



**UvA-DARE (Digital Academic Repository)**

**How birds weather the weather: avian migration in the mid-latitudes**

Kemp, M.U.

[Link to publication](#)

*Citation for published version (APA):*

Kemp, M. U. (2012). *How birds weather the weather: avian migration in the mid-latitudes*.

**General rights**

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

**Disclaimer/Complaints regulations**

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, Singel 425, 1012 WP Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.

## Samenvatting

Veel vogelsoorten migreren ieder jaar van hun overwinteringsgebied naar hun broedgebied en terug. Onderweg hebben de vogels te maken met wisselende weersomstandigheden en andere obstakels. Het succesvol volbrengen van de migratie vereist een haast bovennatuurlijk goed gevoel voor timing en een goede intuïtie met betrekking tot de grillen der natuur.

Het onderwerp van deze dissertatie is de relatie tussen de weersomstandigheden en vogelmigratie, waarbij de nadruk ligt op de invloed van wind op de klapwiekende vlucht van zangvogels; echter, de theoretische discussies zijn veelal van toepassing op vogelsoorten in het algemeen. Waar relevant maken we onderscheid tussen weereffecten op verschillende vluchtstrategieën. De vogelmigratiegegevens voor dit onderzoek zijn afkomstig van militaire observatieradar (Medium-Power Radar; MPR) en Doppler weerradar; gegevens over de weersomstandigheden zijn vooral afkomstig van externe bronnen. Deze bronnen gebruiken modellen en allerlei typen metingen om ruimtelijk verdeelde schattingen te maken van de toestand van de atmosfeer.

De dissertatie is onderverdeeld in 3 delen, te weten: methodes, biologische analyses, en toepassingen.

## Methodes

Weersomstandigheden zoals wind, temperatuur en luchtvochtigheid kunnen de efficiëntie van migratie op veel manieren beïnvloeden. Het effect van een gegeven factor kan echter meestal niet losgekoppeld worden van andere factoren—de analyse krijgt daardoor dus een multidimensionaal karakter. Omdat er veel gegevens gemoeid zijn met elke factor, en er meerdere factoren

onderzocht worden, is efficiënt gegevensbeheer van groot belang. De gegevens kunnen tevens uit verschillende bronnen afkomstig zijn, en hebben ook niet altijd de zelfde indeling of ruimtelijke resolutie. Voordat ze gebruikt kunnen worden, moeten de gegevens dus geconverteerd en geïnterpoleerd worden door middel van software. De RNCEP software (Hoofdstuk 2) is ontwikkeld om de toegang tot twee kwalitatief goede en online gratis beschikbare gegevensbronnen te vergemakkelijken. De functionaliteit van de software omvat het on-demand downloaden, bewerken, aggregeren en visualiseren van atmosferische variabelen. De software is geschreven in de open-source taal R, zodat andere onderzoekers er makkelijk toegang toe hebben.

Met betrekking tot de statistische analyse is met name wind een lastige variabele. Dit komt omdat de windconditie op een gegeven punt in de ruimte en tijd niet in één getal samen te vatten is—wind is een vector met twee componenten: snelheid en richting. Hierin onderscheidt wind zich van andere variabelen zoals luchtvochtigheid en temperatuur. Omdat de twee componenten van de windvector niet onafhankelijk zijn, wordt kwantitatieve analyse zoals bijvoorbeeld lineaire regressie bemoeilijkt. De windvector wordt in vogelmigratiestudies daarom vaak gereduceerd tot één getal, de zogenaamde ‘wind profit’, maar dit vereist een aantal aannames met betrekking tot de doelen die vogels nastreven, en wellicht ook met betrekking tot hun fysiologische grenzen.

In Hoofdstuk 3 behandelen we de bestaande methodes om de wind profit te berekenen en introduceren we een aantal nieuwe, door ons ontwikkelde methodes. We hebben onderzocht in welke mate de aannames van elke methode van invloed zijn op het gesimuleerde vlieggedrag van vogels, gegeven de gemeten windcondities. We hebben daarbij in het bijzonder gelet op verschillen in snelheid ten opzichte van de grond, snelheid ten opzichte van de lucht, route, en de waarschijnlijkheid van aankomst. We concluderen dat verschillende methodes kunnen leiden tot grote verschillen in gesimuleerd gedrag, en dat de magnitude van de onderlinge verschillen vooral afhangt van de specifieke weersomstandigheden. In toekomstige onderzoeken moet daarom rekening gehouden worden met de mogelijke effecten van de aannames die ten grondslag liggen aan het berekenen van de wind profit. Om dit te vergemakkelijken, hebben we de RNCEP software uitgebreid met een generiek toepasbaar, dynamisch model voor het simuleren van vlieggedrag gegeven zulke aannames.

## Biologische analyses

De door ons ontwikkelde methodes hebben het mogelijk gemaakt om vogelmigratie in relatie tot de weersomstandigheden te analyseren. In Hoofdstuk 4 behandelen we de seizoenale verschillen in migratiesnelheid, waarbij de snel-

heid en richting van de wind een dramatische invloed heeft op de snelheid waarmee een vogel zich ten opzichte van de grond verplaatst, en daarmee dus ook op de totale migratiesnelheid. Hoewel windcondities kunnen variëren op korte termijn, is er tevens sprake van meer aanhoudende dynamiek die gedreven wordt door de wereldwijde luchtcirculatie. Wij hebben verondersteld dat de windcondities in West-Europa beter geschikt zijn voor de lentemigratie, die in noordoostelijke richting plaatsvindt, dan voor de herfstmigratie, die in zuidwestelijke richting plaatsvindt. We hebben verder verondersteld dat de verschillen in windcondities tussen deze seizoenen van invloed kunnen zijn op de snelheid waarmee migranten zich verplaatsen ten opzichte van de grond, en dus ook op de totale migratiesnelheid.

Met behulp van een simpele wind profit formule hebben we vergeleken hoe vaak de windcondities in Europa gedurende de lente en de herfst gunstig zijn voor vogelmigratie. Hieruit blijkt dat windcondities in Nederland veel gunstiger zijn voor de lentemigratie dan voor de herfstmigratie. Gedurende de lentemigratie hadden migranten in Nederland een significant hogere snelheid ten opzichte van de grond dan gedurende de herfstmigratie. De seizoensnale verschillen in snelheid ten opzichte van de grond waren het gevolg van de heersende windrichting. De windcondities kunnen de migratiesnelheid ook nog op een andere manier beïnvloeden, namelijk doordat vogels langer op zogenaamde ‘stopover sites’ moet blijven in afwachting van windcondities waarbij ze acceptabele voortgang kunnen boeken. Gebieden waar zulke condities relatief zeldzaam zijn, kunnen beschouwd worden als ecologische barièrres. Door zulke barièrres te vermijden kunnen migranten wellicht zuiniger omgaan met hun beschikbare energie en tijd.

Afhankelijk van de vlieghoogte kunnen de weersomstandigheden vaak relatief sterk variëren; vogels kunnen daarvan gebruik maken door hoger of juist lager te gaan vliegen. Door te onderzoeken welke hoogtes de vogels prefereren, zouden we een beter begrip kunnen ontwikkelen van het effect van weersomstandigheden op migratie, en van het belang dat vogels toekennen aan bepaalde weersomstandigheden. Kwantitatief empirisch onderzoek dat tot nu toe gedaan is, suggereert veelal dat de vlieghoogte vooral beïnvloed wordt door de heersende windcondities. In Hoofdstuk 5 hebben wij voor Nederland onderzocht in welke mate de dichtheidsverdeling van vogels met hoogte verklaard kan worden door de heersende windcondities. We hebben daartoe een voorwaartse, stapsgewijze variabele-selectie uitgevoerd in combinatie met ‘Generalized Additive Models’, zodat bepaald kon worden wat de specifieke invloed is van individuele atmosferische variabelen, en welke variabelen belangrijker zijn dan andere. Wij hebben aangetoond dat de dichtheidsverdeling met de hoogte slechts zwak gecorreleerd is aan de verdeling van windcondities

met de hoogte. Wind is echter wel degelijk van invloed: vogels waren meer geneigd om op grotere hoogte te gaan vliegen als er daar een sterker positief effect van rugwind was; wanneer de windcondities aan het oppervlak ongunstig waren en op grotere hoogte gunstig, gingen vogels hoger vliegen; vogels leken de wind profit verdeling met de hoogte te evalueren in verhouding tot de wind profit aan het oppervlak, en niet zozeer in verhouding tot de meest gunstige wind profit in het verticale profiel. Behalve wind is ook de temperatuur van invloed. We hebben gevonden dat vogels liever niet op hoogtes vliegen waar de lucht koud is. Echter, de belangrijkste verklarende factor in de selectie van de vlieghoogte door vogels was simpelweg de hoogte zelf—vogels vliegen het liefst vrij laag boven het oppervlak als ze de keuze hebben. Vogels zouden weliswaar zuiniger met hun beschikbare energie en tijd kunnen omgaan door op een grotere hoogte te gaan vliegen als er daar gunstiger windcondities heersen, maar het vliegen op grotere hoogte kan verhoogde risico's met zich meebrengen, die de vogels wellicht onnodig achten zolang de windcondities op lagere hoogte een acceptabele voortgang toelaten. Dit gedrag suggereerde dat vogels een optimale balans zoeken in het compromis tussen verschillende doelstellingen.

## Toepassingen

Wanneer we beter begrijpen hoe migratie gedreven wordt door de weersomstandigheden, kunnen we toepassingen beter implementeren, wat ten gunste zal komen van zowel vogels als de maatschappij. Binnen dit kader hebben wij een systeem ontwikkeld dat metingen afkomstig van Doppler weerradars in Nederland gebruikt om de migratie-intensiteit van vogels te voorspellen op twee plaatsen, zodat vliegtuigen daar rekening mee kunnen houden en er minder kans is op botsingen met vogels (Hoofdstuk 6). Het systeem is gebaseerd op een ensemble van verschillende modellen. Natuurlijke systemen kunnen namelijk chaotisch gedrag vertonen, waarbij aanvankelijk kleine verschillen in korte tijd kunnen leiden tot zeer uiteenlopend gedrag. Ensemblevoorspellingen worden gemaakt op basis van meerdere modellen, waardoor chaotische effecten uitmiddelen en de voorspelling als geheel meestal meer robuust is dan een voorspelling op basis van slechts één model. Een ander voordeel van ensemblevoorspellingen is dat de mate van overeenstemming tussen de verschillende ensembles een maat vormt voor de onzekerheid van de voorspelling als geheel. Door gebruik te maken van een ensemble was het mogelijk om het effect van de weersomstandigheden op vogelmigratie statistisch te analyseren, onderwijl rekening houdend met de complexe correlatie tussen verschillende variabelen. We hebben het voorspellende vermogen van ons systeem getest aan de hand

van een aantal criteria, en we hebben bepaald of een ensemblesysteem dat voor de ene locatie ontwikkeld is, ook goede voorspellingen kan doen voor de andere locatie. De procedure voor het ontwikkelen van het model was robuust en overdraagbaar, zodat het systeem gebruikt kan worden om binnen korte tijd voorspellende modellen te maken van migratie-intensiteit op nieuwe locaties. Deze procedure is in principe geschikt om gestandaardiseerde voorspellende modellen te construeren voor zeer grote gebieden, waarbij gebruik gemaakt zou kunnen worden van bestaande netwerken van Doppler-radars.