Sahara valt jaarlijks minder dan 100 mm regen. Verder naar het zuiden neemt de regenval snel toe. In Mauritanië, Senegal en Guinee-Bissau verdubbelt de jaarlijkse regenval voor elke 160 km die je naar het zuiden gaat (Zwarts *et al.* 2009). Als gevolg daarvan bestaat er binnen 800 km een overgang van woestijn naar regenwoud met daar tussenin een savanne met weinig bomen in het noorden en meer bomen in het zuiden (Wymenga *et al.* dit nummer). Althans, dat zou de natuurlijke gradiënt zijn geweest zonder menselijke invloed. De savanne aan de zuidrand van de Sahara moet vroeger hebben geleken op de huidige wildparken in Oost-Afrika, maar dan vele malen groter, met miljoenen antilopen, Koe-antilopen *Alcelaphus buselaphus*, Giraffen *Giraffa camelopardalis*, Afrikaanse Olifanten *Loxodonta africana* en Afrikaanse Buffels *Syncerus caffer* die nu zijn vervangen door honderden miljoenen geiten, schapen, koeien, ezels en in het noorden ook kamelen. Van de grote carnivoren geen spoor meer (buiten de enkele wildparken). De graasdruk is nu vele malen hoger dan vroeger, ook al omdat, waar de jaarlijkse regenval meer dan 400 mm bedraagt, een groot deel van de savanne is omgezet in akkerland. Daarbij zijn vrijwel alle bomen en struiken gekapt, behalve een aantal soorten die economisch van belang zijn. Er staan nog steeds veel bomen in het boerenland, maar het aantal soorten is beperkt. Zodra de jaarlijkse regenval de 1200 mm overstijgt, gaat de boomsavanne langzamerhand over in open - en bij nog meer regen in dicht - bos. Een deel van die natuurlijke bossen zijn echter omgezet in teak- en cashewplantages en akkers.

Telvakken

Ons streven was om de dichtheid aan Europese zangvogels in de verschillende regio's en habitats zo nauwkeurig mogelijk te bepalen. We stippelden van tevoren met behulp van

satellietbeelden (Google Earth en Bing Maps) routes uit die voor een terreinauto toegankelijk zouden moeten zijn. Waar de lengte- of breedtegraad de route kruiste op precies 0.05 of 0.1° werd, afwisselend links en rechts van de route, het telvak ingetekend. Minimaal was dat om de 5,5 of 11 km. Deze manier van werken was soms frustrerend, bijvoorbeeld wanneer we mooie en vogelrijke gebieden links (of rechts) lieten liggen en even verderop met ons telvak in saaie akkers terechtkwamen. Voor het verkrijgen van een representatieve steekproef is deze werkwijze echter een absolute noodzaak.

Elk telvak bestond uit drie raaien van 300 × 50 m in een driehoekig verband. Op een laptop en GPS hadden we de route en alle telvakken, inclusief de satellietbeelden, vooraf gedownload, waardoor we in het veld precies konden zien waar we ons bevonden en welke bomen en vogels wel/niet binnen het telvak vielen (figuur 2). Dat is belangrijk om niet (onbewust) in de verleiding te komen een vogel mee te tellen die nèt buiten het vak zit. Bovendien voorkomen we daarmee een veel gemaakte fout: moeite doen om de vogels zo precies mogelijk te tellen maar tegelijkertijd grote en misschien wel systematische fouten maken bij het ruw schatten van het teloppervlak, met als resultaat een onbetrouwbare bepaling van de vogeldichtheid.

Bomen

Bijna alle bomen en struiken werden op naam gebracht. In totaal noteerden we 642 746 individuele bomen en struiken, verdeeld over 238 soorten. Van elke boom en struik werd de hoogte opgemeten met een *laser-rangefinder*, maar als de hoogte minder was dan ongeveer 4 m konden we ook op het oog de hoogte nauwkeurig schatten. De breedte werd geschat aan de hand van de verhouding tussen breedte en hoogte. Bij grotere bomen werd dit vaak gecontroleerd door onder de kruin door te lopen en stappen te tellen en/of door de boom op afstand te fotograferen en de lengte-breedte verhouding op de foto na te meten. De breedte is een belangrijke maat omdat daarmee het oppervlak van de kruin kan worden berekend. Boomkruinen waren bijna altijd cirkelvormig en bij de berekening namen we daarom gemakshalve aan dat dit altijd zo was. Zodoende konden we voor alle bomen en struiken en voor elk telvak de kroonbedekking berekenen. Omdat de metingen per individuele boom en struik werden genoteerd, was de kroonbedekking ook uit te rekenen per boomsoort en/of apart voor bomen van verschillende hoogte.

Van de genoteerde bomen en struiken kon 2.2% niet op naam worden gebracht, meestal omdat ze geen blad hadden, of omdat voor determinatie de tijd ontbrak en gemaakte foto's later toch geen uitsluitsel konden geven (al wisten we vrijwel altijd tot welke familie ze behoorden). Naamloze bomen en struiken waren zelden groot; van het totale kroonoppervlak maakten ze slechts 1.0% uit.

Vogels

We beperken ons hier tot Europese trekvogels die voor hun voedsel afhankelijk zijn van insecten, bessen of nectar in bomen en struiken.

In de savanne en op het boerenland van de Sahel staan de bomen los verspreid. Individuele bomen en de vogels die daarin zitten zijn dus van alle kanten te bekijken (figuur 3). Dat was een uitgelezen kans om de waargenomen vogels per boom te noteren en later het voorkomen van vogels te koppelen aan boomsoorten en -eigenschappen. Precies dát hebben we systematisch gedaan. Om dubbeltellingen te voorkomen werden invliegende vogels tijdens het waarnemen niet meegeteld; als ze uitvlogen natuurlijk wel.

Van elke vogel werd genoteerd of deze op het zicht of op het gehoor werd ontdekt. Aan het eind van de overwinteringsperiode werd er meer geroepen en gezongen en 's ochtends ook meer dan later op de dag. Dat verschil was echter niet groot en de meeste vogels lieten zich dan ook niet horen. Ze moesten dus op zicht worden ontdekt. De vogels waren de hele dag actief aan het foerageren, ook tijdens de hete middaguren, tenzij de temperatuur in de schaduw 40°C oversteeg. Zulke hoge temperaturen troffen we niet vaak, maar komen later in het seizoen (maart en april, goeddeels buiten ons waarnemersraam) regelmatig voor. Er was voor ons daarom geen enkele reden om de waarnemingen te beperken tot de eerste uren na zonsopkomst. We konden elke dag doorwerken van zonsopkomst tot zonsondergang, een enorm voordeel als je in korte tijd veel wilt doen.

Onze methode wijkt volledig af van bestaande telmethodes in gebruik bij vogelaars in boomrijke gebieden in de gematigde klimaatzone (en vogelaars in de Sahel), waar de waarnemer zich veelal tot de (vroeg) ochtend beperkt (wanneer de vogels het meest actief zijn), bijna uitsluitend op gehoor werkt, vaste rondjes met vaste snelheid loopt of vaste waarneemafstanden aanhoudt (Vergeer *et al.* 2016, Wilson & Cresswell 2010). Deze vorm van standaardisering is opgezet met het idee dat de tellingen daardoor efficiënter kunnen gebeuren en ook beter onderling kunnen worden vergeleken. Daarbij wordt geaccepteerd dat een deel van de vogels wordt gemist, met de impliciete veronderstelling dat die fractie niet groot is en vooral niet variabel.

Ons uitgangspunt was anders: alle vogels tellen per afzonderlijke boom waarbij de duur van telling afhankelijk is van de omstandigheden (die het moment bepalen waarop met zekerheid alle vogels zijn vastgesteld). Een absolute telling dus, geen relatieve. Een kale boom (de meeste bomen in de Sahel verliezen 's winters hun blad) van gemiddeld formaat (klein) kon binnen een paar seconden worden afgezocht, maar een grotere boom met dicht gebladerte vergde veel meer tijd (in ons geval tot een maximum van 50 minuten voor een en dezelfde boom). Maar hoe wisten we zeker dat er lang genoeg is gekeken om alle vogels op te merken? Dat hebben we op verschillende manieren onderzocht (zie



Leo Zwarts

Figuur 3. Boom voor boom en struik voor struik werden systematisch afgezocht op vogels die per boom en struik werden genoteerd. *Each tree and shrub were systematically searched for birds, which were recorded separately per tree and shrub.*

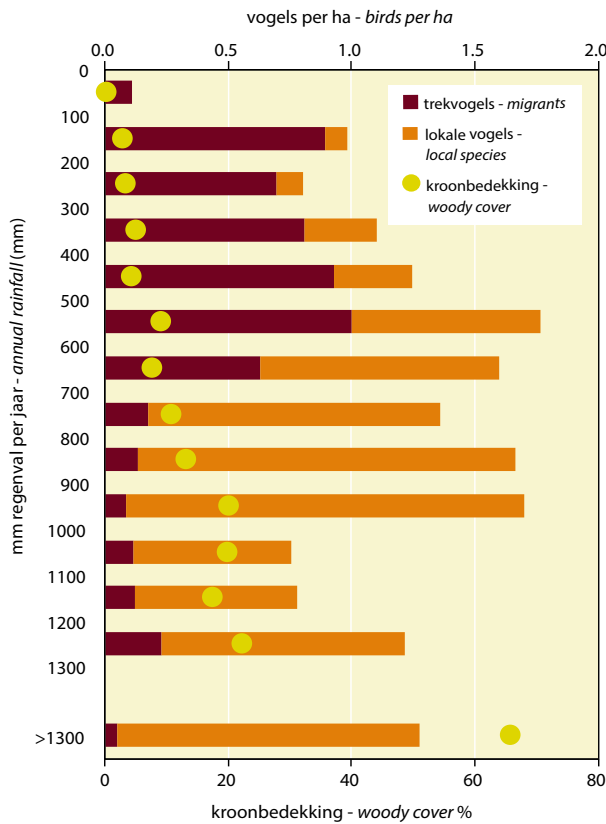
figuur 4-9 in Zwarts & Bijlsma 2015). We noteerden niet alleen hoe lang naar een boom werd gekeken, maar ook op welk tijdstip binnen dat tijdvak de vogel(s) werd(en) gezien. In grote bomen werd 55% van de vogels in het eerste kwart van de waarnemingstijd gezien, 26% in het tweede kwart, 11% in derde en 8% in het laatste kwart. Opvallende vogels, zoals Honingzuigers, werden meestal het eerst gezien (of gehoord, want luidruchtig), evenals de altijd mobiele Bergfluiters *Phylloscopus bonelli*. De meer heimelijke soorten (Grasmus, Baardgrasmus *Sylvia cantillans* en Orpheusgrasmus *Sylvia hortensis*) lieten zich minder makkelijk zien. Hoe konden we weten dat we lang genoeg hadden gekeken om echt alle vogels te hebben opgemerkt? Bij de analyse van de gegevens bleek dat we in grote bomen, nadat de laatste vogel was genoteerd, gemiddeld nog vijf minuten vruchteloos bleven kijken om te controleren of er toch niet een vogel was gemist. Het lijkt derhalve niet waarschijnlijk dat we, op een enkele uitzondering na, vogels over het hoofd hebben gezien, maar dat kon ook worden getoetst. We gooiden na stopzetting van de telling stenen of koeienpoep in het gebladerte van 321 voor ons moeilijke bomen met weinig doorzicht. In die bomen werden 54 vogels gezien voordat we stenen gooiden plus 3 gemiste erna. Let wel:

de gemiste vogels vielen samen met extreem hete omstandigheden (die we zelden tegenkwamen omdat we na half maart niet meer in het gebied zaten; op 520 lokale temperatuurmetingen over de hele dag kwam de temperatuur in de schaduw op 1.5 m hoogte maar 13 keer boven de 37°C uit). Voeg daarbij het feit dat minder dan 10% van de bomen een slecht doorzicht hadden, en de conclusie is gerechtvaardigd dat onze absolute telmethode inderdaad absoluut is. Dat bood perspectieven voor een betrouwbare analyse, zowel op de schaal van bomen als op de schaal van de hele Sahel.

RESULTATEN

Verspreiding vogels in relatie tot regenval

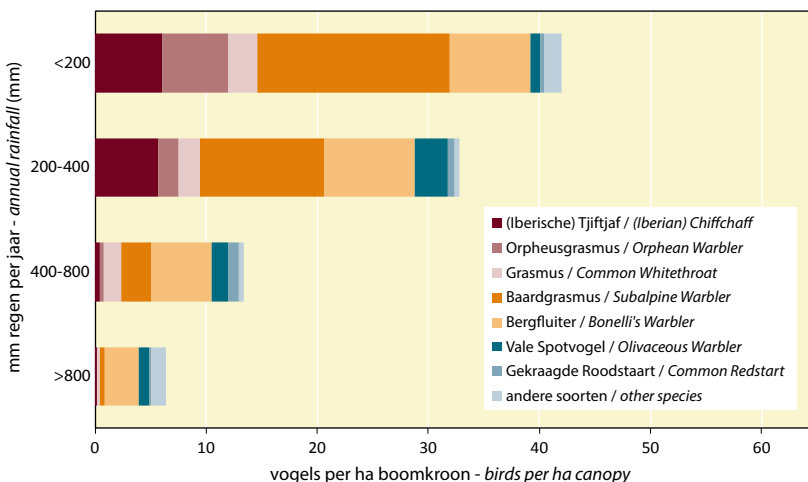
In de wintermaanden zagen we 3022 Europese, aan bomen gebonden zangvogels in 1462 random telvakken (samen 6092 ha). Dat levert een gemiddelde dichtheid op van 0.5 vogels/ha, met een grote variatie van 0 tot 8.9 Europese zangvogels/ha. In de woestijn (minder dan 100 mm regen en een kroonbedekking van 0.2%) werden, zoals verwacht, weinig zangvogels gezien (0.1 vogels/ha). Wat we niet hadden verwacht was de eveneens zeer lage vogeldichtheid in



Figuur 4. De dichtheid aan Europese en Afrikaanse zangvogels in bomen en struiken in West-Afrika (november-maart) en het % van het oppervlak bedekt met geboomte, beide als functie van de gemiddelde jaarlijkse regenval (zie figuur 1). De weinige waarnemingen voor de meest zuidelijke zones, met 1300-2300 mm regen, zijn samengenomen. *Densities of European and African songbirds in trees and shrubs in West-Africa (November-March) and the percentage woody cover, both as a function of the annual rainfall.*

de regenrijke (meer dan 700 mm), bosrijke zones met een kroonbedekking toenemend van 10 naar 65%, namelijk gemiddeld slechts 0.15 vogels/ha. In de zone tussen woestijn en bos, met een jaarlijkse regenval van 100 tot 600 mm, vonden we verreweg de hoogste dichtheid, namelijk gemiddeld 0.8 Europese zangvogels/ha (figuur 4). In dit artikel laten we de Afrikaanse vogelsoorten verder buiten beschouwing, maar voor het goede begrip geeft figuur 4 ook de dichtheid van de lokale insectenetende vogels, o.a. Grijsrugcamaroptera *Camaroptera brachyura*, Senegal Eremomela *Eremomela pusilla* en Senegalese Krombek *Sylvietta brachyura*. De Afrikaanse insectenetende vogels zijn in de Sahel minder talrijk dan Europese zangvogels, maar talrijker dan hun Europese tegenvoeters in zuidelijker gelegen vegetatiegordels hoewel ze - net als de Europese zangvogels - in het bosrijke, natte zuiden (≥ 1000 mm regen) een minder hoge dichtheid halen als in de drogere gordel net ten noorden ervan. Kennelijk zijn regenrijke bossen - ook in de droge wintermaanden op het oog groen en aantrekkelijk - toch minder attractief voor zangvogels dan de uitgedroogde bossavanne in de Sahel.

De Europese zangvogels foerageren alleen in bomen en niet op de grond. We kunnen de dichtheid daarom ook uitdrukken als vogels/ha boomkroon. Binnen de 1462 telvakken besloegen alle boomkronen samen een oppervlak van 375.2 ha, dat is gemiddeld 6% van het totaal bekeken oppervlak. We komen daarmee uit op gemiddeld 8.72 Europese zangvogels/ha boomkroon. Dat is één zangvogel per 1146 m², ofwel één zangvogel in een boom met een diameter van 38 m. Eén zangvogel per 1146 m² betekent ook dat we in bomen met een diameter van 12 m, één vogel per 10 bomen kunnen verwachten en in bomen met een diameter van 3.8 m, één vogel per 100 bomen. Dat zijn gemiddelden, maar de spreiding is heel groot. De dichtheid neemt af met toenemende regenval (figuur 5),



Figuur 5. Europese zangvogels per ha boomkroon voor vier regenzones, gebaseerd op dezelfde data als in figuur 4. De categorie 'andere soorten' slaat op Brilgrasmus *Sylvia conspicillata* (<200 mm regen) en Orpheus-spotvogel, Fitis en Bonte Vliegenvanger (vooral >800 mm regen). *European songbirds per ha canopy per rain belt. Spectacled Warbler (<200 mm), Melodious Warbler, Willow Warbler and Pied Flycatcher (mostly >800 mm rainfall) are grouped as 'other species'.*



Erik Klop

Om er zeker van te zijn dat ook soorten als de Baardgrasmus (hier in bloeiende *Acacia nilotica*) niet gemist werden, moest goed gekeken worden, Podor, Senegal, 12 december 2018. *The observers had to look carefully to be sure that they did not overlook individuals of a secretive species like Subalpine Warbler (here in flowering Acacia nilotica).*

van 42 zangvogels/ha boomkroon in de droge wereld naar 6 vogels/ha boomkroon in het natte zuiden. En dát is dan weer afhankelijk van de soort, met Tjiftjaf *Phylloscopus collybita* (vrijwel zeker allemaal Iberische Tjiftjaf *Phylloscopus ibericus*), Orpheusgrasmus en Grasmus in het droge noorden en Vale Spotvogel (vooral Westelijke *Iduna opaca*, maar ook Oostelijke *I. pallida*) en Gekraagde Roodstaart meer naar het zuiden.

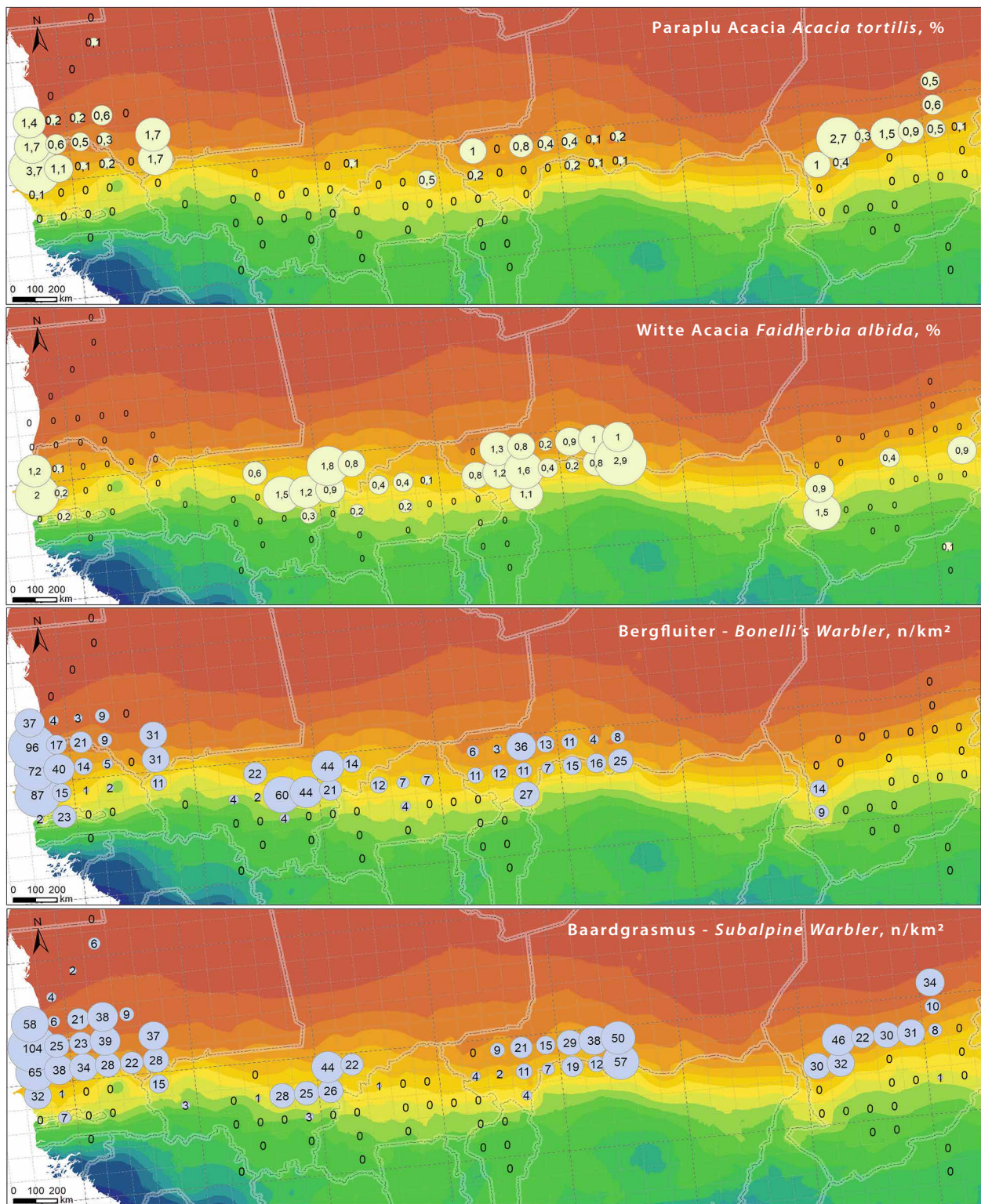
Boomvoorkeur

Waarom zijn er zo veel meer bosvogels in de savanne dan in het bos? Om die vraag te kunnen beantwoorden moeten we meer weten over de habitatkeuze van de diverse vogelsoorten. Of beter gezegd: boomkeuze (Zwarts *et al.* 2015). Als we ons beperken tot de boomsoorten waarvan we betrouwbare cijfers hebben, dat wil zeggen boomsoorten waarvan we meer dan 4000 m² boomkroon hebben afgezocht op vogels, houden we 58 boomsoorten over. In 18 van de 58 soorten bomen hebben we nooit een Europese zangvogel gezien. Daarentegen werd 35% van alle Europese zangvogels in één boomsoort gezien, de Witte Acacia *Faidherbia albida*, 21% in de Paraplu Acacia *Acacia tortilis* en 14% in de Woestijndadel *Balanites aegyptiaca*. Deze bomen hebben gemeen dat ze algemeen voorkomen en stekels hebben. Er zijn boomsoorten waar de dichtheid van de vogels nog hoger is, maar die zijn zeldzaam, b.v. de Tandenborstelboom *Salvadora persica*

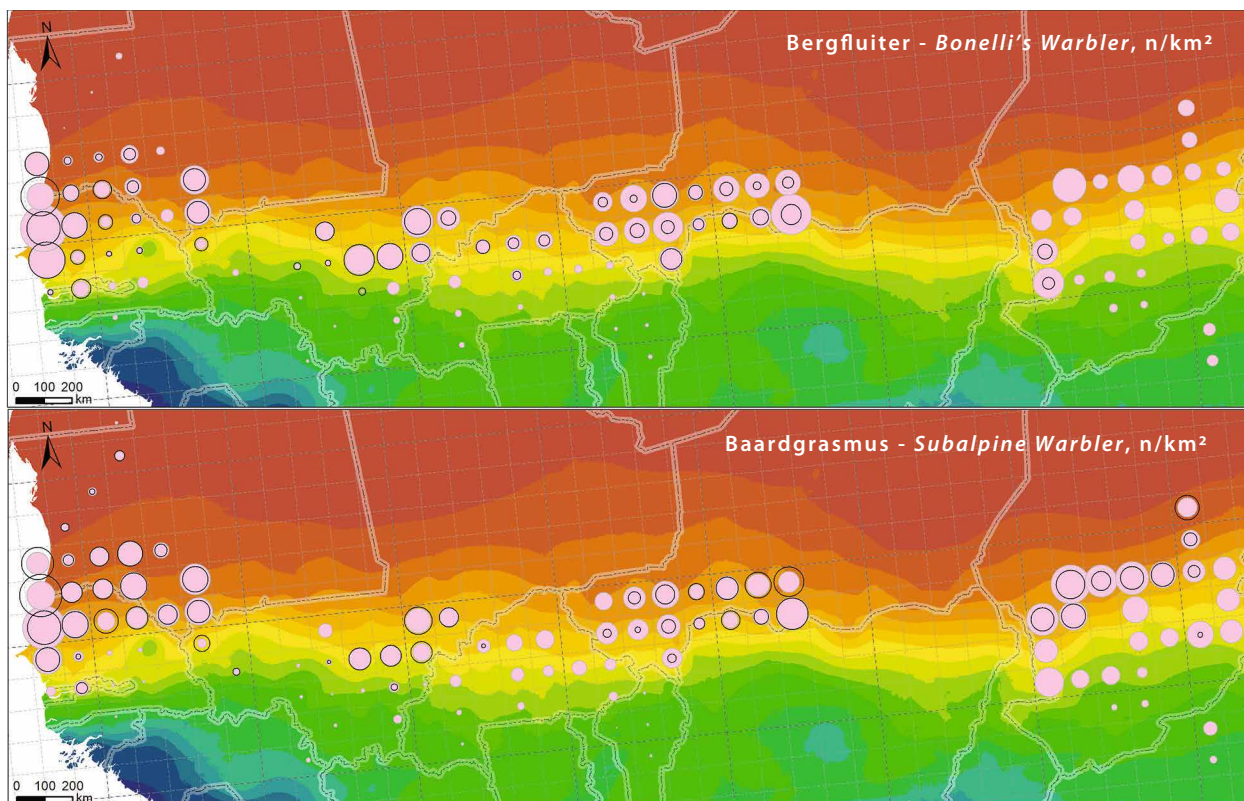
en een boom uit de kappertjesfamilie *Capparis decidua*. Daar staat tegenover dat er veel boomsoorten zijn die door Europese zangvogels (vrijwel) worden gemeden. Van deze niet-voorkeursbomen zijn de drie algemeenste soorten, een struik, *Guiera senegalensis*, en twee bomen: *Combretum glutinosum* en de Sheaboom *Vitellaria paradoxa*. In deze drie soorten werd 1.7% van de vogels waargenomen terwijl ze samen wel 20% van het totale kroonoppervlak beslaan. De drie juist genoemde voorkeursbomen, waarin 70% van de vogels werd aangetroffen, hebben samen zelfs een iets kleiner oppervlak, 19%. Dit laat zien hoe selectief Europese zangvogels zijn in hun boomkeuze.

Verspreiding vogels in verband met het voorkomen van voorkeursbomen

Kunnen we de verspreiding van de Europese zangvogels in West-Afrika verklaren met de verspreiding van hun voorkeursbomen? Om dat te onderzoeken zijn alle telvakken samengenomen per lengte- en breedtegraad, afgerond op hele graden. In totaal konden we voor 103 'gradenblokken' de gemiddelde dichtheid van de bomen en de vogels berekenen. Hier spitsen we ons toe op twee belangrijke bomen in de Sahel en op twee algemene Europese zangvogels: de Bergfluiters en de Baardgrasmus (figuur 6). De Paraplu Acacia is een echte savanneboom en komt voor in gebieden waar



Figuur 6. De kroonbedekking (%) van twee voor vogels belangrijke boomsoorten, Paraplu Acacia en Witte Acacia (boven) en de dichtheid (aantal per km²) van de twee talrijkste Europese zangvogels (onder), beide gemiddeld per lengte- en breedtegraad (aangegeven met stippellijnen); regenval als in figuur 1. Woody cover (%) of the two most important tree species and the density (number per km²) of the two most common European songbirds, both averaged per longitude and latitude (indicated by dashed lines).



Figuur 7. De waargenomen dichtheid van de Bergfluit en Baardgrasmus (zwarte cirkels; zelfde data als figuur 6) vergeleken met de voorspelde dichtheid (roze ballen). Voorspelling is berekend op basis van het voorkomen van hun voorkeursbomen (zie figuur 6) en de gemiddelde dichtheid waarin ze in die boomsoorten voorkomen. *Observed densities of Western Bonelli's Warbler and Subalpine Warbler (black circles; same data used as in figure 6) compared with predicted densities (pink circles). Predictions are estimated based on the woody cover of their preferred tree species (figure 6) and the mean densities of the birds in the preferred tree species*

100-500 mm regen per jaar valt. De Witte Acacia is een boom van het boerenland, in de zone met 300-700 mm regen. De soort hoort van nature niet in deze regio thuis, maar is door de mens eeuwen geleden meegebracht vanuit Oost-Afrika en is daar vooral te vinden langs rivieren enloedvlakten. Ook in West-Afrika komen we Witte Acacia's (soms) oploedvlaktes tegen. Deze boomsoort ontbreekt op de savanne en in het bos, tenzij er vroeger akkers zijn geweest.

We weten met welke dichtheid de diverse Europese vogelsoorten in de verschillende boomsoorten voorkomen. Door de gemiddelde vogeldichtheid voor elke boomsoort te vermenigvuldigen met het percentage boombedekking van dezelfde boomsoorten, is met gegevens zoals samengevat in figuur 6, te berekenen in welke dichtheden de vogels voor zouden moeten komen in de 103 'gradenblokken' (figuur 7). De belangrijkste aanname daarbij is dat de vogeldichtheid per boomsoort overal precies hetzelfde is. Op het eerste gezicht komt de werkelijke en voorspelde dichtheid goed overeen. Hieruit kan worden geconcludeerd dat de verspreiding van de vogels, en dus ook de voorkeur voor de drogere zone, verklaard wordt door het voorkomen van hun voor-

keursbomen. Maar, er zijn kleine systematische verschillen tussen de waargenomen en de voorspelde verspreiding. Gemiddeld is de waargenomen dichtheid in het droge noorden hoger dan verwacht en in het natte zuiden lager. Bovendien is er een oost-west gradiënt, met gemiddeld minder vogels in het oosten. We hebben deze analyse ook apart gedaan per boomsoort en bij alle boomsoorten vonden we dezelfde trend: minder vogels als dezelfde boom dieper in het zuiden of verder in het oosten groeit.

DISCUSSIE

Boomgrootte en boomedichtheid

De grote verschillen in vogeldichtheid, zowel in vogels/ha oppervlak (figuur 4) als in vogels/ha boomkroon (figuur 5), zijn duidelijk gerelateerd aan regenval. Het zou kunnen dat die verschillen worden veroorzaakt door andere factoren die (toevallig) regionaal verschillen en/of samenhangen met regenval. Bijvoorbeeld, de bomen zijn gemiddeld kleiner en staan in een lagere dichtheid als er minder regen valt. Het is



Wim van Zwieten

Bergfluiters, hier in *Acacia tortilis*, zijn zo actief dat ze vaak als eerste gezien werden, Trarza, Mauritanië, 27 december 2018. *The ever active Western Bonelli's Warbler, a species that is easily spotted.*

dus de vraag wat ervan figuur 5 overblijft als de vogeldichtheid apart was uitgerekend voor bomen van verschillend formaat en of die wel of niet geïsoleerd staan.

Door vogeldichtheid uit te drukken in vogels/ha boomkroon worden bomen en struiken weliswaar onder één noemer gebracht maar wordt de hoogte als derde dimensie genegeerd. Als vogels in de hele boom foerageren is eerder te verwachten dat het aantal vogels in een boom een functie is van het kruinvolume en niet van zijn oppervlak (gemeten in horizontaal vlak) en dat we dus in bomen met eenzelfde kroonoppervlak meer vogels zullen zien wanneer ze hoog zijn. We hebben dat uitgezocht (Zwarts & Bijlsma 2015) en tot onze verbazing bleek dat slechts in beperkte mate het geval te zijn. In het droge noorden zijn de bomen en struiken gemiddeld kleiner dan in het natte zuiden. Het omgekeerde verband tussen vogeldichtheid en regenval (figuur 5) wordt daarom alleen maar sterker, hoewel niet veel, als er rekening wordt gehouden met boomhoogte.

In drogere savannes is de boomdichtheid laag. We verwachtten dat ze daardoor minder aantrekkelijk zouden zijn voor bosvogels, zeker voor soorten zoals de Bergfluiters die in hun broedgebied in min of meer gesloten bossen voorkomen. Als dat zo zou zijn, zouden we minder vogels/ha boomkroon verwachten bij minder regenval (waar boom-

dichtheid lager is), precies tegengesteld aan wat figuur 5 laat zien. Alweer tot onze verbazing bleek de mate waarin een boom geïsoleerd voorkomt geen effect te hebben op de vogeldichtheid in bomen. Zelfs als er binnen 100 m geen enkele andere boom staat, is de kans dat er een vogel foeraageert niet kleiner (Zwarts *et al.* 2018b).

We kunnen hieruit concluderen dat de dichtheid waarmee vogels in bomen foerageren zonder al te veel problemen kan worden uitgedrukt in vogels/ha boomkroon en dat de afname van vogeldichtheid met regenval (figuur 5) niet het gevolg is van variatie in boomgrootte/hoogte of boomdichtheid.

Voorkeursbomen

Waarom worden zo veel boomsoorten door trekvogels volledig gemedend en concentreren ze zich in een paar soorten? In een eerdere analyse (Zwarts *et al.* 2015) konden we laten zien dat de meeste insectenetters, als ze de kans krijgen, ook bessen eten. Er komen in West-Afrika maar weinig bomen voor die bessen dragen, zeker bessen in het juiste formaat voor deze vogelsoorten. Een Tandborstelboom (met kleine bessen) zit dan ook vol met Orpheus-, Baard- en gewone Grasmussen, tenminste als er rijpe bessen zijn. Maar omdat deze boom zo zeldzaam is geworden gaat het om relatief weinig vogels die deze voedselbron kunnen benutten. Bijna alle vogels zoeken in bomen naar insecten. Daarbij hebben ze een voorkeur voor bomen met doornen en stekels. Studies in Midden-Amerika lieten zien dat boomsoorten die zich op deze manier verdedigen tegen vraat van grote grazers minder energie stoppen in hun chemische verdediging tegen insecten die het blad aanvreten, met als gevolg meer insecten en daarom ook meer insectenetende vogels (Greenberg & Bichier 2005). Ook in West-Afrika zijn acacia's en andere stekelige bomen, zoals de Woestijndadel, om die reden aantrekkelijk voor vogels. We hebben geen pogingen gedaan om het voedselaanbod te meten, maar we weten van de vogelrijkste boom - Witte Acacia - dat deze regelmatig kaal wordt gevreten door rupsen of vol zit met vlintertjes (die we beide vaak door vogels hebben zien eten).

Niet alle doornige bomen herbergen echter veel insectenetende vogels. Er komen in West-Afrika 20 doornige acacia-soorten voor, waarvan de meeste in de droge savanne, maar ook een paar in het regenrijke zuiden. De acacia's van de droge savanne zijn zonder uitzondering vogelrijk, maar die uit de regenrijke zone allemaal vogelarm. Eenzelfde verschil zien we binnen boomsoorten. De Witte Acacia heeft een groot verspreidingsgebied; we kwamen ze tegen in woestijndorpjes (155 mm regen per jaar) - met veel vogels - maar ook in natte rijstvelden in Guinee-Bissau (1758 mm) - met minder vogels (en andere soorten bovendien). Een mogelijke verklaring voor deze verschillen is dat er minder insecten zijn te vinden in doornige bomen zodra ze voorkomen in regenrijkere gebieden. Of dat zo is, moet nog worden uitgezocht. We weten wel dat bomen in het droge

noorden vaker worden begraaasd door o.a. geiten en dat er vaker takken vanaf worden gehakt om te dienen als veevoer of brandhout. Acacia's maken meer doorns aan als ze vaker worden geknot en begraaasd (Young 1987), als gevolg waarvan ze misschien minder gifstoffen in hun blad stoppen (DuToit *et al.* 1990). Dat kan op zijn beurt weer tot gevolg hebben dat er meer insecten en meer insectenetende vogels van die bomen gebruik maken. Het is niet meer dan een hypothese, maar het zou kunnen verklaren waarom de droge savanne zoveel bosvogels herbergt. Als het klopt, dan zou de toegenomen graasdruk van de uitdijende veestapel gunstig kunnen zijn voor insectenetende bosvogels omdat bomen zonder doorns langzaam maar zeker worden vervangen door doorndragende bomen die op hun beurt worden gedwongen veel energie te stoppen in het aanleggen van veel doorns en minder in het aanmaken van antivraatstoffen. Als we deze vragen willen beantwoorden kunnen we onze kijkers wel thuislaten: er moeten dan namelijk van allerlei boomsoorten in droge en natte gebieden per tak doorns worden geteld en insecten bemonsterd.

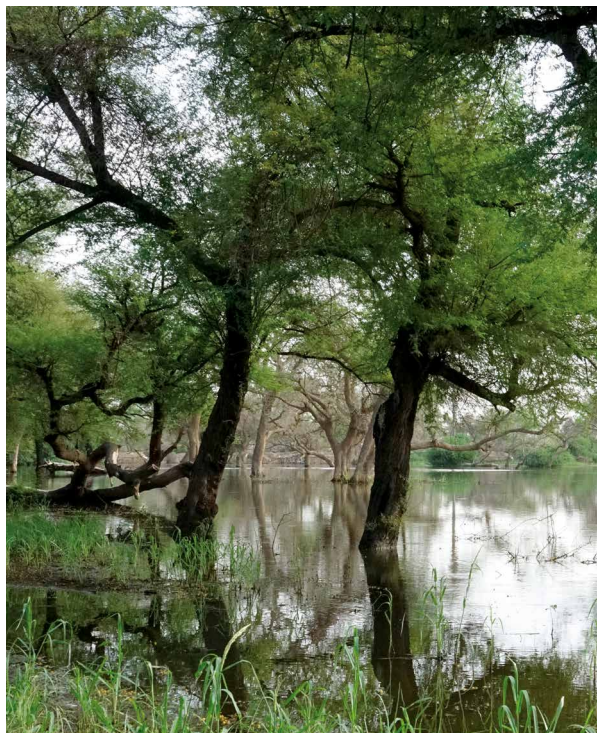
Waarom achteruitgang?

We begonnen dit onderzoek 12 jaar geleden met de vraag of de afname van Europese trekvogels verklaard kan worden door veranderingen in de Sahel. We kunnen die vraag nu, wat betreft de zangvogels, vervangen door een meer specifieke vraag: kunnen we de achteruitgang verklaren met wat er is veranderd in het voorkomen en de dichtheid van hun voorkeursbomen. Satellietbeelden (beschikbaar sinds 1982) kunnen ons daarbij helpen, maar niet in alle gevallen. Met de oudere beelden kan wel worden vastgesteld waar bossen zijn verdwenen, maar de resolutie is onvoldoende (30 m) om losse bomen in een savannelandschap zichtbaar te maken. Dat kan wel, en zelfs heel goed, met de hoge resolutie satellietbeelden (pixels van 1.5 m) die sinds 2002 beschikbaar zijn (zie b.v. figuur 1). Globale uitspraken over toe- of afname van het aantal en de bedekking van bomen en struiken helpen ons echter niet veel verder, zolang we die informatie niet apart hebben voor de voorkeursbomen.

In de woestijn en de droge savanne kunnen kleine struiken vogelrijk (*Salvadora*, *Capparis*) of vogelarm (*Leptadenia*) zijn, maar elke grotere boom is zeer waarschijnlijk een acacia of een Woestijndadel en dus vogelrijk. Dat maakte het de moeite waard om voor de droge zone de verandering in boomdichtheid en hun bedekking te vergelijken. We hebben dat gedaan door de meest recente Google Earth beelden (rond 2016) van Zuid-Mauritanië en Noord-Senegal te leggen op beelden van gemiddeld twaalf jaar ervoor. Deze analyse liet zien dat de kroonbedekking in die jaren was toegenomen (Zwarts *et al.* 2018a). Niet wat je verwacht gelet op de gestage afname van Europese trekvogels. Gelukkig konden we verder terugkijken dankzij de foto's die de CIA vanuit spionagesatellieten rond 1970 heeft gemaakt. Die foto's zijn ver-

bluffend scherp (resolutie 1.5 m). Door die foto's te leggen op de recente satellietbeelden konden we berekenen dat tussen 1970 en 2002 de boombedekking met 80% moet zijn afgenomen. Die tegengestelde trends zijn te verklaren met de regenval. Tijdens de Grote Droogte (1969-1993) zijn de bomen in de woestijn en droge savanne massaal afgestorven, maar na een aantal nattere jaren vindt er vanaf 1993 weer een geleidelijk herstel plaats. De meeste vogels die in deze droge zone in acacia's en Woestijndadels overwinteren zijn vogels uit Zuid-Europa, met name Iberische Tjiftjaf, Orpheusgrasmus en Baardgrasmus (figuur 5). Deze soorten moeten tijdens de Grote Droogte enorm zijn achteruitgegaan, iets waarvan ze zich nu waarschijnlijk herstellen. Helaas is het monitoren van de broedvogels in Zuid-Europa te laat op gang gekomen om deze veronderstelde trends zichtbaar te maken.

De analyse die we voor de droge savanne hebben gedaan kan ook voor het boerenland in de Sahel worden gedaan, waar de gemiddelde jaarlijkse regenval minder is dan 700 mm. Op die akkers staan vaak alleen maar Witte Acacia's, de voor trekvogels allerbelangrijkste boomsoort in West-Afrika. Het zijn bomen die op hoge resolutie satellietbeelden te herkennen zijn aan hun onregelmatige kruin, hun grijze blad en omdat ze, in tegenstelling tot andere bomen, blad hebben in de droge tijd en kaal zijn in de regentijd. Een vergelijking



Leo Zwarts

Nergens in West-Afrika bereiken Europese zangvogels zulke hoge dichtheden als in vloedbossen met acacia's (*Acacia nilotica*), Senegal delta, 11 oktober 2019. *The highest densities of European songbirds in West-Africa are found in flooded forests with Acacias (Acacia nilotica).*

van oude en nieuwe hoge resolutie satellietbeelden met de CIA-foto's liet zien dat er in deze zone van de Sahel niet veel is veranderd. Maar wat niet is kan nog komen. In de meeste telvakken met Witte Acacia's troffen we alleen maar grote, oude bomen en totaal geen jonge aanwas. Er is geen verjonging omdat, als de oogst van het land is gehaald, het land intensief wordt begraasd door kuddes koeien, schapen en geiten. Alhoewel de Witte Acacia 100 jaar oud kan worden, zal met deze graasdruk op de (hele) lange termijn de soort kunnen verdwijnen. Boeren koesteren echter hun Witte Acacia's omdat ze weten dat onder deze bomen hun gewassen een grotere opbrengst hebben. Maar als ze de bodemvruchtbaarheid op een andere manier zouden kunnen vergroten (b.v. kunstmest), of hun akkers in de steek laten (b.v. omdat ze naar de stad te trekken), zou het agrarische parklandschap met Witte Acacia's wel eens snel kunnen verdwijnen, met alle gevolgen van dien voor 'onze' trekvogels.

Er is nog een derde manier om te achterhalen hoe de Sahel als overwinteringsgebied voor de bosvogels is veranderd en wel door te zoeken in oude literatuur en door gebieden die vroeger zijn geïnventariseerd opnieuw te bezoeken. De afgelopen halve eeuw zijn veel studies gedaan in noordelijk Senegal. Door die gegevens te combineren met recente veldbezoeken konden we laten zien dat de vogeldichtheden zijn gekelderd, dat diverse soorten bomen en struiken zeldzaam zijn geworden en alleen boomsoorten die door vogels worden gemedend zijn toegenomen (Zwarts *et al.* 2018a). Deze verarming is het gevolg van selectieve kap, maar vooral van de toegenomen graasdruk van het vee. Of de afgenomen diversiteit, naast de absolute afname van het boombestand, een additioneel negatief effect heeft op de vogels is de vraag, want de meeste van de zeldzaam geworden boomsoorten zijn vogelarm, althans in de wintermaanden. We hebben nog te weinig metingen uit september-oktober en maart-april en kunnen daarom niet uitsluiten dat diezelfde boomsoorten in die periode wél aantrekkelijk zijn voor vogels omdat ze dan bloeien of bessen dragen. Om het verhaal rond te krijgen, zouden in die maanden nog aanvullende gegevens moeten worden verzameld. Bovendien kunnen we dan gelijk bepalen hoe belangrijk de Sahel is als doortrekgebied voor al die soorten die verder naar zuiden overwinteren zoals Fitis *Phylloscopus trochilus*, Fluiter *Phyllo-*

scopus sibilatrix, Tuinfluiter *Sylvia borin*, Spotvogel *Hippolais icterina*, Grauwe Vliegenvanger *Muscicapa striata*, Bonte Vliegenvanger *Ficedula hypoleuca*, enzovoort.

DANKWOORD

Dit artikel is gebaseerd op gegevens die gedurende 26 expedities werden verzameld, voor een deel samen met collega's van Altenburg & Wymenga (Leo Bruijnzeel, Daan Bos, Erik Klop, Ernst Oosterveld, Eddy Wymenga). Al dit werk was niet mogelijk geweest zonder de financiële steun van Vogelbescherming Nederland en het Edgar Doncker Fonds (dankzij de toekenning van de prijs voor Natuurbehoud aan Rob Bijlsma in 2013).

LITERATUUR

- Boele A., J. van Brugen, F. Hustings, K. Koffijberg, J.W. Vergeer & T. van der Meij 2019. Broedvogels in Nederland in 2017. Sovon-rapport 2019/04. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Borrow N. & R. Demey 2008. Birds of Western Africa. Helms, Londen.
- DuToit J.T., J.P. Bryant & K. Frisby 1990. Regrowth and palatability of Acacia shoots following pruning by African savanna browsers. *Ecology* 71: 149-154.
- Greenberg R. & P. Bichier 2005. Determinants of tree species preference of birds in oak-Acacia woodlands of Central America. *Journal of Tropical Ecology* 21: 57-66.
- Vergeer J.W., A.J. van Dijk, A. Boele, J. van Bruggen & F. Hustings 2016. Handleiding Sovon broedvogelonderzoek: Broedvogel Monitoring Project en Kolonievogels. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Wilson J.M. & W. Cresswell 2010. Densities of Palearctic warblers and Afrotropical species within the same guild in Sahelian West Africa. *Ostrich* 81: 225-232.
- Young T.P. 1987. Increased thorn length in *Acacia depreanlobium* - induced response to browsing. *Oecologia* 71: 436-438.
- Zwarts L. & R.G. Bijlsma 2015. Detection probabilities and absolute densities of birds in trees. *Ardea* 103: 99-122.
- Zwarts L., R.G. Bijlsma, J. van der Kamp & E. Wymenga 2009. Living on the edge: Wetlands and birds in a changing Sahel. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Zwarts L., R.G. Bijlsma, J. van der Kamp, M. Sikkema & E. Wymenga 2015. Moreau's Paradox reversed, or why insectivorous birds reach high densities in savanna trees. *Ardea* 103: 123-144.
- Zwarts L., R.G. Bijlsma & J. van der Kamp 2018a. Large decline of birds in Sahelian rangelands due to loss of woody cover and soil seed bank. *Journal of Arid Environments* 155: 1-15.
- Zwarts L., R.G. Bijlsma & J. van der Kamp 2018b. Arboreal birds do not avoid scattered trees in West Africa. *Bird Conservation International* 19: 216-231.

Leo Zwarts, Jan van der Kamp, Marten Sikkema, Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek, Suderwei 2, 9269 TZ Veenwouden; info@altwym.nl

Rob G. Bijlsma, Groningen Institute for Evolutionary Life Sciences, P.O. Box 11103, 9700 CC Groningen; rob.bijlsma@planet.nl

Distribution, density and habitat use of migratory arboreal birds in the Sahel

To be able to quantify the impact of habitat loss in Africa on numbers of wintering European migrants, we need to know where they winter, and in which habitats. Our data were collected in West-Africa between 2007-2018 in 1954 random plots, of which 1462 during the winter months (Fig. 1). Each plot consisted of three transects of 300 × 50 m (Fig. 2). In these plots, all trees and shrubs were identified, counted and their height and width measured. The observed birds were noted separately per individual tree and shrub.

The woody cover in West-Africa, related to rainfall, increases from north to south (Fig. 3). Arboreal birds are less common in the humid, woody south than in the more sparsely wooded savanna in the north. This counterintuitive finding is even more pronounced for European migrants than for African bird species (Fig. 2). When bird density is calculated as number/ha canopy, the northern savanna trees are richest with more than 40 migrants/ha canopy at an annual rainfall of less than 200 mm/year, decreasing to 7 migrants/ha canopy in the zones with more than 800 mm rainfall/year (Fig. 3).

Arboreal birds are highly selective in tree choice. Seventy percent of all European arboreal birds were seen in only three tree species (which together account for 19% of the total woody cover), i.e. 35% in *Faidherbia albida*, 21% in *Acacia tortilis* and 14% in *Balanites aegyptiaca*. Only 1.7% of the migrants were observed in the three most common non-preferred woody plants (*Guiera senegalensis*, *Combretum glutinosum* and *Vitellaria paradoxa*; together 20% of the total woody cover).

Acacia tortilis is the dominant tree in savannas with an annual rainfall of 100-500 mm, while *Faidherbia* is characteristic for farmland in the zone with 300-700 mm of rain per year (Fig. 6). The two most numerous arboreal migrants in the Sahel, Bonelli's *Phylloscopus bonellia* and Subalpine Warbler *Sylvia cantillans*, reach their highest densities where these two tree species are most common (Fig. 6). However, the distribution of Palearctic birds is not entirely determined by the occurrence of their preferred tree species. On average, migrants - using the preferred trees - are more common in the western part of the Sahel and where there is less rainfall (Fig. 7).

During the Great Drought (1969-1993), 80% of the trees in the northern Sahel died. The migratory birds wintering there mainly breed in southern Europe (Fig. 3). Those birds must have suffered huge declines, as also apparent from a comparison between our recent bird counts and those carried out in the Sahel half a century ago. This decline went unnoticed in Europe as monitoring breeding birds in southern Europe only started recently.

Arboreal migrants in the Sahel mostly occur in scattered trees in open landscapes (Fig. 3), often in man-made landscapes where the original woody savanna has been transformed into farmland with *Faidherbia* trees. The future of many arboreal migrants mainly depends on the management of this type of parkland habitat in the Sahel.