

De recente toename van Bladkoninkje *Phylloscopus inornatus* en Pallas' Boszanger *P. proregulus* in Europa: zijn dwaalgasten werkelijk dwalende vogels?

Jacques Van Impe en Slavie Derasse

The recent increase of Yellow-browed Warbler and of Pallas's Warbler in Europe: are vagrants really wandering birds?

Jacques Van Impe, Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen.

Huidig adres: Dr. Van de Perrelei, 51B - B - 2140 Borgerhout

Slavie Derasse, Koninklijk Meteorologisch Instituut van België, Afdeling Hydrologie, Ringlaan 3, B - 1180 Brussel

Abstract

The remarkable increase and the irruptions in Europe over the past thirty years of Yellow-browed Warbler and Pallas's Warbler have been considerable. Weather conditions play an important role in their movements, but this paper only attempts to discuss the fundamental issue of the primordial causes of the large-scale departures from Siberia towards Europe. Until now, two hypotheses were put forward to explain these influxes: firstly, the establishment of high-pressure areas above Central Siberia and secondly, the development of a "wrong" westward migration, referred to by Rabøl (1969, 1976) as "reversed migration". The adherents of the first hypothesis doubted the latter.

We made a thorough analysis of the European records. From the five-year period 1976-1980 onwards, the increase of both species has been much stronger in Sweden and Denmark than in Great Britain. (Table 1 and 2, Figure 2 and 3). The numbers of Yellow-browed Warbler grew most noticeably during the periods 1966-1970 and 1981-1985 and Pallas's Warbler increased mainly during the latter period. In all examined countries, the increase of both species was better fitted by an exponential model than by a linear one (Table 3). This finding, combined with the fact of very low numbers of captures in Europe before 1960 even in permanently opened bird observatories, allows us to conclude that the recent increase may not only be the result of a higher number of experienced field observers. In autumn, the mean arrivals of both species occur first on the Baltic coasts. Sweden and the British Isles on the other hand are visited significantly later in the season. *P. inornatus* reaches France and South Europe later still and this also holds for *P. proregulus* (Table 4 and 5). There was no good correspondence in the British Isles between the strength of the autumn occurrences among both species. In the period 1967-1988, the recorded numbers differed very much for 45,4 % out of 22 autumns. A similar comparison, between Pallas's Warbler and Richard's Pipit *Anthus richardi* resulted for that country in substantial numerical differences for 42,3 % out of 26 autumns during the period 1963-1988. An analysis of the weather data from 21 meteorological stations situated near or within the breeding area (Figure 1), did not reveal any relation between high temperatures in summer or in September and the corresponding irruptive years (Figure 4 and 5). The same conclusion was reached concerning the amount of precipitation. Although the high temperatures in May in the breeding range could be linked to peak years in Europe, the late arrival of both species in the taiga may cast doubts as to the value of this result.

There are more considerations raising doubts about the role of high-pressure systems in the mass exodus from Siberia. Firstly, the dates of the Siberian synoptic charts which were consulted in support of the hypothesis concerning the importance of anticyclones, generally do not agree with the timing of departure of the birds from the summer grounds. The Russian literature states that in late September / early October many of the Warblers already left their breeding grounds and considerable distances of the fall migration may have been covered already. Secondly, anticyclones over Lake Baikal have been rather common in the past, long before large numbers or irruptions were reported in Europe. During August and September of the years 1948, 1950, 1952 and 1954, these charts revealed the establishment of 31 high-pressure areas over the Lake Baikal region. Nearly half of them held during more than four days and as long as nine days in September 1948 and 1954. Thirdly, if a south-erly route along the southern flanks of the West Siberian plain is followed as the high-pressure theory points out, one may wonder why the irruptions in Kazakhstan in 1960 and 1961 were not copied in Europe.

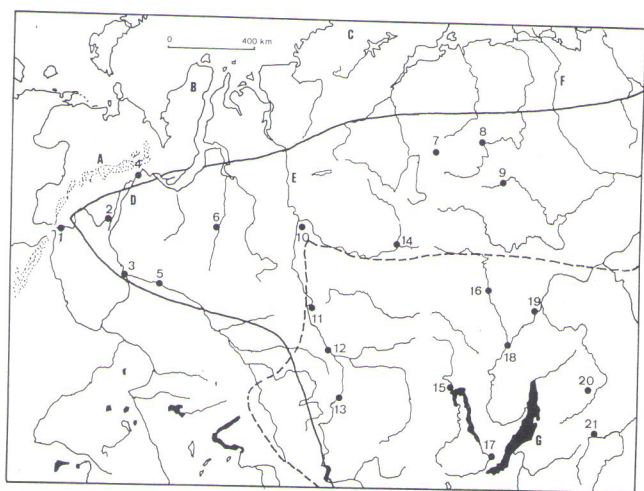
Several arguments seem to be in favour of Rabøl's hypothesis of a not-weather reversed migration. The early arrivals of both species on the Baltic coasts, as well as the fact that they arrive earlier in northern than in southern Sweden, may suggest a direct route from the breeding grounds. More information concerning the Siberian taiga may also support this hypothesis. In the past decades, it suffered much from drastic environmental threats, i.e. acid air pollution, *Waldsterben* and clearings. Surveys in the Erz mountains (Germany) showed that pollution-related structural changes in the forests induced large-scale dispersal movements in Coal Tit *Parus ater* and Crested Tit *P. cristatus*. In Scandinavia, nestlings of the Siberian Tit *P. cinctus* showed dif-

ferent wing lengths when bred in moderately managed or heavily thinned taiga. In such cases a genotype-environment interaction may not be disregarded and the micro-evolutionary changes can be high enough to be observed during spans of only a few generations. Until now, the research on the increase in Europe of Siberian taiga species did not fully take into account the importance of an immediate genetic control on important aspects of bird migration. A possible influence of xenobiotics on the orientation mechanism, is as yet unexplored.

Inleiding

Weinig facetten in de ornithologie zijn thans zo actueel als het dwaalfenomeen bij vogels. De sterk verhoogde aantallen zeldzaamheden roepen bij elke indringende vragen op: is die toename schijn of werkelijkheid en hoe komt het dwalen tot stand? Het aantal vaststellingen van vele dwaalgasten is te gering en te onregelmatig verspreid om ook maar een schamele poging tot het beantwoorden van deze vragen te ondernemen. Enkele "sub-rarities", zoals Bladkoninkje *Phylloscopus inornatus* en Pallas' Boszanger *P. proregulus* die in de Engelse literatuur worden genoemd, zijn wellicht beter geschikt om een antwoord te geven op deze vragen. Weliswaar behoren beide soorten niet tot de echte zeldzaamheden, maar hun geregeld voorkomen, met in de jongste jaren steeds hogere aantallen, geven een bron van stevig cijfermateriaal, rangschikking en onderzoek. De herfst aantallen van beide taiga-broedvogels uit Siberië (Figuur 1), bestaan voornamelijk uit jonge vogels. Ze zijn aan schommelingen onderhevig en in sommige jaren mag terecht van ware irrupties gesproken worden.

In de laatste decennia zijn meerdere pogingen ondernomen om de mechanismen van dwaling bij vogels op te helderen.



Figuur 1. Broedareaal van Bladkoninkje *P. inornatus* (—) en Pallas' Boszanger *P. proregulus* (----) in West- en Midden-Siberië, naar Glutz en Bauer 1991, Sokolow en v. Vietinghoff-Scheel 1991 en Cramp 1992.

Oeral gebergte (A); Schiereilanden Jamal (B) en Taimyr (C); stromen Ob (D), Jenissei (E) en Lena (F); Baikal Meer (G).

Meteorologische stations (transcriptie volgens Vose et al. 1992):

a) nabij of in het broedareaal van *P. inornatus*:

noord-westelijke groep: 1: Njaksimvol'; 2: Berezovo; 3: Hanty-Mansijsk; 4: Salehard; 5: Surgut; 6: Tarko-Sale; noord-centrale groep: 7: Essej; 8. Olenek; 9: Selagony.

b) nabij of in het broedareaal van *P. proregulus*:

westelijke groep: 10: Turuhansk; 11: Bor; 12: Enisejsk; 13: Krasnojarsk; oostelijke groep: 14: Tura; 15: Bratsk; 16: Erbogacen; 17: Irkutsk; 18: Kirensk; 19: Vitim; 20: Troitskij Priisk; 21: Cita.

Figure 1. Breeding range of Yellow-browed Warbler (—) and of Pallas' Warbler (----) according to Glutz and Bauer 1991, Sokolow and v. Vietinghoff-Scheel 1991 and Cramp 1992.

Ural (A); Yamal (B) and Taimyr (C); Ob (D) Yenisei (E) and Lena (F); Lake Baikal (G).

Meteorological stations near or within the breeding range of *P. inornatus*, divided into a north-western (1-6) and a north-central group (7-9); and of *P. proregulus* divided into a western (10-13) and an eastern group (14-21).

- Zeer bekend is de "migrational drift" van Williamson (1959). Dwaalgasten worden naar onze streken gevoerd door een rugwind-beweging, waarbij niet alleen een passieve component, maar ook een actieve inbreng van de dwaler tot stand komt. Voor wat het voorkomen van Bladkoninkje en Pallas' Boszanger in Europa betreft, werd deze theorie verder uitgediept door Baker (1977), Howey & Bell (1985), Wheeler (1985) en Baker & Catley (1987), vooral door het raadplegen van synoptische weerkaarten uit het broedgebied. Volgens deze onderzoekers wordt de dispersie van hieruit naar Europa veroorzaakt door de opbouw en de groei van een anticyclon boven Midden-Siberië. Langs de zuidelijke flank van dit hogedrukgebied ontstaan oostelijke winden, zodat een eerste westwaartse beweging langs het zuiden van de Westsiberische laagvlakte tot stand komt. De *Phylloscopi* zouden uiteindelijk het verre West-Europa bereiken langs verschillende op elkaar volgende weerfronten. Bevattelijk voorgesteld, maken zij van verschillende op elkaar aansluitende "treinen" gebruik. Howey & Bell (1985) suggereerden vijf of zes opeenvolgende trein-etappes, herleid tot drie door Glutz von Blotzheim & Bauer (1991).

- Zonder een weersinvloed te veronachtzamen, stelden Rooke (1966) en vooral Rabøl (1969, 1976 en licht gewijzigd 1986) de hypothese voorop, dat beide soorten aan "omgekeerde trek" doen. Bij intekening van plaatsen en data van de eerste najaarsmeldingen van beide *Phylloscopi* op de kaarten van de Britse eilanden en Scandinavië (zie ook Ullman 1989), kwamen opvallende en standvastige regionale verschillen aan het licht. De kaarten vertoonden als het ware een spiegelbeeld van de ligging van hun beider broedgebied, volgens een Noord-Zuid- en een Oost-West-as. Daarom zouden deze vogeltjes zich in het najaar niet volgens het toeval verspreiden rond hun gewone oostelijke of zuidoostelijke standaardrichting, die hen naar de normale overwinteringsgebieden van Zuidoost-Azië brengt. Voor althans een deel van de populatie, werd daarom een vrijwillige, omgekeerde trek, in een "verkeerde" richting vooropgesteld. Een genetisch vastgelegde code zou bij dit proces van verkeerde richtingskeuze niet uitgesloten zijn.

Rabøl's hypothese werd betwijfeld door Michaelsen en Ree (1975) en door de onderzoekers van weerkaarten, die o. m. aanstipten dat aan de Britse kusten niet altijd aan die Oost-West-as werd voldaan. Algemeen werd zij als "te ingewikkeld" bestempeld. Maar recent beweerde ook Veit (1989, 1990), dat dwalen onder controle staat van het erfelijk materiaal. Indien dwaling vooral bepaald wordt door meteorologische omstandigheden, mag volgens deze auteur verwacht worden dat soorten, uit eenzelfde of nagenoeg eenzelfde broedareaal afkomstig, bij hun vertrek aan nagenoeg dezelfde uitwendige invloeden onderworpen zijn en deze soorten dus in hoger aantal gaan verschijnen in precies dezelfde jaren. Deze verwachting kwam niet uit. Zes in Massachusetts (V.S.A.) regelmatig voorkomende herfsttrekkers, alle uit eenzelfde broedgebied afkomstig, vertoonden over een lange periode geen overeenkomstige irruptiejaren. Spijtig genoeg blijven de diepere gronden van Veit's

gedachte over erfelijkheid in zijn studies onvermeld.

Bij het zoeken naar een verklaring van de toename van beide *Phylloscopi* in Europa - en van dwaalgasten in het algemeen - vallen in de literatuur heel wat leemten op, die tot heden weinig of niet werden belicht.

1) Meerdere onderzoeken toonden aan dat slechte weeromstandigheden de voortplantingsresultaten bij taigavogels negatief beïnvloeden (Ojanen 1979; Hildén et al. 1982). Anderzijds kan warm weer bij zangvogels een hoog broedsucces met zich brengen, waarvoor verschillende factoren, zoals een overvloed aan voedsel, verantwoordelijk zijn (overzicht bij Marshall 1959). Kunnen derhalve irrupties in Europa geen spiegel zijn van succesvolle broedseizoenen in Siberië, waardoor de graad van dispersie zal toenemen? Om op deze vraag te antwoorden, dienen de meteorologische waarnemingen van West- en Middensiberische weerstations worden geraadpleegd. Alhoewel deze niet zo moeilijk te verkrijgen zijn, bleven zij tot heden onbenut.

2) Bij de raadpleging van synoptische weerkaarten is wellicht niet voldoende rekening gehouden met de fenologie van de najaarstrek van beide *Phylloscopi* in Siberië. Sluiten de data van deze synoptische weerkaarten wel goed aan op het vertrek van beide soorten uit hun broedgebieden?

3) De toestand van het Siberische broedgebied zelf bleef onbeschoofd. Ontwikkelen zich hier geen ongunstige invloeden en zo ja, kunnen deze dan op enigerlei wijze inwerken op het erfelijk materiaal van de taiga-broedvogels?

4) Nieuwe inzichten opgedaan in het oriëntatie-onderzoek bleven te vaak onbesproken. Sinds korte tijd is een erfelijke inbreng op het oriëntatievermogen niet meer te ontkennen (o.m. Berthold & Querner in Berthold 1990). In een boeiend overzicht van navigatie en oriëntatie bij trekvogels wees ook Spaepen (1990) op het belang van zulke studies.

Het bijgaande overzicht betracht, zij het onvolmaakt, een aantal vragen op te werpen en te bespreken:

- is de toename van Bladkoninkje en Pallas' Boszanger in Europa het gevolg van een toegenomen ornithologische activiteit, of is deze toename reëel?
- vertonen beide Siberische soorten samenvallende irruptiejaren in Europa?
- zeggen synoptische weerkaarten iets over de ware oorzaak van deze irrupties, zoals veelal aanvaard?
- worden de irruptie-jaren geleid door gunstige weeromstandigheden in het broedgebied, waarbij mag worden verondersteld, dat veel jongen grootkwamen?
- kunnen nog andere factoren bijdragen tot een verklaring van de recente toename en de irrupties?

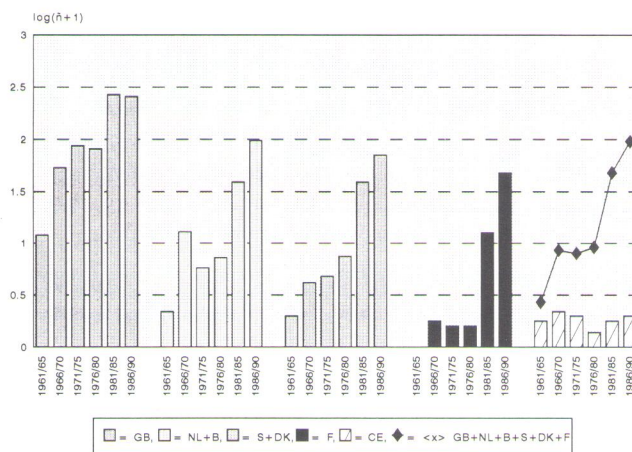
Materiaal en methode

Aantallen in Europa en analyse van de toename

De aantallen voor Bladkoninkje en Pallas' Boszanger, vastgesteld in de Britse eilanden (Groot-Brittannië en Ierland), Nederland en België, Zweden en Denemarken, Frankrijk en Centraal-Europa (Duitsland, Polen, Hongarije, Tsjechië en Slowakije) werden over negen perioden ingedeeld: vóór 1900, 1900-1950, 1951-1960 en zes daaropvolgende vijfjarige perioden. Voor elke vijfjarige periode zijn de bekomen totalen (n) omgerekend tot een vijfjarig gemiddelde (\bar{n})

waaruit een factor van toename tegenover vorige vijfjarige periode becijferd werd volgens Solomon (1976). Deze factor werd niet bepaald voor de periode 1961-1965 en voordien, wegens het gering aantal waarnemingen. Van de laatste vijfjarige periode 1986-1990 ontbreken enkele jaaraantallen, zodat de bekomen resultaten niet als definitief te beschouwen zijn, alhoewel zij zeker een trend aangeven. Voor dit onderzoek werden vele literatuurbronnen geraadpleegd (zie Tabel 1).

P. inornatus



Figuur 2. Gemiddelde aantallen ($\log(\bar{n} + 1)$) per vijfjarige perioden van Bladkoninkje *P. inornatus* in de Britse Eilanden, Nederland + België, Zweden + Denemarken, Frankrijk en Centraal-Europa, de laatste zonder de kustgebieden. Het gemiddelde per vijfjarige periode voor alle landen (zonder Centraal-Europa) is weergegeven door een lijn. Afkortingen: zie Tabel 1.

Figure 2. Mean numbers ($\log(\bar{n} + 1)$) per five-year periods of Yellow-browed Warbler in the British Isles, the Netherlands + Belgium, Sweden + Denmark, France and Central Europe, the coastal areas of the latter excluded. The solid line gives the mean per five-year period for all countries, Central Europe excluded. Abbreviations: see Table 1.

Om de recente toename van beide *Phylloscopi* in beeld te brengen, zijn voor de periode 1961-1990 en per bovengenoemd gebied, de gemiddelde aantallen over vijf jaar (\bar{n}) tot hun gewone logaritmen $\log(\bar{n} + 1)$ omgevormd. Door lineaire en curvilineaire regressie-analyses is vervolgens het model van deze toenamen getoetst aan een theoretisch model van lineaire en exponentiële groei, om te zien welk model best werd gevolgd (Tabel 3). Deze berekeningen werden niet uitgevoerd in geval van een gering aantal waarnemingen.

Najaarsbewegingen in Europa

Het patroon van het najaarsvoorkomen van beide soorten in Europa werd statistisch onderzocht, met indeling van de data van de meldingen per gebied over een aantal vaste deelperioden van het najaar: drie voor *inornatus* en vier voor *proregulus*. Alleen de buitengrenzen van het najaarsvoorkomen (Baltische Staten, Fenno-Scandinavië, Britse eilanden, Frankrijk) zijn hierbij onderzocht; meer centraal gelegen landen, zoals Denemarken, Nederland en België bleven onbeschoofd (Tabel 4 en 5). De aantallen verzameld in elke deelperiode zijn niet te beschouwen als onafhankelijk van elkaar zodat de klassieke χ^2 -test bij deze proef niet mag worden gebruikt. Een geordende $2 \times C$ tabel (Goldstein 1964) is hierbij meer aangewezen.

Vergelijking tussen het najaarsvoorkomen van beide *Phylloscopi* in de Britse eilanden

Dit onderzoek bleef beperkt tot de Britse eilanden, omdat de soorten hier jaarlijks het beste scoren vergeleken met de rest van Europa. De intensiteiten van het najaarsvoorkomen van Bladkoninkje en Pallas' Boszanger werden onderling vergeleken voor de periode 1967-1988 (Tabel 6). Eenzelfde vergelijking is gemaakt tussen Pallas' Boszanger en Grote Pieper *Anthus richardi* voor de periode 1963-1988. De wettelijke grenzen van hun broedareaal vertonen immers een betere overlapping (Dement'ev en Gladkov 1954; Flint et al. 1984). Gedurende de beschouwde periode was het Bladkoninkje in Groot-Brittannië niet aan homologatie onderworpen en de Grote Pieper maar tijdelijk. Buiten de homologatie-rapporten werden daarom aanvullende gege-

vens geput uit de werken van Howey & Bell (1985), Baker & Catley (1987), Dymond et al. (1989), alsook uit de vele "Recent Reports" in *British Birds*. Voor elke herfst werd het voorkomen van de twee soorten in twee klassen ingedeeld: goede overeenkomst (voor beide een piekjaar) en geen overeenkomst (een piekjaar voor de ene, maar zeker niet voor de andere). Een waarschijnlijk goede of slechte overeenkomst bleven voor de eindbeoordeling buiten beschouwing.

Onderzoek naar een mogelijk verband tussen piekjaren in Europa en temperatuur en neerslag in het broedgebied

Eerst is nagegaan of jaren met grote aantallen van één of beide soorten in de Britse eilanden ook representatief waren voor andere landen en als algemene piekjaren mochten

Tabel 1. Totale aantallen per periode (n) en gemiddelde aantallen per jaar (\bar{n}) van Bladkoninkje *P. inornatus* in de Britse eilanden (GB), Nederland + België (NL+B), Zweden + Denemarken (S+DK), Frankrijk (F) en Centraal-Europa (CE), de laatste zonder de kustgebieden. r: factor van toename tegenover vorige vijfjarige periode.

Table 1. Total numbers per period (n) and mean numbers per year (\bar{n}) of the Yellow-browed Warbler in the British Isles (GB), the Netherlands + Belgium (NL+B), Sweden + Denmark (S+DK), France (F) and in Central Europe (CE), the coastal areas of the latter excluded. r: rate of increase compared with former five-year period.

		vóór before 1900	1900 1950	1951 1960	1961 1965	1966 1970	1971 1975	1976 1980	1981 1985	1986 1990	1991 1990•
GB	n	?	?	?	55	266	435	405	1341	765*	
	\bar{n}				11,0	53,2	87,0	81,0	268,2	255,0*	
	r				-	4,8	1,6	<1,0	3,3	<1,0	1,69
NL+B	n	4	3	6	6	60	24	31	≥192	≥290**	
	\bar{n}				1,2	12,0	4,8	6,2	≥38,4	≥96,7**	
	r				-	10,0	<1	1,3	≥6,2	≥2,5	2,08
S+DK	n	1	1	1	5	16	19	32	189	±352	
	\bar{n}				1,0	3,2	3,8	6,4	37,8	±70,4	
	r				-	3,2	1,2	1,7	5,9	±1,8	2,03
GB+NL+B+S+DK	\bar{r}					5,3	1,4	1,0	3,7	1,2	
F	n	2	0	1	0	4	3	3	58	187***	
	\bar{n}				-	0,8	0,6	0,6	11,6	46,7***	
	r				-	-	-	-	19,3	4,0	2,25
CE	n	4	6	4	4	6	5	2	4	3**	
	\bar{n}				0,8	1,2	1,0	0,4	0,8	1,0**	

• Gemiddelde toename / vijfjarige periode - Mean increase / five-year period.

* Slechts drie jaar - Only three years.

** Zonder 1989 en 1990 - 1989 and 1990 excluded.

*** Zonder 1990 - 1990 excluded.

Bronnen / Sources:

Britse eilanden: Witherby et al. 1939; Bannerman 1954; Harber et al. 1962-1965; Scott 1964; Smith et al. 1966-1974; Dymond et al. 1975 en 1989; O'Sullivan et al. 1976; Baker 1977; Rogers et al. 1977-1991; Howey & Bell 1985; Baker & Catley 1987.
 Nederland: Commissie voor de Nederlandse Avifauna 1962, 1970; ten Kate 1961-1967; Tekke 1968, 1970, 1972-1975 en 1977; Scharringa & Osieck 1978-1982; Scharringa & Winkelman 1984 en 1986; Moerbeek et al. 1987; de By & Winkelman 1987 en 1988; de By & de Knyff 1989; de By & de CDNA 1991; van den Berg et al. 1992.
 België: de Cock de Rameyen & Flamand 1968; Fouarge & Neuville 1976; Bogaert & De Fraine 1980; van den Steen, Herroelen et al. 1988, 1989a en b; Van Sanden et al. 1991; van der Elst & Potvlieghe 1986; van der Elst & Lafontaine 1987, 1989; van der Elst et al. 1990; Roggeman & Lafontaine in Glutz von Blotzheim & Bauer 1991.
 Zweden: Ahlen 1958; Edberg 1961, 1963, 1972, 1974; Tägström en Ronnheden 1962; Liljefors 1965; Nord 1968; Ronnheden et al. 1968, 1972; Roos 1969; Unger 1969, 1979; Broberg 1970-1972; Källander & Persson 1970; Lindholm et al. 1972; Strömberg 1972; Larsson 1973; Ehrenroth 1974; Svensson 1976, 1978; Ohlsson 1980; Bauer 1981; Hedgren 1981; Walinder 1982; Risberg 1983-1985; Tysberg 1986-1991.
 Denemarken: Jensen & Sandberg 1967; Meltofte 1969; Dyck et al. 1970; Jacobsen et al. 1971; Pedersen 1982, 1984; Boertmann et al. 1986; Olsen 1987-1989, 1991; Frich & Nordbjaerg 1992; L. Nordbjaerg (in litt.).
 Centraal-Europa: Gätke 1900; Drost 1936; Busse 1971; Vauk 1972; Bub 1988; Tomialojé 1990; Glutz von Blotzheim & Bauer 1991; Bundesdeutscher Seltenheitensausschuss 1992.
 Estland: Lilleleht & Lejbak 1992.
 Frankrijk: Mayaud 1953; Hoffmann & Kunz 1961; Elvy et al. 1964; Hovette 1972; Cruon & Viellard 1975; Schab 1978, Dubois et al. 1984a en b, 1986a en b, 1987; Oliosio 1987; Dubois & Yésou 1992.
 Zuid-Europa: Cambi & Cambi 1986

doorgaan (Tabel 6). De kennis van de temperatuur en de neerslag in het broedgebied tijdens deze piekjaren volgde uit de omvangrijke CDIAC - databank, verzameld door Vose et al. (1992). Het gebied van mogelijke herkomst van beide soorten is zeer uitgestrekt (o.m. Glutz von Blotzheim & Bauer 1991, Sokolow & von Vietinghoff-Scheel 1991) en niet exact gekend, zodat de keuze van de weerstations gelijkmatig over het gehele broedareaal van West- en Midden-Siberië verdeeld werd. Nadien zijn deze stations, volgens hun geografische ligging, tot groepen gebundeld.

Voor *inornatus* zijn drie groepen beschouwd (zie Figuur 1):
 - een noordwestelijke (n = 6; 61°- 67° NB, 61°- 78° OL);
 - een noordcentrale (n = 3; 66°- 69° NB, 102°- 115° OL),
 - een menggroep, bestaande uit beide vorige groepen en een bundeling van 12 stations van *inornatus*, nabij of in het broedgebied van *proregulus* gelegen (n = 21; 52°- 69° NB, 61°- 115° OL.).

Voor *proregulus* zijn eveneens drie groepen beschouwd:
 - een westelijke (n = 4; 56°- 65° NB, 88°- 93° OL);
 - een oostelijke (n = 8; 52°- 64° NB, 100°- 114° OL);
 - een menggroep, met alle stations (n = 12; 52°- 65° NB, 88°- 114° OL).

Door de tweede auteur werden de maandelijkse gemiddelden van de temperatuur en de maandelijkse neerslagsommen van elk station omgerekend op het K.M.I. tot genormaliseerde standaardafwijkingen tegenover een langdurig gemiddelde, met als referentie-periode 1951-1980 (Figuur 4

en 5). Door deze methode worden alle maandelijkse afwijkingen van temperatuur en neerslag tegenover dit langdurig gemiddelde perfect vergelijkbaar; bij aanwending van de oorspronkelijke waarden is dit niet het geval. Aldus kan een gemiddelde maandelijkse deviatie voor een groep stations berekend worden. Steeds werden drie perioden afzonderlijk onderzocht: mei, de zomer (gemiddelde van juni, juli en augustus) en september.

Resultaten

Voorkomen van *P. inornatus* en *P. proregulus* in Europa

De Tabellen 1 en 2 geven een overzicht van het voorkomen van beide *Phylloscopi* over grote delen van Noord-, West- en Centraal-Europa. Zoals algemeen gekend, neemt het aantal vaststellingen van beide soorten sinds de jaren 70 gestaag toe, hetgeen verduidelijkt wordt door de aangroei van de factor van toename (r) per vijfjarige periode.

Bij nader onderzoek vertonen beide soorten meerdere overeenkomsten bij hun verovering van een nieuw gebied.

P. inornatus (Tabel 1)

Voor het binnenland van Centraal-Europa zonder de kustgebieden, zijn 13 van de 38 (34%) vermelde vaststellingen afkomstig uit het voorjaar, een opvallend hoog percentage. In de periode 1961-1990 valt hier geen toename in het najaar vast te stellen. Deze is wel voelbaar in enkele kust-

Tabel 2 Totale aantallen per periode (n) en gemiddelde aantallen per jaar (\bar{n}) van Pallas' Boszanger *P. proregulus* in de Britse eilanden, Nederland + België, Zweden + Denemarken, Frankrijk en Centraal-Europa + Estland (ES), de kustgebieden van de laatste meegeteld. Afkortingen en r : zie Tabel 1.

Table 2. Total numbers per period (n) and mean numbers per year (\bar{n}) of Pallas's Warbler in the British Isles, the Netherlands + Belgium, Sweden + Denmark, France and in Central Europe + Estonia (ES), the coastal areas of the latter included. Abbreviations and r : see Table 1.

		vóór before 1900	1900 1950	1951 1960	1961 1965	1966 1970	1971 1975	1976 1980	1981 1985	1986 1990	1961 1990•
GB	n	1	0	5	12	25	45	57	198	199	
	\bar{n}				2,4	5,0	9,0	11,4	39,6	39,8	
	r				-	2,1	1,8	1,3	3,5	1,0	1,60
NL+B	n	0	0	0	2	0	7	14	12	35*	
	\bar{n}				0,4	0,0	1,4	2,8	2,4	8,7*	
	r				-	-	-	2,0	<1,0	3,6	1,67
S+DK	n	0	0	3	8	4	7	26	114	±222	
	\bar{n}				1,6	0,8	1,4	5,2	22,8	±44,4	
	r				-	<1,0	1,7	3,7	4,4	±1,9	1,74
GB+NL+B+S+DK	\bar{r}						2,0	1,6	3,3	1,4	
F	n	0	0	0	1	0	0	1	4	3**	
	\bar{n}				0,2	0,0	0,0	0,2	0,8	1**	
CE+ES	n	2	3	0	4	9	9	7	16	≥11**	
	\bar{n}				0,8	1,8	1,8	1,4	3,2	≥3,7**	
	r				-	2,2	1,0	<1,0	2,3	1,1	1,29

• Gemiddelde toename / vijfjarige periode - Mean increase / five-year period.

* Zonder 1990 - 1990 excluded.

** Zonder 1989 en 1990 - 1989 and 1990 excluded.

Tabel 3. Lineaire en curvilineaire regressie-analysen van de gemiddelde aantallen van Bladkoninkje *P. inornatus* (uit Figuur 1) en Pallas' Boszanger *P. proregulus* (uit Figuur 2) over vijfjarige perioden (1961-1990) in Europa. Een exponentieel model sluit beter aan met de waargenomen toename dan een lineair.

Table 3. Linear and curvilinear regression analyses of the mean numbers of Yellow-browed Warbler (from Figure 1) and of Pallas's Warbler (from Figure 2) per five-year periods (1961-1990) in Europe. An exponential model gives a better fit with the observed increase than a linear one.

	Lineair model <i>Linear model</i>		Exponentieel model <i>Exponential model</i>	
	R-waarde	Significantie F-waarde	R-waarde	Significantie F-waarde
	<i>R-value</i>	<i>Significance level</i> <i>F-value</i>	<i>R-value</i>	<i>Significance level</i> <i>F-value</i>
<i>P. inornatus</i>				
GB	0,915	0,010	0,931	0,007
NL+B	0,809	0,051	0,878	0,021
S+DK	0,860	0,028	0,953	0,003
F	0,768	0,074	0,870	0,055
<i>P. proregulus</i>				
GB	0,911	0,011	0,977	0,001
NL+B	0,844	0,035	0,964	0,008
S+DK	0,861	0,028	0,914	0,011

streken van de Baltische Zee, zoals in Estland (Lilleht & Leibak 1992), maar toch blijven hier omvangrijke najaarsirrupties uit. Zo werden aan de Poolse Oostzeekust maar 37 ex. gemeld in de periode 1961-1988, met een gemiddelde van 1,4 ex./jaar terwijl Helgoland (Noordzee) voor de perioden 1846-1886, 1922-1943 en 1957-1989 een gemiddelde gaf van respectievelijk 2,0, 2,2 en 2,4 Bladkoninkjes/jaar (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991).

Voor het Bladkoninkje is vanaf de periode 1976-1980 de toename in Zweden en Denemarken heel wat onstuimiger verlopen dan in de Britse eilanden. De groeicijfers uit de drie afgelopen vijfjarige perioden tonen dit aan: $r = 1,7, 5,9$ en $\pm 1,8$ voor de eerste en $r = <1,0, 3,3$ en $<1,0$ voor de laatste. Voor het geheel van de Britse eilanden, Nederland + België en Zweden + Denemarken is de gemiddelde toename tegenover vorige vijfjarige periode het meest uitgesproken in de perioden 1966-1970 ($\bar{r} = 5,3$) en 1981-1985 ($\bar{r} = 3,7$). Deze verloopt dus niet volgens een gelijkmatig stijgende lijn.

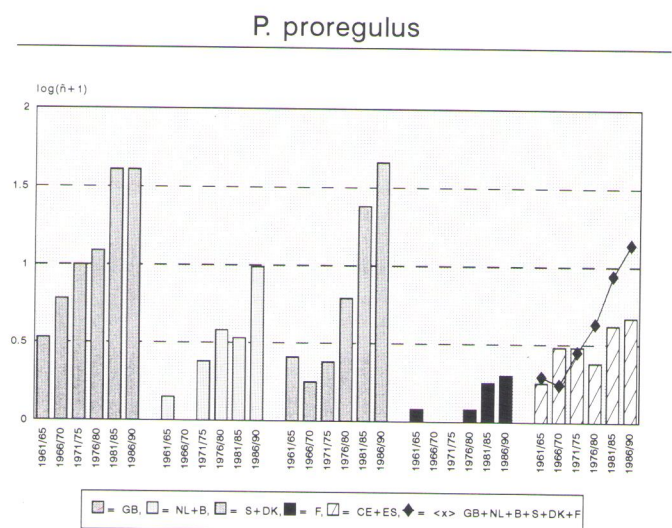
P. proregulus (Tabel 2)

Ook bij deze blijft de toename in Centraal-Europa, met de kuststreken, ten achter tegenover andere gebieden: $r = 1,29$ versus 1,60 à 1,74 en zoals bij *inornatus*, manifesteert zich een grotere groei in Zweden + Denemarken tegenover de Britse eilanden vanaf de periode 1976-1980. Dit volgt uit de groeicijfers van de drie recente vijfjarige perioden: Zweden + Denemarken geven 3,7, 4,4 en $\pm 1,9$ tegen 1,3, 3,5 en 1,0 voor de Britse eilanden. Voor dit gehele gebied is de meest opvallende stijging vast te stellen in de periode 1981-1985 ($\bar{r} = 3,3$), om in een volgende vijfjarige periode op een lager peil te vallen $\bar{r} = 1,4$ in 1986-1990.

Het crescendo van de aantallen van beide *Phylloscopi* is vastgelegd in de Figuren 2 en 3, waar de gemiddelden van de recente zes vijfjarige perioden (\bar{n}) zijn uitgedrukt in $\log(\bar{n} + 1)$. Het verloop van de toename-factoren uit Tabel 1 en 2 wordt in deze figuren verduidelijkt. Voor alle onderzoch-

te streken benaderen de groeicurven heel wat beter een exponentieel dan een lineair groeimodel (Tabel 3). Dit komt in alle vergelijkingen van *inornatus* en *proregulus* tot uiting door de hogere R-waarden en de betere significantie van de F-waarden bij het theoretisch exponentieel model.

Samenvattend kan besloten worden dat het najaarsvoorkomen van beide soorten beheerst wordt door een sterke stuwring in NW.- en W. - richting. In de jongste 15 jaar is hun uitbreiding heel wat opvallender geweest in Scandinavië



Figuur 3. Gemiddelde aantallen ($\log(\bar{n} + 1)$) per vijfjarige perioden van Pallas' Boszanger *P. proregulus* in de Britse Eilanden, Nederland + België, Zweden + Denemarken, Frankrijk en Centraal-Europa + Estland (ES), de kustgebieden meegerekend. Het gemiddelde per vijfjarige periode voor alle landen (zonder Centraal-Europa + Estland) is weergegeven door een lijn. Afkortingen: zie Tabel 1.

Figure 3. Mean numbers ($\log(\bar{n} + 1)$) per five-year periods of Pallas's Warbler *P. proregulus* in the British Isles, the Netherlands + Belgium, Sweden + Denmark, France and Central Europe + Estonia (ES), the coastal areas of the latter included. The solid line gives the mean per five-year period for all countries, Central Europe + Estonia excluded. Abbreviations: see Table 1.

Tabel 4. Verdeling van de najaarswaarnemingen van het Bladkoninkje *P. inornatus* in Europa (1960-1989). Centraal gelegen landen (NL, B, DK) niet meegerekend.

Table 4. Distribution of the autumn observations of the Yellow-browed Warbler in Europe (1960- 1989). Countries with central position (NL, B, DK) excluded.

		Σ	vóór before 15 . X	15 . X - 25 . X	na after 25 . X	Auteurs Authors
Baltische kust = Estland, Polen + Helgoland <i>Baltic coast = Estonia, Poland + Helgoland</i>	n %	68 100,0	62 91,1	4 5,9	2 3,0	Busse (1971), Vauk (1972), Glutz von Blotzheim & Bauer (1991), Lilleleht & Leibak (1992).
Zweden <i>Sweden</i>	n %	64 100,0	40 62,5	16 25,0	8 12,5	Ullman (1989).
Britse eilanden <i>British Isles</i>	n %	2618 100,0	1813 69,2	575 22,0	230 8,8	Dymond et al. (1989).
Frankrijk <i>France</i>	n %	241		73,0		Dubois & Yésou (1992).
Zuid-Europa <i>South Europe</i>	n %	46 99,9	12 26,0	15 32,6	19 41,3	Berekend uit Cambi & Cambi (1986). <i>Calculated from Cambi & Cambi (1986).</i>

dan op de Britse eilanden, waar aanduidingen van toename het vroegst zijn vastgesteld. De uitbreiding van beide soorten per vijfjarige periode stijgt niet doorlopend; zij was bijzonder succesvol in de eerste helft van de tachtiger jaren, om in de tweede helft te verminderen.

Najaarsbewegingen in Europa

P. inornatus

Tabel 4 geeft een verdeling van de najaarswaarnemingen van het Bladkoninkje in verschillende delen van Europa. De gemiddelde aankomst valt het vroegst aan de Baltische kust, met 91% der waarnemingen vóór 15 oktober. Zweden en de Britse eilanden die zich statistisch niet onderling onderscheiden ($x^* = 0,84$; $P > 0,05$), vertonen beide een significante, latere verdeling van de waarnemingen tegenover deze

aan de Baltische kust (Baltische kust - Zweden: $x^* = 2,84$; $P < 0,01$ en Baltische kust - Britse eilanden: $x^* = 3,07$; $P < 0,01$). Anderzijds worden de Britse eilanden vroeger bezocht dan Frankrijk: voor de eerste liggen 22% van de waarnemingen tussen 15 en 25 oktober en voor de laatste 73%. Met 41% der waarnemingen na 25 oktober komen Zuid-Europa en het mediterrane gebied stellig op de laatste plaats.

P. proregulus

Ook voor Pallas' Boszanger liggen de gemiddelde aankomsten het vroegst aan de Baltische kusten: reeds 19% vallen hier vóór 8 oktober (Tabel 5). Het geheel van Zweden en de Britse eilanden krijgt maar 3% der waarnemingen vóór deze datum, met een significant onderscheid tegenover de

Tabel 5. Verdeling van de najaarswaarnemingen van de Pallas' Boszanger *P. proregulus* in Europa (1960-1989). Centraal gelegen landen (NL, B, DK) niet meegerekend.

Table 5. Distribution of the autumn observations of Pallas's Warbler in Europe (1960-1989). Countries with central position (NL, B, DK) excluded.

		Σ	vóór before 8 . X	8 - 21 . X	22 . X - 4 . XI	na after 24 . XI	Auteurs Authors
Baltische kust = Estland, Polen, Duitsland <i>Baltic Coast = Estonia, Poland, Germany</i>	n %	62 99,9	12 19,3	31 50,0	12 19,3	7 11,3	Tomialojć (1990), Glutz & Bauer (1991), Lilleleht & Leibak (1992).
Zweden <i>Sweden</i>	n %	42 99,9	4 9,5	23 54,8	9 21,4	6 14,2	Ullman (1989).
Britse eilanden <i>British Isles</i>	n %	337 100,0	8 2,4	180 53,4	114 33,8	35 10,4	Dymond et al. (1989).

Baltische kuststreken ($x^* = 4,12$; $P < 0,01$). Opnieuw onderscheidt Zweden zich niet statistisch van de Britse eilanden ($x^* = 1,02$; $P > 0,05$). In Frankrijk lijken de eerder schaarse najaarsvaststellingen wel opvallend laat: van acht waarnemingen vallen er vijf in de derde decade van oktober en één in de eerste decade van november (Dubois & Yésou 1992). Het gering aantal waarnemingen alhier verhindert evenwel een zeker besluit.

Vergelijking tussen het voorkomen van *P.inornatus* - *P. proregulus* en van *P. proregulus* - *A. richardi* in de Britse eilanden

In de Britse eilanden bestaat geen goede overeenkomst tussen het najaarsvoorkomen van Bladkoninkje en Pallas' Boszanger. Van zeven piekjaren van *inornatus* in de periode 1967-1988 ($n=22$), gaan er maar vier gepaard met een irruptie van *proregulus* (Tabel 6). Beide soorten samen geven tien piekjaren, waarbij maar vier gemeenschappelijke (1975, 1981, 1985, 1988) en zes van één soort (1967, 1968, 1982, 1984, 1986, 1987). Onder de niet-piekjaren zijn er bovendien minimum vier met zeer ongelijke aantallen. Samen krijgen we zeker tien (6+4 of 45,4%) van de 22 onderzochte jaren met een opvallend verschil in de intensiteit van het najaarsvoorkomen.

Een vergelijking tussen de aantallen van Pallas' Boszanger en Grote Pieper over de periode 1963-1988 ($n = 26$) vertoont eveneens een gebrekkige overeenkomst. Van acht piekjaren van Pallas' Boszanger worden zes beantwoord met een irruptie van Grote Pieper. Beide soorten samen geven 15 piekjaren, waaronder maar zes gemeenschappelijke (1963, 1968, 1975, 1985, 1987, 1988). In totaal vertonen minimum 11 (42,3%) van de 26 onderzochte herfstten een opvallend onderscheid tussen de aantallen. Hierbij worden negen herfstten genoteerd met een alleenstaande irruptie en twee met een sterke afwijking in het voorkomen.

Verband tussen piekjaren in Europa en warme zomers in het broedgebied

Volgens Tabel 6 worden irrupties van het Bladkoninkje op de Britse eilanden eveneens vastgesteld in andere landen van Europa. Voor Pallas' Boszanger biedt de navolging minder overeenkomst, maar toch is zij vrij behoorlijk.

Rekening houdend met de hoge dichtheid van waarnemers in dit land, kunnen daarom de piekherfstten in de Britse eilanden als een betrouwbare standaard voor geheel Europa doorgaan.

Temperaturen in het broedgebied van *inornatus* (Figuur 4).

Mei. Hoge temperaturen worden niet genoteerd in de noordwestelijke groep stations: van de zeven piekjaren zijn er vier (1975, 1981, 1985, 1986) met een negatieve afwijking (Figuur4A). De noord-centrale groep levert vijf jaar met een positieve afwijking en twee met normale temperaturen (Figuur4B). Over het gehele broedgebied van West- en Midden-Siberië (21 stations) hebben vijf jaar een positieve, één een licht negatieve en één een zeer minieme afwijking (Figuur4C). De gemiddelde mei-temperaturen van 15 jaar zonder irruptie in de periode 1967-1988 geven viermaal een positieve, driemaal een licht positieve en achtmaal een negatieve afwijking.

Piekjaren ($n = 7$) en gewone jaren ($n = 15$) onderscheiden zich statistisch voor wat hun afwijkingen tegenover het langdurig gemiddelde betreft (Mann-Whitney U-test, $U = 19$; $P < 0,025$). Voor het broedgebied van *inornatus*, met uitzondering van het NW-deel, mag daarom een invloed van hoge mei-temperaturen op het ontstaan van irrupties in overweging genomen worden.

Zomer. Voor de groep stations A liggen bij zeven piekjaren vier (1967, 1981, 1984, 1988) duidelijk boven en twee (1975, 1986) duidelijk onder het langdurig gemiddelde. Voor groep B vinden wij vier warme zomers (1967, 1975, 1984, 1986) en drie met ongeveer normale temperaturen. Voor het gehele broedgebied (Figuur 4C, 21 stations) krijgen wij voor de piekjaren vier met een positieve (max. + 0,37 σ) en twee met een negatieve afwijking (max. - 0,24 σ). In de periode 1967-1988 is geen statistisch onderscheid te vinden tussen zeven piekjaren en 15 jaren zonder piek ($U = 28,5$; $P > 0,05$).

Irrupties van *inornatus* in Europa kunnen daarom zeer moeilijk in verband worden gebracht met hoge zomertemperaturen in het broedgebied.

September. Zoals Figuur 4 aantoont, zijn de afwijkende temperaturen in de drie groepen stations te wisselvallig om enige invloed te kunnen aantonen.

Tabel 6. Piekjaren van Bladkoninkje *P. inornatus* (1967-1988) en Pallas' Boszanger *P. proregulus* (1968-1989) in de Britse eilanden en andere landen. Afkortingen: zie Tabel 1 en 2.

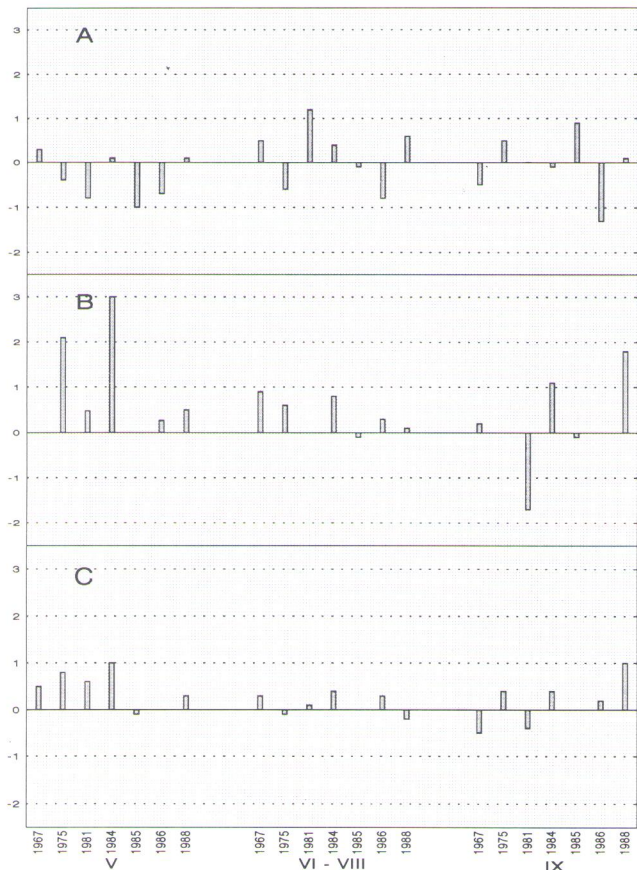
+, ± en - : goede, vrij goede en geen overeenkomst met Groot-Brittannië.

Table 6. Peak years of Yellow-browed Warbler (1967-1988) and of Pallas's Warbler (1968-1989) in the British Isles and other countries. Abbreviations: see Table 1 and 2.

+, ± and - : good, fairly good and no accordance with the British Isles.

<i>P.inornatus</i>						<i>P.proregulus</i>				
GB	NL+B	S	SF•	F	ES	GB	NL+B	S	SF•	ES
1967	+	+	+	-	-	1968	-	-	+	-
1975	+	+	+	-	+	1975	±	-	+	-
1981	+	+	+	-	+	1981	-	+	+	+
1984	±	±	+	+	-	1982	-	+	+	+
1985	+	+	+	+	+	1985	±	-	-	-
1986	+	+	±	+	-	1987	±	+	±	-
1988	+	+	+	+	+	1988	±	+	+	-

• Finland (H. Jännes, in litt.).



Figuur 4. Piekjaren van *P. inornatus* in Europa (periode 1967-1988) en gemiddelde temperaturen in het broedgebied van West- en Midden-Siberië, in mei (V), de zomer (VI-VIII) en september (IX). Temperaturen (Y-as) werden uitgedrukt in genormaliseerde standaardafwijkingen (σ) tegenover het gemiddelde (basislijn 0) van de referentie-periode 1951-1980.

A: noord-westelijke groep (n = 6 stations, zie Fig. 1; 61° - 67° NB, 61° - 78° OL);
 B: noord-centrale groep (n = 3; 66° - 69° NB, 102° - 115° OL);
 C: de groepen A en B, samen met 12 stations gelegen nabij of in het broedgebied van *P. proregulus* (n = 21; 52° - 69° NB, 61° - 115° OL).

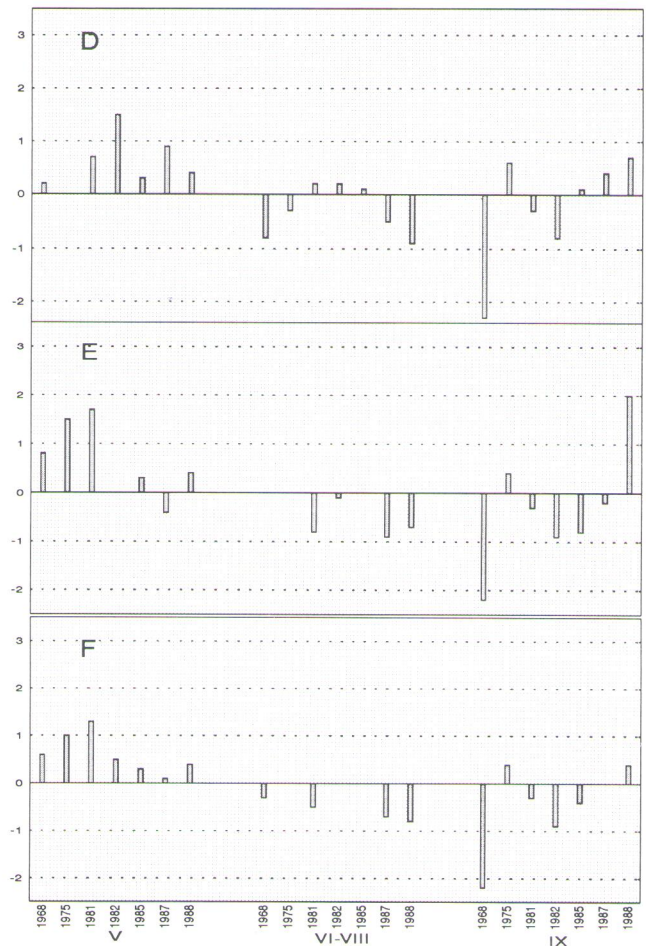
Figure 4. Peak years of *P. inornatus* in Europe (period 1967-1988) and mean temperatures in the breeding range of West- and Central-Siberia during May (V), summer (VI-VIII) and September (IX). Temperatures (Y-axis) were normalized in standard deviations (σ) against the long-term mean (basis line 0) of the reference period 1951-1980.

A: north-western group (n = 6 stations, see Fig. 1);
 B: north-central group (n = 3);
 C: includes A and B and the 12 stations near or within the breeding range of *P. proregulus* (n = 21).

Temperaturen in het broedgebied van *proregulus* (Figuur 5).

Mei. De drie groepen weerstations D, E en F krijgen voor de reeks piekjaren doorgaans positieve afwijkingen. Tijdens dezelfde periode 1968-1988 zijn er voor de reeks van 14 gewone jaren vier met een positieve en tien met een negatieve afwijking. Beide jaarreeksen onderscheiden zich zeer significant ($U = 8$; $P < 0,001$), zodat eenzelfde besluit geldt als voor *inornatus*: irrupties van *proregulus* lopen blijkbaar samen met hogere mei-temperaturen in het broedgebied.

Zomer. Onder de zeven piekjaren vertoont de westelijke groep D vier koude zomers (1968, 1975, 1987, 1988) en de oostelijke groep E drie (1981, 1987, 1988). Beide groepen samen (Figuur 5F, 12 stations) geven vier zomers met uitgesproken negatieve afwijkingen, die in 1987 en 1988 zelfs $-0,75 \sigma$ en $-0,81 \sigma$ bedragen; drie zomers zijn ongeveer normaal. Ook voor *proregulus* blijken irrupties in Europa onaf-



Figuur 5. Piekjaren van *P. proregulus* in Europa (periode 1968-1988) en gemiddelde temperaturen in het broedgebied van Midden-Siberië in mei (V), de zomer (VI-VIII) en september (IX). Deze zijn uitgedrukt zoals in Figuur 4.

D: westelijke groep (n = 4 stations, zie Figuur 1; 56°-65° NB, 88°-93° OL);
 E: oostelijke groep (n = 8; 52°-64° NB, 100-114° OL);
 F: beide groepen (n = 12; 52°-65° NB, 88°-114° OL).

Figure 5. Peak years of *P. proregulus* in Europe (period 1968-1988) and mean temperatures in the breeding range of Central-Siberia during May (V), summer (VI-VIII) and September (IX). Temperatures are expressed as in Figure 4.

D: western group (n = 4 stations, see Figure 1);
 E: eastern group (n = 8);
 F: both groups D and E (n = 12).

hankelijk van hoge zomertemperaturen in het broedgebied.

September. In alle groepen verlopen de afwijkingen tegenover het langdurig gemiddelde zeer grillig. Over het hele broedgebied (Figuur 5F) geven zeven piekjaren tweemaal een positieve, viermaal een negatieve en éénmaal bijna geen afwijking. In dezelfde periode geven 14 jaren zonder piek, negenmaal een positieve en vijfmaal een negatieve afwijking. Beide jaarreeksen vertonen geen verschil betreffende hun afwijking ($U = 34,5$; $P > 0,05$). Ook voor *proregulus* lijkt de september-temperatuur in het broedgebied geen invloed te hebben op het voorkomen van irrupties.

Neerslag in het broedgebied van *inornatus* en *proregulus*

Binnen alle groepen weerstations vertonen de standaardafwijkingen van de hoeveelheid neerslag erg wisselende en niet gelijklopende afwijkingen tegenover het langdurig gemiddelde voor zeven piekherfsten van elke soort. Eenzelfde besluit wordt gevonden voor de jaarreeksen zon-

der piek. Om deze reden werden de neerslag-deviaties niet in figuur gebracht. Geen van de 18 vergelijkingen tussen de jaarreeksen met en zonder piek vertoont enig significant onderscheid met de Fisher exact test. De hoeveelheid neerslag in het broedgebied lijkt daarom van geen invloed als startpunt van irrupties.

Discussie

Toename van *P. inornatus* en *P. proregulus* in Europa: schijn of werkelijkheid?

Niet zelden wordt het talrijker voorkomen van beide *Phylloscopi* in Europa toegeschreven aan de begunstigende invloed van een verhoogd aantal bekwame veldwaarnemers en aan een betere opmerkzaamheid. In die betekenis zou de toename maar schijnbaar zijn, omdat vroeger veel vogels onopgemerkt bleven. Tabel 3 toont aan dat het groeiend aantal waarnemingen in de meeste van de onderzochte landen een exponentiële toename getrouwer beantwoordt dan een lineaire. Is het mogelijk dat de ornithologische activiteit ook exponentieel is toegenomen? Dit lijkt weinig waarschijnlijk.

De gedachte van een reële en geen artificiële toename, wordt ondersteund door de intense activiteit in bepaalde vogeltrekstations in het verleden. Volgens Williamson (1965) werd op het voor zeldzaamheden beroemd geworden Fair Isle, permanent aan onderzoek gedaan tijdens de jaren 1905-1912, 1921-1929 en 1935-1939. Dezelfde auteur vermeldt ook de openingsjaren van 26 belangrijke Britse "bird observatories", alle aan de kust gelegen: zeven tussen 1946 en 1950, acht tussen 1951 en 1955, negen tussen 1956 en 1960 en twee in 1961. Gedurende deze jaren werden heel weinig Pallas' Boszangers op de Britse eilanden gemeld (Tabel 2). Maar ook het Europese continent levert stevige aanwijzingen van een echte toename. Zo waren in 1969 reeds negen vogelringstations actief in Finland en tot dan waren over dit gehele land circa 27 *inornatus* en 20 *proregulus* gemeld (Hildén 1974). Vergelijken wij deze aantallen met de meldingen afkomstig uit vier recente jaren (1986-1989): 145 *inornatus* en 124 *proregulus* (H. Jännes, in litt.). Tijdens de periode 1897-1927 ringde J. Thienemann tienduizenden vogels te Rossitten (Rybatchi, thans Rusland). Zijn periode vermeldt slechts één *inornatus* en geen *proregulus* (Tischler 1941). In het nabijgelegen Litouwen vielen de eerste vaststellingen van *inornatus* en *proregulus* respectievelijk pas in 1968 en 1962 (Kurlavicius 1991) en in Estland in 1973 en 1974 (Lilleleht & Leibak 1972). Deze historische bijzonderheden, samen met de geringe aantallen uit de periode vóór 1950 (Tabellen 1 en 2), pleiten voor een reële toename van beide *Phylloscopi* in Europa.

Ook dient overwogen, of een uitbreiding van het Siberisch broedareaal deze toename niet kan hebben beïnvloed. Voor *inornatus* is geen areaalverschuiving beschreven; *proregulus* onderging een westwaartse expansie vanaf het begin van deze eeuw (Johansen 1954), die thans zou aanhouden (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991). Bij vergelijking tussen de westelijke grenzen van het broedgebied van deze soort in Dement'ev & Gladkov (1954) en de nauwkeurige kaart gepubliceerd door Sokolow & von Vietinghoff-Scheel (1991), is een westwaartse uitbreiding te zien van 360-390 km. Wellicht zijn deze nieuwe, perifere



Pallas Boszanger *Phylloscopus proregulus*

Foto: K. De Rouck

gebieden dun bevolkt; bijna steeds is de dichtheid van een soort immers maximaal in het centrum van het areaal en minimaal in de randgebieden (Hengeveld & Haeck 1982). En omdat volgens alle literatuurbronnen de standaardrichting van beide soorten in het najaar oostelijk en zuidoostelijk is gericht, kan deze westelijke verplaatsing uit het Siberisch broedgebied de toename in Europa moeilijk verklaren.

De aankomst van beide soorten in Europa blijkt niet gedetermineerd door temperatuur en neerslag in het broedgebied

De raadpleging van een uitgebreide dataset meteorologische waarnemingen, afkomstig uit West- en Midden-Siberië, leverde geen aanwijzing van een verband tussen irrupties in Europa en gunstige weersomstandigheden in het broedgebied tijdens de zomermaanden en september (Figuur 4 en 5). Piekjaren bleken wel gekoppeld aan hogere mei-temperaturen in bijna het gehele gebied van herkomst; hierdoor zou een betere voedselsituatie kunnen ontstaan voor de broedvogels.

Toch blijft het de vraag of aan deze vaststelling veel belang kan worden gehecht voor het optreden van irrupties. *Inornatus* verschijnt te Eniseisk (Figuur 1, n° 12) pas begin juni en van *proregulus* komen eerst rond deze tijd grootschalige bewegingen op gang in het district Krasnojarsk (Figuur 1, n° 13) (Dement'ev & Gladkov 1954). In Trans-Baikalië verschijnt deze soort einde mei (Sokolow & von Vietinghoff-Scheel 1991), zodat de mogelijke invloed van hogere temperaturen in mei vooralsnog moeilijk te interpreteren valt.

Fenologie en ruimtelijk verloop van de najaarstrek

Voor het Bladkoninkje werd een zuidwaartse najaarstrek langs de westelijke kusten van Europa reeds vastgesteld door Sharrock (1972) en Dubois & Yésou (1992). Cambi & Cambi (1986) veronderstelden eenzelfde beweging voor

Pallas' Boszanger. Onze studie, uitgevoerd met meer cijfermateriaal en over een groter gebied, ondersteunt deze meningen ten volle (Tabel 4 en 5).

De Baltische kusten worden het vroegst aangedaan; nadien volgen Zweden en de Britse eilanden die geen onderscheid in de verspreiding van hun aantallen over verschillende najaarsperiodes vertonen. *Inornatus* bezoekt heel wat later Frankrijk; Zuid-Europa komt op de laatste plaats. De laatste bevindingen zijn wellicht ook geldig voor *proregulus*, maar het aantal vaststellingen van deze soort in Frankrijk en Zuid-Europa blijft voorlopig te gering voor een vaststaand besluit.

Volgens Ullman (1989) valt de aankomst van het Bladkoninkje gemiddeld één week en van Pallas' Boszanger gemiddeld twee weken vroeger in Noord- dan in Zuid-Zweden, omdat de noordelijke landstreek dicht bij het broedgebied ligt dan de zuidelijke. Alhoewel zijn besluit zich tot Zweden beperkte en op een gering aantal waarnemingen berust (zie ook Glutz von Blotzheim & Bauer 1991), versterkt zij onze hypothese. Op de niet-geprojecteerde kaart van Eurazië liggen de onderzochte Baltische kusten nagenoeg even ver verwijderd van de broedplaatsen als Noord-Zweden. De vroege aankomstdata aan deze kusten vallen daarom in de lijn van het onderscheid, door Ullman (1989) vastgelegd voor Zweden.

De analyse van de najaarsverplaatsingen van beide *Phylloscopi* in Europa wijst aldus op een vanuit Siberië westelijke gerichte trek. Nadien is er een heroriëntatie vanuit Scandinavië in een zuidwestelijke richting (o.m. Rabøl 1986), waarbij het weer in de maritieme zone Kanaal-Zuid-Scandinavië een belangrijke rol speelt, zoals door Baker (1977), Howey & Bell (1985), Wheeler (1985), Baker & Catley (1987) is aangetoond.

Zowel Ullman (1989) als deze studie versterken Rabøl's hypothese (1969, 1976) van een "verkeerde" westwaartse trek vanuit het broedgebied. Er zijn geen duidelijke argumenten gevonden ter ondersteuning van de anticycloontheorie. Volgens deze verloopt eerst een vroege trek westwaarts in de zuidelijke gebieden van Siberië, om zich nadien naar het noordwesten (Scandinavië) te richten (Baker 1977; Howey & Bell 1985, Baker & Catley 1987). In dit geval zouden heel wat meer vogels van de eerste lichten moeten belanden in Centraal- en Zuid-Europa, hetgeen door de fenologische vaststellingen wordt tegengesproken. In Kazachstan zijn irrupties van Pallas' Boszanger beschreven in 1960 en 1961 (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991; Sokolow & von Vietinghoff-Scheel 1991) en deze lieten geen spoor na in Noord- of West-Europa.

Onvolmaakt parallelisme tussen het najaarsvoorkomen van beide soorten in de Britse eilanden

Bij irrupties worden Bladkoninkje en Pallas' Boszanger vaak in één adem vernoemd. Toch blijkt dat onterecht. Een analyse van de gegevens uit de Britse eilanden, waar beide soorten het beste scoren voor Europa, ondersteunt deze mening niet. Een irruptie van de ene impliceert lang niet altijd een irruptie van de andere. Van 22 onderzochte herfststseizoenen vertoonden ongeveer 55% een goede overeenkomst tussen de aantallen Bladkoninkjes en Pallas' Boszangers. Een nagenoeg zelfde percentage van overeenkomst ($\pm 58\%$) is gevonden tussen Pallas' Boszanger en Grote Pieper voor 26 herfstseizoenen. De afwezigheid van een goede overeen-

komst in beide vergelijkingen wekt het vermoeden, dat indien een anticycloon boven Siberië aan de basis zou liggen van irrupties in Europa, zoals veelal aanvaard (Elkins 1983; Glutz von Blotzheim & Bauer 1991, Cramp 1992), beide soorten niet zelden verschillend reageren op dezelfde uitwendige stimuli.

Geen goede overeenkomst tussen de data van de geraadpleegde synoptische weerkaarten en de fenologie van de najaarstrek in Siberië

Beide *Phylloscopi* verlaten hun Siberisch broedgebied vroeg in het najaar en zoals in Europa, is in Midden- en Oost-Azië *inornatus* een vroegere herfsttrekker dan *proregulus*. Uit de omvangrijke literatuur over de najaarsfenologie in Azië, distilleren we enkele markante gegevens voor dit overzicht.

P. inornatus

Wegtrek van de eerste vogels einde juli - begin augustus en aanwezigheid in West- en Noord-Centraal-Siberië tot begin september. Aankomsten in Hong-Kong en Birma reeds in de eerste, en in NO-China in de laatste decade van deze maand (Ticehurst 1938; Hemmingsen & Guildal 1968; Glutz von Blotzheim & Bauer 1991; Cramp 1992). Reeds in september worden de noordelijke grenzen van het overwinteringsgebied in groot aantal overtrokken. In Yakutië verdwijnt de hoofdmassa in de tweede decade van augustus (vele auteurs in Dement'ev & Gladkov 1954) en achterblijvers worden nog gezien tot in de derde week van september (Cramp 1992).

P. proregulus

Najaarstrek vanaf augustus; enkele vogels bereiken NO-China vanaf het einde van deze maand, met hoofdtrek tijdens de laatste drie weken van september. In het westelijk deel van het broedgebied worden de laatste trekkers op 20 (Tomsk) en 26 september (Krasnojarsk) gezien, terwijl in het meer oostelijk gelegen Baikal-gebied nog grootschalige bewegingen plaats hebben einde september, met de laatste waarneming op 7 oktober (Dement'ev & Gladkov 1954; Hemmingsen & Guildal 1968; Glutz von Blotzheim & Bauer 1991; Sokolow & von Vietinghoff-Scheel 1991; Cramp 1992).

Vergelijken wij nu deze fenologische bevindingen met de data van de synoptische weerkaarten, geraadpleegd ter verklaring van een massale exodus van beide *Phylloscopi* vanuit hun broedareaal:

inornatus: 14 oktober 1968, 7 oktober 1974, 4 oktober 1975 (Baker 1977);

proregulus: 21-29 september en 3 oktober 1982 (Howey & Bell 1985).

Beide datasets, deze van de fenologie en deze van de weerkaarten, overlappen elkaar zeer weinig. Alleen Baker en Catley (1987) houden rekening met de vorming van een anticycloon in een passende periode, nl. einde augustus 1985 boven het Baikal Meer. Doorgaans refereren de weerkaarten naar een tijdstip, waarop grote aantallen *Phylloscopi* hun Siberisch broedgebied reeds ontruimd hebben. Vooral het vroege vertrek van *proregulus* en van *inornatus* uit het westelijk deel van hun broedareaal verstevigt deze mening. Tenslotte hebben wij een bijkomend onderzoek ingesteld naar de mogelijke rol van deze fel besproken

Middensiberische anticyclonen. In de archieven van het K.M.I. werd het "Daily Weather Report" (Met. Office, London) geraadpleegd uit de jaren 1947-1954, een periode waarin maar zeer kleine aantallen Bladkoninkjes en nage-noeg geen Pallas' Boszangers in Europa werden opgemerkt. Uit deze verzameling zijn de maanden augustus en september van de willekeurige jaren 1948, 1950, 1952 en 1954 dag na dag gecontroleerd. We noteerden hierbij de aanwezigheid van niet minder dan 31 hogedrukgebieden, waarvan bijna de helft (14) minimum vier dagen duurde. In september 1948 en 1954 hielden uitgestrekte anticyclonen, met middelpunt boven het Baikal Meer, gedurende negen dagen aan. Bijgevolg waren ook in het verleden hogedrukgebieden boven Centraal-Siberië niet ongewoon.

De opgedane bevindingen kunnen als volgt worden samengevat. Bladkoninkje en Pallas' Boszanger blijken in Europa werkelijk toegenomen en vertonen hier een ZW-gerichte standaardrichting, met als stopplaatsen de Baltische kusten en Scandinavië. In dit laatste gebied is de recente toename het meest uitgesproken. Hoge zomer- en septembertemperaturen schijnen geen invloed te hebben bij het ontstaan van irrupties, die Europa bereiken vanuit het oosten. De najaarsaantallen op de Britse eilanden vertonen niet altijd gelijklopende top- en dalherfsten. De data van de geraadpleegde synoptische weerkaarten, gebruikt bij de anticyclonentheorie, stemmen niet goed overeen met de najaarsfenologie van beide soorten in Siberië.

Door dit alles wint Rabøl's hypothese (1969, 1976) van een "gewilde", "verkeerde" najaarstrek in westelijke richting aan kracht. Misschien liggen er thans nieuwe argumenten voor, die deze hypothese verder kunnen uitbouwen.

Mogelijke alternatieve verklaringen

Toename in Europa door negatieve invloeden in het broedareaal: Waldsterben en ontginning van de taiga

Met een oppervlakte van vijf miljoen km² vertegenwoordigt de Siberische taiga meer dan de helft van het coniferenbestand van de wereld (Petrof 1992). In de laatste jaren was dit gebied aan tal van ongunstige factoren onderworpen, die geleid hebben tot verarming en gedeeltelijke vernietiging van een uniek biotoop. Hierbij dient vooral gedacht aan het afsterven van bomen (Waldsterben). Samen met ontginning en gewijzigde bosbouw, heeft dit voor een verkaling en verbrokkeling van de taiga gezorgd (Petrof 1992; Rosencranz en Scott 1992; Ivleva en Junghanss 1993).

Waldsterben is het plots op onverklaarbare wijze afsterven van grote boscomplexen. Kort geleden is zowel in Rusland als in Finland aangetoond, dat luchtbezoedeling door stikstof-componenten een zware ontregeling veroorzaakt van het stikstof-metabolisme bij de Grove Den *Pinus sylvestris* en de Blauwe Bosbes *Vaccinium myrtillus*, waardoor zij minder bestand worden tegen koude wintertemperaturen (Lähdesmäki 1990). Volgens Komarov (1980) bleef Siberië niet gespaard van Waldsterben en recent onderzoek onthulde een ernstige toestand. Tijdens de periode 1925-1983 verhoogde in de voormalige Sovjet-Unie de jaarlijkse uitstoot van stikstof- en zwaveloxiden, de hoofdverantwoordelijken van zure regen, met respectievelijk 7,4% en 6,5%. Dit zijn hoge waarden in vergelijking met de gemiddelde jaarlijkse toename over de gehele wereld: respectievelijk 2,0% en

1,9% (Dignon en Hameed 1992). Volgens vele bronnen heeft het hierdoor ontstane verzuringsproces een algemene negatieve invloed op het broedvogelbestand, hetgeen vooral in Centraal-Europa is aangetoond (overzichten o.m. bij Newman 1979; Hölzinger en Kroymann 1984; Flousek 1989; Goriup 1989, Källander en Smith 1989; Möckel 1992a en b).

In verband met de toenemende verschijning van beide *Phylloscopi* in Europa, is het werk van Möckel (1992a) belangrijk. Deze auteur volgde jarenlang de populatie-biologie van Zwarte Mees *Parus ater* en Kuifmees *P. cristatus*, twee specifieke naaldhoutbewoners van het Erzgebirge (ZO-Duitsland), dat in de laatste decennia in toenemende mate te lijden had van luchtverontreiniging. Een sinds 1981 bijna jaarlijks mislukte zaadopbrengst was hiervan het gevolg. Jonge Zwarte Mezen beantwoordden deze nieuwe toestand met wegtrek in de herfst, een verschijnsel dat voordien alleen tijdens bijzondere jaren voorkwam. In korte tijd veranderde hun trekpatroon van een invasie-type naar dit van partiële trekker. De alhier broedende Kuifmezen, die voorheen altijd zeer trouw aan hun broedplaats waren, reageerden op de toenemende verarming aan naalden door een grootschalige dispersie. Het lijkt daarom niet onmogelijk, dat dergelijke processen ook bij Bladkoninkje en Pallas' Boszanger een invloed kunnen hebben op hun verplaatsingen.

De ontginning van de Siberische taiga kent thans een enorme uitbreiding. Tijdens de laatste jaren werden jaarlijks meer dan vier miljoen hectaren woud ontgonnen, vooral voor de aanleg van de Baikal-Amur spoorweg, die het broedgebied van beide *Phylloscopi* doorkruist. De publieke opinie heeft nauwelijks weet van deze grootschalige vernietiging. Indien een goed georganiseerde internationale hulp uitblijft, staat ook dit gebied het gekend lot van het tropisch regenwoud te wachten (Petrof 1992, Rosencranz & Scott 1992).

In Scandinavië heeft de versnippering van de taiga veel studies uitgelokt, die de uitwerkingen hiervan op de vogelgemeenschappen nauwkeurig hebben vastgelegd (overzichten o.m. bij von Haartman 1973; Ahlen 1975; Järvinen & Väisänen 1977; Väisänen et al. 1986; Virkkala 1987). Meerdere elementen uit hun studies zijn voor dit overzicht van belang. In Noord-Finland stelde de Kuifmees, een voor-naam slachtoffer van de uitdunning van de taiga, haar legperiode één week uit, in een tijdspanne van ongeveer 45 jaar (Ojanen & Orell 1985). Bij de Bruinkopmees *P. cinctus* vertoonden 15 dagen oude jongen afkomstig uit een matig gewijzigde taiga, een vleugellengte die 3 mm langer was dan bij jongen uit een sterk gedunde taiga (Virkkala 1987, 1990). Deze vaststelling van een gewijzigde vleugelmorfologie zou best een gevolg kunnen zijn van de bekende interactie tussen de omgeving en het genotype van de Bruinkopmees. Volgens van Noordwijk et al. (1980) is ongeveer 40% van de grootte-variantie bij het eerste legsel van de Koolmees *P. major* genetisch bedongen. Voor legdata, meerdere ei-afmetingen en gemiddeld lichaamsgewicht stelden zij respectievelijk 30%, 50-70% en 60% genetische afhankelijkheid voorop. Een meetbaar effect van wijzigingen in het milieu op het genotype kan zich bij de Koolmees reeds na ongeveer 10 jaar ontwikkelen (van Noordwijk 1987).

Vergeten wij niet dat bij *Passeriformes* de evolutie heel wat

succesvoller is dan bij *non-Passeriformes*. De micro-evolutie van broedvogels kan in onstabiele en gewijzigde milieus onderhevig worden aan belangrijke verschuivingen. Vooral bij een "vermorzeling" van de omgevende ecosystemen kan bij zulke populaties een intense selectie tot stand komen (Wiens 1977; Boag & Grant 1981). Dat ook het oriëntatievermogen in deze selectie betrokken kan worden, is hierbij niet uitgesloten.

Mogelijke beïnvloeding door lichaamsvreemde (xenobiotische) stoffen

Chemicaliën door synthese verkregen, zoals bijvoorbeeld vrouwelijke hormonen, verstoren de ontwikkeling, o.m. door hun vermogen de activiteit van lichaamseigen hormonen te verleggen. Het recente boek van Colborn & Clement (1992) geeft een onschatbare hoeveelheid wetenschappelijk materiaal over de negatieve impact van deze lichaamsvreemde stoffen, zoals PCB's, dioxines en andere. Dat deze afwijkingen erfelijk zijn, is proefondervindelijk aangetoond. Nochtans ontbreekt tot op heden enig bewijs van hun invloed op het oriëntatievermogen.

De school van Berthold stelde een erfelijke oriëntatiewijziging vast bij een wel omschreven populatie van de Zwartkop *Sylvia atricapilla*. Indien schadelijke stoffen verantwoordelijk zouden gesteld worden voor de gewijzigde trekrichting, stelt zich meteen de vraag waarom hun effect tot Centraal-Europa beperkt bleef. Zo is de teruggang en het veranderde gedrag van roofvogels door inname van pesticiden, niet plaatselijk, maar wereldwijd vastgesteld (overzicht bij Hartner 1981). Het is dan ook een raadsel waarom Myers (1992), als voorstander van de invloed van lichaamsvreemde stoffen, het werk van Berthold en anderen zonder enig argument in twijfel trekt. Thans is de genetische invloed op het oriëntatievermogen heel wat dieper uitgewerkt dan deze van de xenobiotische stoffen; de eerste is gesteund op stevige proeven, de tweede vooralsnog niet.

Een door micro-evolutie ontstane gewijzigde codering van de oriëntatie: voorkomen van een populatie met gewijzigd trekpatroon

Bij het zoeken naar een verklaring voor de recente toename van beide *Phylloscopi* in Europa, mag met erfelijke invloeden rekening worden gehouden. In de jongste tijd hebben zowel proefondervindelijke resultaten als veldgegevens de hypothese van een rechtstreekse genetische controle op alle belangrijke aspecten van de vogeltrek versterkt (Berthold 1990).

Sinds 25 jaar richtten Centraaleuropese Zwartkoppen hun najaarstrek in toenemende mate naar het NW, waardoor een voor hen nieuw verblijfsgebied ontstond op de Britse eilanden. Voordien trokken zij allen in zuidelijke richting, naar het Middellandse Zeegebied en Afrika. De vlugge toename van het aantal wintergasten in de Britse eilanden was volgens Berthold & Terrill (1988) een gevolg van een vlugge, natuurlijke selectie. Oriëntatieproeven in kooien met in de hand gekweekte Zwartkoppen wezen uit dat thans 5 à 7% van de Zuidduitse broedvogels in het najaar naar het noordwesten trekken (Helbig 1992). Een ander onderzoek leert dat Zwartkoppen van zuidelijk Centraal-Europa twee zeer verschillende trekrichtingen bezitten in het najaar. Vogels die oostelijk van ± 14° OL broeden, trekken ZO en zij die

westelijk van deze grens broeden, trekken ZW. Beide populaties bezitten een verschillende trekrichting, die aangeboren is (Neusser 1987; Helbig & Wiltchko; 1987, Helbig et al. 1989). Ook tonen kruisingsproeven met gekweekte Zwartkoppen de genetische basis van dit verschil aan (Helbig 1991). Uit deze proeven en onderzoek met andere vogelsoorten, veronderstelt Berthold (1990) dat ingrijpende veranderingen in het milieu, het trekpatroon van de Zwartkop in twee tot vijf generaties kunnen veranderen. De kans dat de recente toename in Europa van Bladkoninkje, Pallas' Boszanger en misschien ook "echte" dwaalgasten berust op veranderingen in hun genotype, is daarom heel wat reëler dan tot heden overwogen.

De woorden van Elkins (1986), een belangrijk onderzoeker over het dwalen bij vogels, blijven steeds geldig: "we still do not know just what these birds are doing, nor how long they have been doing it; but it's fine to speculate". In die betekenis dan, dat naarmate grondiger wetenschappelijke argumenten worden aangevoerd, de omvang van de speculatie noodzakelijkerwijze zal krimpen.

Samenvatting

De opmerkelijke toename van Bladkoninkje en Pallas' Boszanger in Europa zijn gedurende de laatste dertig jaar zeer het vermelden waard. Weersomstandigheden spelen een belangrijke rol bij hun verplaatsingen, maar deze studie tracht alleen de fundamentele vraag te behandelen naar de werkelijke oorzaak van hun grootschalig vertrek vanuit Siberië. Twee hypothesen werden tot nu toe naar voor gebracht ter verklaring van dit verschijnsel: enerzijds de opbouw van hogedruk-gebieden boven Centraal-Siberië en anderzijds, de ontwikkeling van een "verkeerde" westwaartse trek, door Rabøl als "omgekeerde trek" bestempeld.

Een nauwgezet onderzoek van de Europese waarnemingen toont aan dat vanaf de periode 1976 - 1980, de toename van beide soorten meer uitgesproken was in Zweden en Denemarken dan in de Britse eilanden (Tabel 1 en 2, Figuur 2 en 3) en in alle landen deze toename beter een exponentieel model volgde dan een lineair (Tabel 3). Deze bevinding, en het feit dat vóór 1960 maar zeer kleine aantallen in ringstations gemeld werden, wijzen aan dat de aantalsgroei niet alleen het gevolg geweest is van een verhoogd aantal bekwame veldwaarnemers. De najaarsaankomst van beide soorten valt gemiddeld het vroegst aan de Baltische kusten, gevolgd door Zweden en de Britse eilanden. Het Bladkoninkje bezoekt Frankrijk en Zuid-Europa nog later en waarschijnlijk is dit ook zo voor Pallas' Boszanger (Tabel 4 en 5). Op de Britse eilanden vertoonde het najaarsvoorkomen van beide soorten geen goed parallellisme: 45,4% van de herfstten in de periode 1967-1988 (n=22) gaven opvallend verschillende aantalssterkten. Een vergelijking alhier tussen het herfstvoorkomen van Bladkoninkje en Grote Pieper tijdens de jaren 1963-1988 (n=26) gaf in 42,3% der gevallen een opvallend onderscheid. Een analyse van de gemiddelde temperaturen van 21 weerstations in West- en Midden-Siberië (Figuur 1) toonde geen verband tussen het optreden van irrupties in Europa en hoge zomer- of september-temperaturen in het broedgebied (Figuur 4 en 5). Eenzelfde besluit was geldig voor de hoeveelheid neerslag. Irruptiejaren bleken wel gepaard te gaan met hoge

meitemperaturen, maar de betekenis van dit verband wordt in vraag gesteld door de late terugkeer van beide soorten in hun broedgebied.

Andere overwegingen doen meer twijfel rijzen over de rol van hoge-drukgebieden bij een massale exodus vanuit Siberië. De data van de Siberische synoptische weerkaarten, geraadpleegd ter staving van de anticyclon-theorie, refereren meestal naar een tijdstip waarop reeds vele vogels hun broedgebied verlaten hebben. In een vroegere periode (1948-1954) toen nog geen grote aantallen of irrupties van beide soorten in Europa gemeld werden, waren anticyclonen boven het Baikal Meer niet ongewoon en ten slotte stelt zich de vraag, waarom irrupties, vastgesteld in Kazachstan in 1960 en 1961, niet doordrongen tot in Europa.

Anderzijds schijnen meerdere argumenten Rabøl's hypothese van een omgekeerde trek te bevestigen. Zowel de vroege herfstdata van beide soorten aan de Baltische kusten, als hun vroegere aankomst in Noord- dan in Zuid-Zweden, suggereren een directe herkomst vanuit het broedgebied. Informatie over de toestand van de Siberische taiga kunnen deze hypothese ook ondersteunen. In de jongste decaden leed dit gebied erg onder drastische milieuwijzigingen. Onderzoek in het Eertsgebergte (Duitsland) toonde aan, dat door verontreiniging ontstane structurele veranderingen in de wouden, grootschalige dispersiebewegingen van de Zwarte Mees en de Kuifmees ontstonden. In Scandinavië werd vastgesteld dat jongen van de Bruinkopmees een verschillende vleugellengte vertoonden naargelang zij in een matig gewijzigde of in een sterk gedunde taiga werden grootgebracht. In al deze gevallen mag een interactie tussen het genotype en de omgeving niet veronachtzaamd worden. Tot heden hield het onderzoek naar de toename van vogelsoorten uit de Siberische taiga onvoldoende rekening met het belang van een rechtstreekse genetische controle op belangrijke aspecten van de vogeltrek. De mogelijke invloed van lichaamsvreemde stoffen op het oriëntatiemechanisme, blijft vooralsnog onbewezen.

Dankwoord

Dr. G. Demarée (K.M.I.) ondersteunde de studie met een niet aflatende bereidwilligheid en voorzag het manuscript van kritische opmerkingen. Prof. Dr. A. Quinet (K.M.I.) verleende vriendelijk toegang tot de synoptische archieven van deze Instelling. Dr. D. Bauwens (Instituut voor Natuurbeheer, Hasselt) leverde een grote hulp bij de analyse van de toenames. Ir G. Bulteel voorzag het manuscript van kritische en waardevolle opmerkingen. Dr. P. Devillers, J.P. Jacob, R.-M. Lafontaine, B.Ch. Van Damme en D. van der Elst waren behulpzaam bij het literatuuronderzoek. Belangrijke aanvullende informatie uit Scandinavië werden geleverd door A.W. Clarke (Horten, Noorw), H. Jännes (Espoo, Finland) en L. Njordbaerg (Kopenhagen, Den). Zonder hun hulp kon deze studie niet tot stand komen. De auteurs betuigen allen hun oprechte dank.

Referenties

- Ahlen I., 1975. Forestry and the bird fauna in Sweden. *Orn. Fenn.* 52: 39-44.
- Baker J.K., 1977. Westward vagrancy of Siberian passerines in autumn 1975. *Bird Study* 24: 233-242.
- Baker J.K., G.P. Catley, 1987. Yellow-browed Warblers in Britain and Ireland, 1968-85. *Brit. Birds* 80: 93-109.
- Berthold P., 1990. Genetics of migration. In: E. Gwinner (ed.) *Bird migration. Physiology and Ecophysiology*, pp.269-280. Springer Verlag, Berlin.
- Berthold P., S.B. Terrill, 1988. Migratory behaviour and population growth of Blackcaps wintering in Britain and Ireland: some hypotheses. *Ringing and Migr.* 9: 153-159.
- Boag P.T., P.R. Grant, 1981. Intense natural selection on a population of Darwin's Finches *Geospizinae* in the Galapagos. *Science* 214: 82-85.
- Busse P., 1971. Rarities observed during Operation Baltic in Poland 1960-1969. *Vår Fågelvärld* 30: 243-245.
- Cambi D., L. Cambi, 1986. Migrazione e fenologia del Lui' Forestiero, *Phylloscopus inornatus*, in Italia e nell'Europa meridionale. *Rev. ital. Orn.* 56: 79-94.
- Colborn T., C. Clement (eds.), 1992. *Chemically induced alterations in sexual and functional development: the wildlife/human connection*. Princeton Sc. Publ. Co., Princeton.
- Cramp S. (ed.), 1992. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. VI Warblers. Oxford University Press, Oxford.
- Dement'ev G.P., N.A. Gladkov, 1954. *Birds of the Soviet Union*. Vol.6. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- Dignon, J., S. Hameed, 1992. Emissions of nitrogen oxides and sulfur oxides from the former Soviet Union. *Ambio* 21: 481-482.
- Dubois P.J., P. Yésou, 1992. *Les oiseaux rares en France*. R. Chabaud, Bayonne.
- Dymond J.N., P.A. Fraser, S.J.M. Gantlett, 1989. *Rare birds in Britain and Ireland*. T. en A.D. Poyser, Calton.
- Elkins N., 1983. *Weather and bird behaviour*. T. en A.D. Poyser, Calton.
- Elkins N., 1986. British rarities in a foreign perspective. *Brit. Birds* 79: 301-302.
- Flint V.E., R.L. Boehme, Y.V. Kostin, A.A. Kuznetsov, 1984. *Birds of the USSR*. Princeton University Press, Princeton.
- Flousek J., 1989. Impact of industrial emissions on bird populations breeding in mountain spruce forests in Central Europe. *Ann. Zool. Fennici* 26: 255-263.
- Gätke H., 1900. *Die Vogelwarte Helgoland*. Zweite, verm. Auflage, herausgeg. von R. Blasius, Braunschweig.
- Glutz von Blotzheim U.N., K.M. Bauer, 1991. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 12/2. Passeriformes (3. Teil). Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Goldstein A., 1964. *Biostatistics: An introductory text*. Macmillan, New York.
- Goriup P.D., 1989. Acidic air pollution and birds in Europe. *Oryx* 23: 82-86.
- Hartner L., 1981. Wie schädigen die chlorierten Kohlenwasserstoffe die Vögel? *Ökol. Vögel* 3, Sonderheft: 33-38.
- Helbig A.J., 1991. SE- and SW-migrating Blackcap *Sylvia atricapilla* populations in Central Europe: Orientation of birds in the contact zone. *J. evol. Biol.* 4: 657-670.
- Helbig A.J., 1992. Population differentiation of migratory directions in birds: comparison between ringing results and orientation behaviour of hand-raised migrants. *Oecologia* 90: 483-488.
- Helbig A.J., W. Wiltshko, 1987. Untersuchungen populationspezifischer Zugrichtungen der Mönchgrasmücke *Sylvia atricapilla* mittels der EMLEN-Methode. *J. Orn.* 128: 311-316.

- Helbig A.J., P. Berthold, W. Wiltschko, 1989. Migratory orientation of Blackcaps *Sylvia atricapilla*: population-specific shifts of direction during the autumn. *Ethology* 82: 307-315.
- Hemmingsen A.M., J.A. Guildal, 1968. Observations on birds in north eastern China. II. Special part. *Spolia zool. Mus. haun.* 28: 1-326.
- Hengeveld R., J. Haeck, 1982. The distribution of abundance. I. Measurements. *J. Biogeog.* 9: 303-316.
- Hildén O., 1974. Finnish bird stations, their activities and aims. *Orn. Fenn.* 51: 10-35.
- Hildén O., A. Järvinen, L. Lehtonen, M. Soikkeli, 1982. Breeding success of Finnish birds in the bad summer of 1981. *Orn. Fenn.* 59: 20-31.
- Hölzinger J., B. Kroymann, 1984. Auswirkungen des Waldsterbens in Südwestdeutschland auf die Vogelwelt. *Ökol. Vögel* 6: 203-212.
- Howey D.H., M. Bell, 1985. Pallas's Warblers and other migrants in Britain and Ireland in October 1982. *Brit. Birds* 78: 381-392.
- Ivleva V., B. Junghanss. 1993. Tabula rasa in der Taiga. *Kosmos* 6: 34-39.
- Järvinen O., R.A. Väisänen, 1977. Long-term changes of the North European land bird fauna. *Oikos* 29: 225-228.
- Johansen H., 1954. Die Vogelfauna Westsibiriens. II. Teil, 2. Fortsetzung *Muscicapidae - Sylviidae*. *J. Orn.* 95: 64-110.
- Källander H., H.G. Smith, 1989. Defective eggshells and abnormally small clutches in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in South Swedish pine wood. *Anser* 28: 48-50.
- Komarov G., 1980. *The destruction of nature in the Soviet Union*. M.-E. Scharpe, New York.
- Kurlavicius P., 1991. Rare and new bird species in Lithuania: this century. *Act. Orn. Lithuanica* 4: 81-95.
- Lähdesmäki P., 1990. How do general metabolism and proteins respond to environmental stress factors. *Aquila Ser. Bot.* 29: 39-43.
- Lilleleht V., E. Leibak, 1992. Rarities in Estonia till 1989: report of the Estonian Rarities Committee (3). *Hirundo* 10: 11-12.
- Marshall A.J., 1959. Internal and environmental control of breeding. *Ibis* 101: 456-478.
- Michaelsen J., V. Ree, 1975. The occurrence of Yellow-browed Warbler and Pallas's Warbler in Norway including 1974. *Sterna* 14: 65-78.
- Möckel R., 1992a. Auswirkungen des "Waldsterbens" auf die Populationsdynamik von Tannen- und Haubenmeisen *Parus ater*, *P. cristatus* im Westerzgebirge. *Ökol. Vögel* 14: 1-100.
- Möckel R., 1992b. Häufigkeitsveränderungen höhlenbrütender Singvögel des Fichtenwaldes während des "Waldsterbens" im Westerzgebirge. *Zool. Jb. Syst.* 119: 437-493.
- Myers J.P., 1992. Facts, interferences and shameless speculations. *Am. Birds* 46: 1082-1083.
- Neusser V.E., 1987. Richtungsbevorzugungen von Mönchgrasmücken *Sylvia atricapilla* während der Herbstzugruhe. Vergleich zweier Populationen mit verschiedenen Zugrichtungen. *Ethology* 74: 39-51.
- Newman J.R., 1979. Effects of industrial air pollution on wildlife. *Biol. Conserv.* 15: 181-190.
- Ojanen M., 1979. Effect of a cold spell on birds in northern Finland in May 1986. *Orn. Fenn.* 56: 148-155.
- Ojanen M., M. Orell, 1985. Changes in the breeding parameters of the Crested Tit *Parus cristatus*. *Orn. Fenn.* 62: 161-167.
- Petrof D., 1982. Siberian forests under threat. *Ecologist* 22: 267-270.
- Rabøl J., 1969. Reversed migration as the cause of westward vagrancy by four *Phylloscopus* warblers. *Brit. Birds* 62: 89-92.
- Rabøl J., 1976. The orientation of Pallas's Leaf Warbler *Phylloscopus proregulus* in Europe. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 70: 5-16.
- Rabøl J., 1986. British rarities in a foreign perspective. *Brit. Birds* 79: 300-301.
- Rooke K.B., 1966. The orientation of vagrant Pallas's Warblers, *Phylloscopus proregulus*. *XIVth Int. Orn. Congr. Abstracts*: 99.
- Rosencranz A., A. Scott, 1992. Siberia's threatened forests. *Nature* 355: 293-294.
- Sharrock J.T.R., 1972. Scarce migrants in Britain and Ireland during 1958-67. Part 8. Yellow-browed Warbler and Richard's Pipit. *Brit. Birds* 65: 381-392.
- Sokolow E.P., E. von Vietinghoff-Scheel, 1991. *Phylloscopus proregulus* (Pallas). In: Dathe H., W.M. Loskot. *Atlas der Verbreitung Palaearktischer Vögel*. 17. Lieferung. Akademie Verlag, Berlin.
- Solomon M.E., 1976. *Population dynamics*. 2th Ed. E. Arnold, London.
- Spaepen J., 1990. Geomagnetisme, navigatie en oriëntatie bij vogels. *Oriolus* 56: 81-115.
- Ticehurst C.B., 1938. *A systematic review of the genus Phylloscopus*. Trustees of the British Museum, London.
- Tischler F., 1941. *Die Vögel Ostpreussens*. 1. Teilband. Ost-Europa Verlag, Königsberg.
- Tomialojć L., 1990. *Ptaki Polski*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Ullman M., 1989. Why are northern Yellow-browed Warblers, *Phylloscopus inornatus*, and Pallas's Warblers, *P. proregulus*, earlier than southern? *Vår Fågelvärld* 48: 467-475.
- Väisänen R.A., O. Järvinen, P. Rauhala, 1986. How are extensive, human-caused habitat alterations expressed on the scale of local bird populations in boreal forests? *Orn. Scand.* 17: 282-292.
- van Noordwijk A.J., 1987. On the implications of genetic variation for ecological research. *Ardea* 75: 13-19.
- van Noordwijk A.J., J.H. van Balen, W. Scharloo, 1980. Heritability of ecologically important traits in the Great Tit. *Ardea* 68: 193-203.
- Vauk G., 1972. *Die Vögel Helgolands*. Paul Parey, Hamburg u. Berlin.
- Veit R.R., 1989. Vagrant birds: passive or active dispersal? *Bird Observer* 17: 25-30.
- Veit R.R., 1990. Do vagrant birds in Massachusetts reflect population growth and dispersal rather than weather patterns? *Bird Observer* 18: 86-91.
- Virkkala R., 1987. Effects of forest management on birds breeding in northern Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 24: 281-294.
- Virkkala R., 1990. Ecology of the Siberian Tit *Parus cinctus* in relation to habitat quality: effects of forest management. *Orn. Scand.* 21: 139-146.
- von Haartman L., 1973. Changes in the breeding bird fauna of North Europe. *Breeding biol. birds*: 448-481.
- Vose R.S., R.L. Schmoyer, P.M. Steurer, T.C. Peterson et al., 1992. *The global historical climatology network: Long-term monthly temperature, precipitation, sea level pressure, and station pressure data*. Environmental Sciences Division Publication No 3912. Oak Ridge National Laboratory, Tennessee.
- Wheeler D.A., 1985. Siberian passerine vagrancy in October 1982. *Brit. Birds* 79: 457-458.
- Wiens J.A., 1977. On competition and variable environments. *Amer. Sci.* 65: 590-597.
- Williamson K., 1959. The September drift-movements of 1956 and 1958. *Brit. Birds* 52: 334-377.
- Williamson K., 1965. *Fair Isle and its birds*. Oliver and Boyd, Edinburgh.