



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

**De ecologie van gaan en staan: vogels in beweging**

Nolet, B.A.

[Link to publication](#)

*Citation for published version (APA):*

Nolet, B. A. (2016). *De ecologie van gaan en staan: vogels in beweging*. (Oratiereeks; No. 571). Universiteit van Amsterdam.

**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.

# De ecologie van gaan en staan: vogels in beweging

# De ecologie van gaan en staan: vogels in beweging

*Rede*

uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt van  
bijzonder hoogleraar *Waterfowl Movement Ecology*  
aan de Faculteit der Natuurwetenschappen, Wiskunde en Informatica  
van de Universiteit van Amsterdam  
op vrijdag 4 november 2016

door

prof. dr. Bart A. Nolet

Dit is oratie 571, verschenen in de oratiereeks van de Universiteit van Amsterdam.

Opmaak: JAPES, Amsterdam

© Universiteit van Amsterdam, 2016

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

Voor zover het maken van kopieën uit deze uitgave is toegestaan op grond van artikel 16B Auteurswet 1912 j° het Besluit van 20 juni 1974, Stb. 351, zoals gewijzigd bij het Besluit van 23 augustus 1985, Stb. 471 en artikel 17 Auteurswet 1912, dient men de daarvoor wettelijk verschuldigde vergoedingen te voldoen aan de Stichting Reprorecht (Postbus 3051, 2130 KB Hoofddorp). Voor het overnemen van gedeelte(n) uit deze uitgave in bloemlezingen, readers en andere compilatiewerken (artikel 16 Auteurswet 1912) dient men zich tot de uitgever te wenden.

*Mevrouw de Rector Magnificus,  
Mijnheer de decaan,  
Leden van het Curatorium van de leerstoel Waterfowl Movement Ecology,  
Geachte toehoorders,  
Beste familie en vrienden,*

Graag wil ik jullie vertellen over mijn onderzoek naar wat watervogels beweegt.

## **Waarom onderzoek naar de bewegingsecologie van watervogels?**

Op 14 november 2014 werden er vanuit een pluimveebedrijf in Hekendorp monsters opgestuurd van kippen. Die kippen hadden ziekteverschijnselen die mogelijk wezen op vogelgriep. De volgende dag werd vastgesteld dat het inderdaad om vogelgriep ging en wel een hoog-pathogene variant, dezelfde die begin november in Duitsland was aangetroffen. Alle alarmbellen gingen af en 150.00 kippen werden geruimd<sup>1</sup>. Toch volgde er nog een aantal uitbraken en het hele vervoer van pluimvee werd stilgelegd. Pas op 22 januari konden alle beperkende maatregelen worden opgeheven, toen de kosten inmiddels waren opgelopen tot ongeveer 50 miljoen euro<sup>2</sup>. Er was gelijk geopperd dat trekvogels het virus hadden verspreid. Om tenminste vast te stellen of hetzelfde virus in de wilde vogelpopulatie circuleerde, vroegen en kregen we snel toestemming van het ministerie om eenden, ganzen en zwanen te bemonsteren. Uiteindelijk konden we het virus aantonen in drie smienten (Verhagen *et al.* 2015; Poen *et al.* 2016).

Het aangetroffen H5N8 virus bleek nauw verwant aan het virus dat in Oost-Azië grote sterfte onder pluimvee veroorzaakte (Verhagen *et al.* 2015). Na het RNA van de virussen vergeleken te hebben, kwam een consortium van virologen tot de conclusie dat het zeer waarschijnlijk was dat dit H5N8 virus door trekvogels vanuit Oost-Azië naar Europa was verspreid. Maar er zijn geen rechtstreekse trekroutes bekend tussen Oost-Azië en Europa, dus vogels uit de ene trekbaan zouden vogels uit een andere trekbaan hebben besmet en

wel ergens in de broedgebieden in Siberië (The Global Consortium for H5N8 and Related Influenza Viruses 2016).

Terugmeldingen van smienten die in West-Europa of Japan en Korea zijn geringd, bevestigen het beeld dat er geen directe verbinding bestaat, maar dat er wel indirecte verbindingen kunnen zijn. Vogels uit de verschillende overwinteringsgebieden kunnen elkaar op de broedgebieden ontmoeten (Verhagen *et al.* 2015). Het is van belang om dat soort ontmoetingsplaatsen in kaart te brengen.

Ook binnen een trekbaan zijn er plaatsen waar zich vogels concentreren. Kleine zwanen bijvoorbeeld kunnen de ongeveer 4000 km tussen hun overwinteringsgebied en broedgebied niet in één ruk afleggen, maar hebben tussenstops nodig om bij te tanken (Hedenström & Alerstam 1998; Nuijten *et al.* 2014). In het voorjaar kunnen andere tussenstops (of met een ander woord pleisterplaatsen) worden gebruikt dan in het najaar. Kleine zwanen bijvoorbeeld gebruiken de Witte Zee alleen in het voorjaar (Beekman, Nolet & Klaassen 2002).

Over het algemeen zijn de plaatsen waar watervogels zich concentreren wel bekend door tellingen. Als op enig moment van het jaar in een bepaald gebied meer dan 1% van de populatie wordt geteld, verdient zo'n gebied te worden aangemerkt als *Important Bird Area*. Zulke tellingen kunnen echter een vertekend beeld geven van het belang van een gebied als we geen rekening houden met *turnover*. In ons studiegebied in de Witte Zee telden we een piekaantal van ongeveer 5000 kleine zwanen, wat neerkomt op zo'n 15% van de toenmalige populatie. Als we het aantal binnenkomende vogels optellen, komen we echter aanzienlijk hoger, namelijk op 18.000 kleine zwanen, ofwel zo'n 60% van de populatie. Dit komt doordat iedere zwaan maar tussen de 1 en 6 dagen in het studiegebied blijft en ze elkaar dus als het ware afwisselen. Tellingen kunnen dus een vertekend beeld geven van het belang van een pleisterplaats en we krijgen een betere inschatting als we ook iets weten van de bewegingen van de vogels.

Nederland is belangrijk als doortrekplaats en vooral overwinteringsgebied voor grote aantallen watervogels. De Nederlandse delta is voedsel- en waterrijk en dat water vriest ook zelden dicht. In januari concentreren kuifeenden zich bijvoorbeeld in een paar gebieden in Europa, waarbij Nederland eruit springt (De Leeuw 1997). Andersom betekent het dat de watervogels die zich in Nederland concentreren in het zomerhalfjaar over een groot gebied uitwaaieren. Een voorbeeld daarvan is de kolgans. In het voorjaar en in het najaar worden geschoten ganzen uit een heel groot gebied van Europa teruggemeld. Nederland heeft dus een internationale verantwoordelijkheid als het gaat om het in stand houden van deze populaties.

Daarbij moeten we bedenken dat, anders dan in Nederland misschien, veel van deze soorten benut worden als waterwild. De *duck-hunt*<sup>3</sup> vindt zeker niet alleen achter een scherm plaats! De vogels vertegenwoordigen dus ook een economische waarde.

Maar er zijn ook kosten verbonden aan de opvang van deze grote aantallen watervogels. Vooral de aantallen overwinterende zwanen en ganzen zijn de afgelopen 40 jaar sterk zijn gestegen<sup>4</sup>. De overheid heeft geprobeerd om de kosten in de hand te houden door anders om te gaan met de schade door deze vogels, maar in de praktijk nemen de kosten alleen maar toe tot tientallen miljoenen euro's per jaar (Guldmond & Rijk 2012). Afgelopen jaar had 93% van alle uitgekeerde tegemoetkomingen voor schade of opvang betrekking op zwanen, ganzen en eenden<sup>5</sup>.

Hoe deze populaties zich verder gaan ontwikkelen is zeer de vraag. Veel van de betreffende soorten broeden in het hoge noorden, dat volgens de klimaatmodellen het sterkst zal opwarmen in de komende 100 jaar (Pithan & Mauritsen 2014), en sterker nog, dat volgens de temperatuurmetingen reeds het sterkst is opgewarmd in de afgelopen 10 jaar<sup>6</sup>. Bovendien hebben deze vogels te maken met voortgaande veranderingen in landgebruik, één van de, zo niet dé belangrijkste reden voor hun aantalsveranderingen in het verleden (Van Eerden *et al.* 2005).

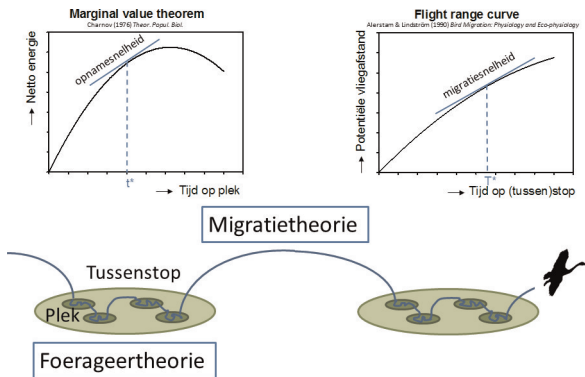
Dit alles illustreert dat het best nuttig kan zijn om de bewegingsecologie van watervogels te bestuderen, maar mijn leerstoel is er primair op gericht om hun bewegingen te begrijpen en, als kroon op het werk, (hopelijk) te voorspellen. Daarbij kijk ik naar de rol van extrinsieke factoren (zoals voedsel, concurrenten en het weer) en naar intrinsieke factoren (zoals de hoeveelheid lichaamsreserves van de vogel en of de vogel een infectie heeft of niet). Ik bestudeer dit door een combinatie van waarnemingen, experimenten en modellen. En ik doe dat op heel uiteenlopende schalen.

Simpel gezegd komt het erop neer dat ik me afvraag **wanneer** een vogel moet vertrekken van zijn huidige plek en **waarheen** die vervolgens moet gaan. En dat zowel op de schaal van voedselplekken, waartussen de vogel zich binnen een gebied zoals een pleisterplaats beweegt, als op de schaal van zo'n pleisterplaats. Ik meet dus de tijd op plaatsen en de beweging tussen plaatsen: de ecologie van staan en gaan.

# Bewegingen van en binnen voedselplekken

Een tussenstop bevat meerdere voedselplekken. Eric Charnov (1976) heeft 40 jaar geleden een model ontwikkeld dat voorspelt hoelang een dier op een voedselplek moet blijven die langzaam wordt uitgeput. Als het dier té kort op de plek blijft, wordt die plek onderbenut, maar als het té lang op die plek blijft, wordt de plek te ver uitgeput. Bovendien zijn er rijkere en armere plekken en het dier moet proberen langer op een rijkere dan op een armere plek te blijven. Er blijkt een optimaal vertrekmoment te bestaan, zodanig dat het dier de opnamesnelheid over de hele pleisterplaats maximaliseert. De regel die dieren zouden moeten gebruiken om een voedselplek te verlaten staat bekend als de *marginal value theorem*, één van de meest robuuste en best ondersteunde regels van de foerageertheorie (Calcagno *et al.* 2014) (figuur 1).

Figuur 1



De bewegingen van en tussen voedselplekken zijn een belangrijk onderdeel van de foerageertheorie. De netto energie opname neemt toe met de tijd op de voedselplek, maar steeds langzamer doordat de plek geleidelijk wordt uitgeput; uiteindelijk kost het meer dan het oplevert en neemt de netto energie opname zelfs af. De vogel moet ruim voor dat moment de voedselplek hebben verlaten. Het optimale moment waarop, wordt voorspeld door de zogenaamde marginal value theorem, die stelt dat de vogel de voedselplek moet verlaten wanneer de netto opnamesnelheid gelijk is aan welke de vogel kan halen in de omgeving (lees: op de tussenstop) (Charnov 1976).

Naar analogie hiervan worden de bewegingen tussen pleisterplaatsen (of tussenstops) voorspeld aan de hand van de zogenaamde flight range curve. De potentiële vliegafstand neemt toe naarmate de vogel langer opvet, maar steeds langzamer omdat de vogel geleidelijk zwaarder wordt en de vliegcosten dus hoger worden. De vogel zou de tussenstop moeten verlaten zodra de verwachte migratiesnelheid gelijk is aan die welke de vogel elders binnen de trekbaan haalt (Alerstam & Lindström 1990).



Maar hoelang moet een dier blijven op een lege plek? Volgens de *marginal value theorem* zou het dier die plek onmiddellijk moeten verlaten, want de opnamesnelheid is nul, maar het dier heeft tijd nodig om daar achter te komen. Inmiddels weten we dat het niet zozeer de werkelijke opnamesnelheid is die dieren maximaliseren, maar eerder de potentiële opnamesnelheid (Olsson & Holmgren 1998). Dit kan ik laten zien aan de hand van een experiment waarbij we eenden hebben getraind om te foerageren in een opstelling met volle en lege bakjes: bakjes met zand waardoor wel of geen granen gemengd zaten. Eén van de opstellingen was een geklonterde voedselverdeling, met volle bakjes bij elkaar en lege bakjes bij elkaar. We, d.w.z. Casper van Leeuwen, heeft vervolgens gemeten hoelang de eenden hun snavel in een leeg bakje hielden. Dit bleek afhankelijk van of ze daarvoor een leeg bakje of een vol bakje hadden bezocht. Als ze vóór het lege bakje een vol bakje hadden bezocht, gaven ze minder snel op (Klaassen, Nolet & Van Leeuwen 2007). Dit kunnen we verklaren doordat de eenden een verwachting hadden opgebouwd dat het volgende bakje ook wel vol zou zijn en dan loont het om iets langer te zoeken om meer zekerheid te hebben dat het huidige bakje toch leeg is (Olsson & Holmgren 1998).

Hoe bewegen vogels zich binnen een voedselplek? Een doeltreffende beweging binnen voedselplekken is een systematisch zoekpad. Dat we dit weinig vinden heeft er vermoedelijk mee te maken dat een kleine fout hierin al snel tot dubbelzoeken leidt, maar vooral dat er niet snel informatie over de kwaliteit van de voedselplek wordt vergaard. Het andere extreem, een volledige lukrake beweging (*Brownian random walk*) leidt ook vaak tot dubbelzoeken, maar heeft weinig kosten.

We hebben dit soort kleinschalige bewegingen bestudeerd bij wilde eenden door kleine magneetjes onder hun snavel te plakken. Vervolgens lieten we de eenden uit een bak eten, bovenop een raamwerk van magneetsensoren (Klaassen, Nolet & de Fouw 2006b). Raymond Klaassen en Jim de Fouw boden in die bak gierstkorrels aan in een gridpatroon (dus met lege en gevulde vakjes). Vervolgens maten ze de verplaatsingen van de snavel (zoekpad) en de som van de tijd waar de snavel zich bevond (tijdsbesteding). Vakjes van 6 x 6 cm bleken de eenden te kunnen onderscheiden, want we zien de snavel vooral bewegen naar waar de volle vakjes zich bevinden en daar wordt dan ook de meeste tijd doorgebracht. Als we het gridpatroon fijner maken, dan zien we dat de eenden vakjes van 1 cm niet meer als zodanig kunnen waarnemen. Het zoekpad wordt dan lukraak en in de tijdsbesteding herkennen we het gridpatroon ook niet meer.

De eenden halen bij 1 x 1 cm vakjes eenzelfde opnamesnelheid als wanneer de gierstkorrels gelijkmatig over de hele bak zijn verdeeld (grijze balk). Dus,

het interessante is dat als de vakjes groter waren, ze een duidelijk hogere opnamesnelheid halen (Klaassen *et al.* 2006b); dit terwijl de hoeveelheid gierstkorrels in de bak steeds gelijk was! Hieruit kunnen we twee dingen concluderen. Ten eerste bestaat er een minimumschaal, zeg maar *pixel size*, waaronder vogels geen onderscheid meer kunnen maken tussen voedselplekjes (voor de wilde eend is de *pixel size* ongeveer 2 cm). Ten tweede kunnen vogels als voedselplekjes groter zijn dan hun *pixel size* de heterogeniteit in het voedselaanbod benutten en daarmee een hogere voedselopnamesnelheid halen. Die opnamesnelheid is dan hoger dan we zouden berekenen uit de gemiddelde voedseldichtheid van de omgeving.

## Bewegingen tussen voedselplekken

Wat is de optimale wijze van verplaatsen tussen voedselplekken? Als voedselplekken van een afstand herkenbaar zijn (denk bijvoorbeeld aan een giraffe die op zoek is naar voedselbomen in een savanne), dan is er een optimale route denkbaar die de afstand en dus de reistijd van plek naar plek minimaliseert. Dit staat bekend als het *travelling salesman problem* (Applegate *et al.* 2006). De handelsreiziger bedenkt voor hij op pad gaat de kortste route tussen zijn bezoekadressen. Maar wat als voedselplekken niet van een afstand herkenbaar zijn? Theoretisch is het dan een rechte lijn (ballistisch) of een nagenoeg rechte lijn (*correlated random walk*) (Zollner & Lima 1999).

De combinatie van bewegingen binnen en tussen voedselplekken ziet er uit als een afwisseling van kronkelige bewegingen en meer rechtlijnige bewegingen. We zien dat ook in een bepaalde familie van lukrake bewegingen (*random walks*), nl. de *Lévy walks*, genoemd naar de wiskundige Paul Lévy. De *Lévy walk* bestaat uit veel kleine stappen, soms afgewisseld door een lange stap. Viswanathan en anderen (Viswanathan *et al.* 1999) toonden aan dat dit in vergelijking met andere willekeurige bewegingspatronen onder bepaalde omstandigheden een optimale zoekstrategie kan zijn. Maar de vraag doemt op of dieren zo bewegen.

Ik had het geluk dat we dit konden bestuderen in een samenwerkingsproject met collega's in Yerseke, tegenwoordig onderdeel van het NIOZ. Johan van de Koppel filmde daar de bewegingen van mosselen (van de Koppel *et al.* 2008) en Monique de Jager analyseerde deze beelden. Ze vond dat, van de getoetste bewegingsmodellen, de bewegingspatronen van de mosselen het meeste op een *Lévy walk* lijken (de Jager *et al.* 2011). Dus doen mosselen de *Lévy walk*?

Toch niet, lijkt het, want uit een nadere vergelijking van hun bewegingspatronen met nog meer bewegingsmodellen bleek dat een zgn. *composite Brownian walk* nog beter paste. Zo'n *composite Brownian walk* bestaat uit een combinatie van meerdere *Brownian walks*, met verschillende gemiddelde staplengtes. In het geval van de mosselen gaf een combinatie van drie *Brownian walks* de beste *fit* (Jansen, Mashanova & Petrovskii 2012). Wij denken dat de *composite Brownian walk* het mechanisme is waarmee de mosselen een *Lévy walk* proberen te benaderen. Ze doen iets wat lijkt op een *Lévy walk* (de Jager *et al.* 2012; de Jager *et al.* 2014).

De *Lévy walk* is een goede zoekstrategie doordat een lange stap bij een ontmoeting met voedsel wordt afgebroken en dan veelal wordt gevolgd door kleine stappen in de buurt van dat voedsel. Maar gebruiken dieren inderdaad de vondst van voedsel als *trigger* om zulke kronkelbewegingen te gaan maken? Dit hebben we gemeten in wadslakjes, die door verschillende kunstmatige landschappen bewogen, waarin we voedselplekken met algen hadden gecreëerd. Toen Andrea Kölzsch de data analyseerde vond ze inderdaad dat de wadslakjes altijd kronkelbewegingen gaan maken als ze een voedselplek binnengaan. Maar verrassend genoeg vertonen ze ook vaak kronkelbewegingen buiten die voedselplekken. Ze deden dit zelfs in het landschap waar helemaal geen voedselplekken waren. In landschappen met voedselplekken vond maar liefst ongeveer 80% van de kronkelbewegingen buiten voedselplekken plaats. Dit geeft aan dat de kronkelingen zowel als een respons op de vondst van voedsel als door interne stimuli tot stand kunnen komen (de Jager *et al.* 2014; Kölzsch *et al.* 2015a).

Herkennen we dit soort bewegingspatronen ook bij watervogels? Kleine zwanen kunnen hun voedselplekken niet herkennen zonder ze te bemonsteren. Deze vogels eten tijdens de trek knolletjes en andere ondergrondse delen van waterplanten (Beekman, Van Eerden & Dirksen 1991). De zwanen trappelen een kuil met hun poten, wervelen zo de knolletjes op en steken vervolgens hun kop onderwater om ze uit te zeven (Brouwer & Tinbergen 1939). Door heel intensief te bemonsteren (1200 steken op 10 x 10 m) hebben we de verspreiding van deze knolletjes in kaart gebracht. De knolletjes komen duidelijk geklonterd voor; of anders gezegd: er is een positieve autocorrelatie in de dichtheid aan knolletjes (Nolet & Mooij 2002). De zwanen zouden daar gebruik van kunnen maken.

Om te kijken hoe zwanen door zo'n knolletjesveld bewegen, hebben we zoekpaden van individuele zwanen ingemeten met een *range-finder*. Hier zit een *laser* in waarmee je de hoek en afstand tot de zwaan in kwestie kan meten en als je dat vanaf een vast punt doet, kan je zo het zoekpad van de zwaan reconstrueren. De zwanen bleken twee bewegingspatronen af te wisselen: een

**intensieve zoekmodus** bestaande uit een kronkelige beweging met een lage snelheid (*random walk*) en een **extensieve zoekmodus** bestaande uit een meer rechtlijnige beweging met een relatief hoge snelheid (*correlated random walk*; (Kareiva & Shigesada 1983)). Een dergelijke afwisseling is een goede tactiek in een geklonterde omgeving en wanneer de *trigger* om over te schakelen naar een andere zoekmodus wel of niet voldoende voedsel is (Nolet & Mooij 2002). Zo'n afwisseling tussen een intensieve, kronkelige en extensieve, meer rechtlijnige zoekmodus lijkt een algemeen voorkomend patroon (Fryxell *et al.* 2008).

In het knolletjesveld bestaan geen concrete voedselplekken, maar de vogel vindt ze als het ware uit (Arditi & Dacarogna 1988). Om te toetsen of de zwanen daadwerkelijk op het onderliggende voedselpatroon reageren, hebben we een experiment gedaan. De dichtheid aan knolletjes bleek te manipuleren door de waterplanten op verschillende momenten in het groeiseizoen te maaien: hoe eerder er was gemaaid, hoe minder knolletjes er werden gevormd. Zo konden we vier dichtheidsklassen creëren. Raymond Klaassen gebruikte vervolgens twee theodolieten, dezelfde die landmeters gebruiken, om nauwkeurig de verplaatsingen van de zwanen in kaart te brengen.

Om een voorspelling te kunnen maken, moesten we het verspreidingspatroon van de knolletjes beschrijven vanuit het oogpunt van de zwaan, wat kan met zogenaamde *structure functions* (Mangel & Adler 1994). Als een zwaan zich in één van de twee hoogste dichtheidsklassen bevond, moest hij uiteraard naar de plek ernaast gaan, omdat dat waarschijnlijk ook een goede plek zou zijn. We hadden veel gemeten aan de energetische kosten en baten van foerageren. Hiermee kon Raymond ook berekenen dat een zwaan, die in één van de twee lage dichtheidsklassen een kuil had gegraven, zich vervolgens 6 of 7 m moest verplaatsen om uiteindelijk de hoogste opname te halen. De waarnemingen blijken hier in grote lijnen mee overeen te komen. Het zoekpad wordt dus inderdaad gestuurd door het onderliggende patroon in knolletjes (Klaassen, Nolet & Bankert 2006a).

Ik heb laten zien dat vogels boven een bepaalde schaal onderscheid kunnen maken tussen plekken met meer of minder voedsel. Dat er een optimale verblijftijd in voedselplekken bestaat, die voorspeld kan worden met de *marginal value theorem*. Dat de bewegingen tussen voedselrijke plekken geen *Brownian walk* zijn, maar de kans op een ontmoeting met een voedselrijke plek vergroten. Deze processen samen maken dat vogels langer en meer op voedselrijke plekken blijven en dat hun opnamesnelheid hoger is dan men op grond van de gemiddelde voedseldichtheid zou verwachten.

## Bewegingen op en tussen pleisterplaatsen

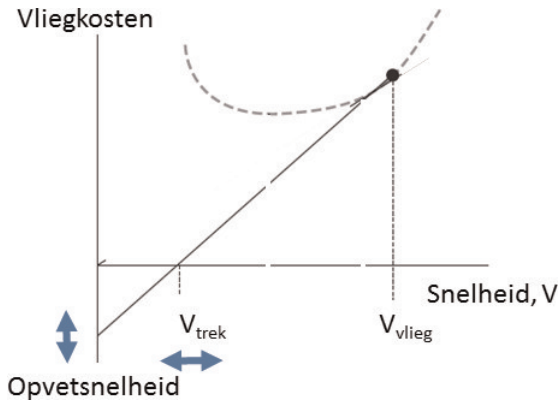
We hebben deze kennis gebruikt om bijvoorbeeld het aantalsverloop van kleine zwanen op een pleisterplaats te modelleren. Abel Gyimesi telde iedere dag de aantallen kleine zwanen. Vervolgens probeerden we deze aantallen te simuleren uitgaande van het jaarlijkse voedselaanbod en de waterstanden in dat jaar. We blijken de getelde aantallen alleen correct te kunnen “voorspellen” als we er rekening mee houden dat de vogels een ongeveer anderhalf keer zo hoge opnamesnelheid halen dan we berekenen uit onze lukrake voedselbe-monitoring.

Maar de kennis over opnamesnelheden op een tussenstop vertelt ons ook veel over de trek. Want in feite wordt de snelheid van migratie niet zozeer bepaald door hoe snel de vogels vliegen, maar veel meer door hoe snel ze opvetten op die tussenstops. Dit doet denken aan Formule 1 races waarbij de efficiëntie van de *pitstop* vaak bepalend is voor wie uiteindelijk de *race* wint. De vliegsnelheid heeft wel een groot effect op de vlieggkosten, maar de opvet-snelheid bepaalt de treksnelheid. Die laatste ligt over het algemeen ook veel lager dan de vliegsnelheid. Kleine zwanen bijvoorbeeld vliegen ongeveer 65 km/uur (Beekman *et al.* 2002) maar trekken met hooguit 65 km/dag (Beekman *et al.* 2002).

Ik zei al dat de *marginal value theorem* één van de meest robuuste en best ondersteunde regels van de foerageertheorie is (Calcagno *et al.* 2014). Kunnen we deze regel ook toepassen op bewegingen op grotere schaal? Thomas Alerstam en Åke Lindström pasten 25 jaar geleden de principes van Charnov toe op de vraag wanneer vogels, die een tussenstop maken tijdens de trek, weer moeten vertrekken (Alerstam & Lindström 1990). Ze maakten een simpel model waarmee ze lieten zien dat er naar analogie van de *marginal value theorem* sprake kan zijn van een optimale verblijfsduur op een tussenstop. Hierbij is het cruciaal dat er een verminderde meeropbrengst is van iedere gram vet die de vogel opslaat.

Dit principe kennen we uit de luchtvaart: een vliegtuig verbruikt meer brandstof (per km) als de brandstoftanks vol zijn, omdat het vliegtuig dan zwaarder is. Doordat de vlieggkosten toenemen met het gewicht van de vogel, kan met iedere extra gram vet net iets minder ver worden gevlogen. Daardoor neemt tijdens het opvetten de te bereiken migratiesnelheid als het ware af. Dit staat bekend als de *flight range curve*, de vliegafstand die kan worden overbrugd als functie van de hoeveelheid brandstof. Als de vogels zo snel mogelijk proberen te trekken, is er een optimaal moment om van een pleisterplaats te vertrekken (Van Gils & Tijssen 2007; Hedenström *et al.* 2011) (figuur 2).

Figuur 2



De vlieggkosten zijn een functie van de vliegsnelheid ( $V_{\text{vlieg}}$ ), maar de treksnelheid ( $V_{\text{trek}}$ , de snelheid berekend over de tijd inclusief tussenstops) is vooral afhankelijk van de opvetsnelheid op tussenstops. Naar Hedenström *et al.* (2011).

Die opvetsnelheid bepaalt, althans in theorie, niet alleen wanneer een vogel van een tussenstop vertrekt, maar ook welke tussenstops moeten worden aangedaan. De opvetsnelheden op de verschillende potentiële pleisterplaatsen en de afstanden tussen deze pleisterplaatsen zouden moeten bepalen of vogels ergens een tussenstop maken of niet. Ofwel, of ze plekken zouden moeten *skippen* (Gudmundsson, Lindström & Alerstam 1991). Dat is precies wat kleine zwanen doen (Beekman *et al.* 2002). Kleine zwanen trekken in het najaar sneller dan in het voorjaar (Nuijten *et al.* 2014). In het voorjaar moeten ze reserves meenemen naar de broedgebieden en worden bovendien geremd door het terugtrekken van het ijs (Nolet 2006; Nuijten *et al.* 2014). Ze maken dan een tussenstop in de Witte Zee (Nolet *et al.* 2001). In het najaar slaan de meeste individuen de Witte Zee echter over en vliegen in één ruk zo'n 2000 km vanuit het noorden naar de Baltische Zee. De Witte Zee is mindere tussenstop, omdat het een getijdengebied is. Hierdoor zijn de zwanen ongeveer de helft van een etmaal gedwongen te staan slapen en poetsen, omdat ze met hoog water de knolletjes van de waterplanten niet kunnen bereiken (Nolet *et al.* 2001; Klaassen *et al.* 2010). Als we de *flight range curves* direct weergeven als de migratiesnelheid die de vogels kunnen halen, zien we wat voor gevolgen dit heeft (Gudmundsson *et al.* 1991). De zwanen zijn in het najaar sneller af zijn wanneer ze langer in het noorden blijven om zover op te vetten dat ze de Witte Zee kunnen overslaan (Beekman *et al.* 2002). Dus waarheen de vogels

vliegen heeft te maken met de opnamesnelheden die ze op de verschillende tussenstops kunnen halen.

In de lente vliegen de vogels met het oprukkende voorjaar mee, ze *surfen* als het ware op een groene golf. Kolganzen bijvoorbeeld *timen* hun vertrek van een pleisterplaats zo dat ze op de volgende pleisterplaats aankomen als daar het voorjaar begint (van Wijk *et al.* 2012). Maar ik illustreer het hier met brandganzen in drie verschillende trekbanen naar Nova Zembla, naar Spitsbergen, en naar Groenland (Shariatinajafabadi *et al.* 2014). Met een analyse van satellietbeelden heeft Mitra Shariati Najafabadi in beeld gebracht hoe lang deze trekbanen de vegetatie groen wordt, door het jaar heen en op de verschillende breedtegraden. De brandganzen trekken in het voorjaar met het begin van de vergroening naar het noorden (Shariatinajafabadi *et al.* 2014).

Met computersimulaties hebben we gekeken welke signalen kleine rietganzen in het voorjaar gebruiken om te bepalen wanneer ze van hun pleisterplaatsen moeten vertrekken. Olivier Duriez vond dat een combinatie van signalen de beste *fit* gaf met de waargenomen vertrekdata van kleine rietganzen met kleurringen. Vertrekgewicht, fenologie en datum speelde alle drie een rol. In het begin van de trek was fenologie belangrijk, dus hoe ver het voorjaar was gevorderd (groene golf), maar naarmate de vogels dichter bij de broedgebieden kwamen, werd datum belangrijker (Duriez *et al.* 2009). Een mogelijke verklaring waarom de ganzen bij hun laatste sprong naar het broedgebied ieder jaar hetzelfde doen is dat het begin van het voorjaar op de broedgebieden niet goed is te voorspellen vanaf de laatste tussenstop (Kölzsch *et al.* 2015b).

In het voorjaar moeten de ganzen, net als de kleine zwanen, wachten op betere condities in het noorden. Bovendien nemen ze niet alleen in gewicht toe om de trek te kunnen voltooien, maar ook om gelijk na aankomst eieren te kunnen leggen en te bebroeden (Drent *et al.* 2007). Dat verklaart waarom kolganzen, na een tussenstop van een bepaalde tijd, in het voorjaar minder ver vliegen dan in het najaar (Kölzsch *et al.* 2016a).

Andere factoren dan de optimale verblijftijd spelen ook een rol bij de beslissingen wanneer te vertrekken. Als vogels hun optimale vertrekgewicht hebben bereikt, wachten ze vaak op gunstige wind voordat ze daadwerkelijk vertrekken. Andrea Kölzsch vond dat kolganzen alleen in het najaar, wanneer de overheersende wind tegen is, ze op gunstige wind wachten (als ze 2-10 dagen eerder waren vertrokken, hadden ze wind tegen gehad) (Kölzsch *et al.* 2016a).

## De (nabije) toekomst van de bewegingsecologie van watervogels

De techniek gaat hard en ik zie dan ook een grote toename in het onderzoek met *bio-logging* of bio-telemetrie (het op afstand meten van gedragingen en kosten en baten daarvan). Ook zullen we steeds meer kunnen meten van de omgeving waarin en waardoor de vogels zich bewegen, met *remote sensing* en weermodellen, en in kaart gebracht met geografische informatie systemen. Met *bio-logging* komen we meer te weten over de interne factoren die de beweging van de vogel mogelijk beïnvloeden en met *remote sensing* meer over de externe factoren.

Versnellingsmeters worden tegenwoordig al standaard in *loggers* ingebouwd. In navolging van andere studies (Shamoun-Baranes *et al.* 2012) hebben we laten zien, dat de patronen die deze genereren gebruikt kunnen worden om verschillende gedragingen zoals rusten, foerageren en vliegen te onderscheiden (Kölzsch *et al.* 2016b; Nolet *et al.* 2016). Als we dit combineren met metingen van de energetische kosten en baten van die verschillende gedragingen, bijvoorbeeld door hartslag te meten (Nolet *et al.* 1992; Nolet *et al.* 2002), kunnen we een energiebudget gaan opstellen. Ik zie met name hier grote kansen door de bundeling van krachten van het NIOO en het IBED van de Universiteit van Amsterdam.

Met zo'n energiebudget kunnen we vervolgens het opvetten reconstrueren, iets wat in het veld anders moeilijk is te meten, omdat de vogels zich lastig tweemaal laten vangen. We hebben zo'n reconstructie gemaakt voor rotganzen die in het voorjaar in het Waddengebied opvetten om daarna vrijwel in één ruk naar hun broedgebied in Siberië te vliegen. Adriaan Dokter heeft met behulp van versnellingsmeters gemeten hoe de gedragingen van rotganzen in de loop van het voorjaar veranderen (Dokter *et al.*, in prep.). Met de toename van de daglengte gaan ze langer foerageren, maar pas vanaf half april benutten ze echt de hele periode van daglicht. Met de energetische kosten en baten van de verschillende gedragingen kon hij nu een energiebudget opstellen en berekenen hoe hun gewicht toeneemt in het voorjaar. Deze komen goed overeen met de gemiddelde gegevens uit vangsten van rotganzen.

Maar zo'n gewichtsverloop is pas het begin, want uiteindelijk willen we bewegingspatronen gaan koppelen aan *fitness* componenten. Ons onderzoek aan brandganzen is daarin het verst gevorderd (Van der Jeugd *et al.* 2009). Thomas Lameris ving brandganzen op het nest in het noorden van Rusland en voorzag ze van een GPS-*logger*. Een jaar later kwam hij terug zodat hij van een jaar lang de posities van de ganzen kon uitlezen. De afstand tussen het overwinteringsgebied in of rond het Waddengebied en het broedgebied in



het noorden van Rusland bedraagt ongeveer 3000 km. Het blijkt dat sommige individuen deze afstand vrijwel rechtstreeks, dus zonder tussenstop, overbruggen en toch uitstekend in staat waren om op tijd aan te komen en eieren te leggen. Ons oorspronkelijke idee dat tussenstops altijd essentieel zijn, wordt hiermee verworpen. Dit is belangrijk, omdat het betekent dat de vogels, althans in principe, op een versnelde opwarming van het noordpoolgebied (Arctische amplificatie) kunnen reageren door sneller te trekken (Lameris *et al.* in prep.).

Door de toename aan zenderstudies zullen we ook meer vergelijkingen tussen trekbanen kunnen gaan maken. Ik gaf al het voorbeeld van de vergelijking tussen drie trekbanen van de brandgans. We hebben bijvoorbeeld de trek van kolganzen die in Nederland en in Hongarije overwinteren vergeleken. De “Nederlandse” kolganzen trekken geleidelijk richting de broedgebieden, maar de “Hongaarse” kolganzen vliegen eerst pal oost naar het noorden van Kazachstan, waar ze een lange tussenstop maken om vervolgens in bijna één ruk naar hun broedgebieden in Siberië te vliegen. Ze gebruiken dus een hele andere strategie, wat vermoedelijk te maken heeft met het wel of niet aanwezig zijn van geschikte pleisterplaatsen onderweg.

Het wordt door die zenderstudies ook steeds duidelijker dat de globale trekbanen een, zo is het maar net, globaal beeld van de trekroutes van vogels geven. Ze zijn niet ontworpen om bijvoorbeeld uitbraken van vogelgriep te koppelen aan trekroutes. Daarvoor moeten we werkelijke trekroutes meten. Een voorbeeld zijn de trekroutes van toendrazwanen (waartoe de kleine zwanen behoren) (Ely & Franson 2014; Nuijten *et al.* 2014; Chen *et al.* 2016; Vangeluwe, Rozenfeld & Kazantzidis 2016). Soms levert dat grote verrassingen op: van de zwanen die vorig jaar door een team van Russen en Belgen op Yamal met GPS-zenders werden uitgerust, vlogen er drie helemaal naar China, terwijl er twee de meer logische route naar de Kaspische Zee namen; één van die twee vloog vervolgens door naar Griekenland, waar in 10 jaar tijd uit het niets een grote overwinteringsplaats van kleine zwanen is ontstaan. We willen proberen om de oorsprong van deze “Griekse” vogels te achterhalen, om te zien in hoeverre de dramatische afname van overwinterende kleine zwanen in Nederland te maken heeft met de toename in Griekenland. Rascha Nuijten wil dit gaan aanpakken door een combinatie van ring- en zenderwerk en een genetische analyse.

Waterwild is het natuurlijke reservoir van laag-pathogene vogelgriepvirussen (Munster *et al.* 2007) en de vogels vertonen niet of nauwelijks klinische effecten van een infectie, behoudens wellicht aantasting van de darmfunctie (Kuiken 2013). Maar deze studies worden gedaan aan vogels in gevangenschap en de druk op vogels kan buiten vele malen hoger zijn. Wij vroegen

ons daarom af of vrijlevende vogels het virus kunnen transporteren (Van Gils *et al.* 2007). Jacintha van Dijk vergeleek de verplaatsingen van wilde eenden uitgerust met GPS-loggers, die al dan niet van nature waren geïnfecteerd met laag-pathogene vogelgriep. Ze vond dat de geïnfecteerde eenden zo'n 15-30% minder en kortere afstanden vlogen en een kleiner bereik hadden dan niet-geïnfecteerde individuen, vooral als er meer wind en regen was (van Dijk *et al.* 2015).

Omdat niet valt uit te sluiten dat geïnfecteerde vogels al minder goed presteerden vóór in plaats van dóór de infectie, besloten we om een experiment te doen. Bethany Hoyer vond dat kleine zwanen die een laag-pathogeen vogelgriepvirus toegediend hadden gekregen zich niet minder (maar eerder meer) verplaatsten dan de controle vogels (Hoyer *et al.*, in prep.). Ook bij deze vrijlevende vogels lijken de klinische effecten van laag-pathogene vogelgriepvirussen dus gering en lijkt het hen weinig tot niet te hinderen om het virus te verspreiden.

Hoe zo'n verspreiding gemodelleerd kan worden wil ik illustreren met het onderzoek dat Merel Soons van de Universiteit Utrecht, tevens gastonderzoeker in mijn groep, heeft gedaan naar de verspreiding van plantenzaden. In het lab hebben we, lees Erik Kleyheeg, gemeten hoelang plantenzaden in het verteringskanaal van (actieve) wilde eenden kunnen zitten en toch nog kiemkrachtig zijn als ze worden uitgescheiden (Kleyheeg *et al.* 2015). Daarna ving Erik wilde eenden in een eendenkooi en rustte ze uit met GPS-loggers. Hiermee kon hij hun bewegingspatronen achterhalen en zien waar ze hun tijd doorbrachten (Kleyheeg *et al.* under review-b). De eenden slapen overdag in de kooi en vliegen 's avonds naar de omringende polders. De eenden foerageren daar 's nachts in de sloten en daar is waar de wilde eenden plantenzaden binnenkrijgen. Door de labgegevens en de bewegingspatronen te combineren kon hij berekenen waar vervolgens (nog kiemkrachtige) plantenzaden worden uitgescheiden. Hieruit blijkt dat een groot deel hiervan naar de slaappleaats wordt getransporteerd (Kleyheeg *et al.* under review-a).

Ik hoop met dit overzicht van ons werk aan de bewegingsecologie van watervogels duidelijk te hebben gemaakt waar we in dit onderzoek staan en waar we naartoe gaan. Op het NIOO werk ik al langer nauw samen met Henk van der Jeugd, hoofd van het Vogeltrekstation. De samenwerking met het IBED van de Universiteit van Amsterdam geeft een nieuwe dimensie aan het werk. Hopelijk kunnen we straks aan de hand van ringterugmeldingen en zenderstudies voorspellen waar en wanneer er concentraties watervogels zullen optreden in zo'n netwerk van tussenstops. Pas als we dat in handen hebben, kunnen we hun rol als lange-afstandsvector voor andere organismen en virus-

sen beter in kaart brengen (Bauer & Hoye 2014; Viana, Santamaria & Figuerola 2016).

Tot slot een woord van dank. In de eerste plaats wil ik het College van Bestuur, de Decaan, het bestuur van de faculteit Natuurwetenschappen, Wiskunde en Informatica (FNWI) en de benoemingscommissie bedanken voor het in mij gestelde vertrouwen. Ik ben hartelijke welkom geheten in de groep van Willem Bouten en zie, zoals ik heb aangegeven, grote mogelijkheden voor gecombineerd onderzoek. Ik dank de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (KNAW) en het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO) voor de aan mij geboden gelegenheid tot het aangaan van dit bijzonder hoogleraarschap en uiteraard tot het doen van onderzoek in het algemeen. Zoals uit mijn oratie blijkt heeft veel van mijn onderzoek vorm gekregen dankzij samenwerking, met andere onderzoekers, post-docs, promovendi en ondersteunend personeel. Ik dank Wim van Vierssen voor de mij geboden kansen, en Marcel Klaassen en Marcel Visser voor de vrijheid die ze mij hebben gegeven om mijn eigen onderzoekslijn te ontwikkelen. Steeds heb ik veel geleerd, zoals ik ook veel heb geleerd van mijn leermeesters Hans Kruuk, Pat Butler, John Fryxell en Rudi Drent. Maar het begon allemaal veel langer geleden. Mijn vader kreeg toen ik 7 jaar was het boek *Vogels van de Wereld*, een boek dat mij deed verlangen al dat moois ooit in het echt te zien. Samen hebben we daar een begin mee gemaakt en ik herinner me als de dag van gisteren dat we speciaal op pad gingen om mijn 100ste vogelsoort voor Nederland te scoren (koperwiek). Met Lon heb je me altijd aangemoedigd en je bent vast de enige die in ieder geval de samenvatting van al mijn artikelen heeft gelezen. Koen en Stijn, jullie hebben het allemaal zo'n beetje aangezien en jullie conclusies getrokken. Maar dit wil ik jullie nog meegeven: wijsheid is na de liefde de mooiste deugd. Dat brengt me vanzelf bij Maria; ik kan gaan uitweiden, maar ik houd het kort maar krachtig: dank voor alle steun in de afgelopen 32 jaar.

Ik heb gezegd.

## Noten

- 1 kamerbrief BBR / 14187255
- 2 <http://www.wur.nl/nl/nieuws/Uiteindelijke-directe-schade-vogelgriep-49-56-miljoen.htm>
- 3 computerspel van Nintendo
- 4 <http://www.clo.nl/indicatoren/nl1382-aantalsontwikkeling-van-overwinterende-watervogels>
- 5 Jaarverslag Faunafonds 2015
- 6 <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=32489063>

## Referenties

- Alerstam, T. & Lindström, Å. (1990) Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. *Bird Migration: Physiology and Eco-physiology*. (ed. E. Gwinner), pp. 331-351. Springer-Verlag, Berlin
- Applegate, D.L., Bixby, R.E., Chvátal, V. & Cook, W.J. (2006) *The Traveling Salesman Problem: A Computational Study*, 2nd ed. edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Arditi, R. & Dacorogna, B. (1988) Optimal foraging on arbitrary food distributions and the definition of habitat patches. *American Naturalist*, 131, 837-846
- Bauer, S. & Hoyer, B.J. (2014) Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science*, 344, 1242-1245
- Beekman, J.H., Nolet, B.A. & Klaassen, M. (2002) Skipping swans: fuelling rates and wind conditions determine differential use of migratory stopover sites of Bewick's Swans *Cygnus bewickii*. *Ardea*, 90, 437-460
- Beekman, J.H., Van Eerden, M.R. & Dirksen, S. (1991) Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* utilising the changing resource of *Potamogeton pectinatus* during autumn in the Netherlands. *Wildfowl*, Suppl. 1, 238-248
- Brouwer, G.A. & Tinbergen, L. (1939) De verspreiding der Kleine Zwanen, *Cygnus b. bewickii* Yarr., in de Zuiderzee, vóór en na de verzoeting. *Limosa*, 12, 1-18 (reprinted in *Limosa* 75:12-12)
- Calcagno, V., Mailleret, L., Wajnberg, E. & Grognaud, F. (2014) How optimal foragers should respond to habitat changes: a reanalysis of the Marginal Value Theorem. *J Math Biol*, 69, 1237-1265
- Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136
- Chen, W., Doko, T., Fujita, G., Hijikata, N., Tokita, K., Uchida, K., Konishi, K., Hiraoaka, E. & Higuchi, H. (2016) Migration of tundra swans (*Cygnus columbianus*) wintering in Japan using satellite tracking: identification of the Eastern Palearctic Flyway. *Zoolog Sci*, 33, 63-72
- de Jager, M., Bartumeus, F., Köllsch, A., Weissing, F.J., Hengeveld, G.M., Nolet, B.A., Herman, P.M.J. & van de Koppel, J. (2014) How superdiffusion gets arrested: ecological encounters explain shift from Lévy to Brownian movement. *Proceedings of the Royal Society, London B*, 281, 20132605
- de Jager, M., Weissing, F.J., Herman, P.M.J., Nolet, B.A. & van de Koppel, J. (2011) Lévy walks evolve through interaction between movement and environmental complexity. *Science*, 332, 1551-1553
- de Jager, M., Weissing, F.J., Herman, P.M.J., Nolet, B.A. & van de Koppel, J. (2012) Response to comment on "Lévy walks evolve through interaction between movement and environmental complexity". *Science*, 335, 918
- De Leeuw, J.J. (1997) *Demanding divers: ecological energetics of food exploitation by diving ducks*. Directie IJsselmeergebied Rijkswaterstaat, Lelystad

- Drent, R.H., Eichhorn, G., Flagstad, A., van der Graaf, A.J., Litvin, K.E. & Stahl, J. (2007) Migratory connectivity in Arctic geese: spring stopovers are the weak links in meeting targets for breeding. *Journal of Ornithology*, 148, S501-S514
- Duriez, O., Bauer, S., Destin, A., Madsen, J., Nolet, B.A., Stillman, R.A. & Klaassen, M. (2009) What decision rules might pink-footed geese use to depart on migration? An individual-based model. *Behavioral Ecology*, 20, 560-569
- Ely, C.R. & Franson, J.C. (2014) Blood lead concentrations in Alaskan tundra swans: linking breeding and wintering areas with satellite telemetry. *Ecotoxicology*, 23, 349-356
- Fryxell, J.M., Hazell, M., Borger, L., Dalziel, B.D., Haydon, D.T., Morales, J.M., McIntosh, T. & Rosatte, R.C. (2008) Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 19114-19119
- Gudmundsson, G.A., Lindström, Å., & Alerstam, T. (1991) Optimal fat loads and long-distance flights by migrating Knots *Calidris canutus*, Sanderlings *C. alba* and Turnstones *Arenaria interpres*. *Ibis*, 133, 140-152
- Guldmond, J.A. & Rijk, P.J. (2012) *Doorrekenen ganzenscenario G-7 en IPO CLM 790 – 2012 & LEI-publicatie 12-082*. CLM Onderzoek en Advies & LEI Wageningen UR, Culemborg
- Hedenström, A. & Alerstam, T. (1998) How fast can birds migrate? *Journal of Avian Biology*, 29, 424-432
- Hedenström, A., Bowlin, M.S., Nathan, R., Nolet, B.A. & Wikelski, M. (2011) Mechanistic principles of locomotion performance in migrating animals. *Animal Migration: A Synthesis* (eds E. J. Milner-Gulland, J. M. Fryxell & A. R. E. Sinclair), pp. 35-51. Oxford University Press, Oxford
- Jansen, V.A.A., Mashanova, A. & Petrovskii, S. (2012) Comment on “Lévy walks evolve through interaction between movement and environmental complexity”. *Science*, 335, 918
- Kareiva, P.M. & Shigesada, N. (1983) Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia*, 56, 234-238
- Klaassen, M., Hangelbroek, H.H., de Boer, T. & Nolet, B.A. (2010) Insights from the eco-physiological book of records: Bewick’s swans outperform the canonical intake-maximizing vertebrate. *Oikos*, 119, 1156-1160
- Klaassen, R.H.G., Nolet, B.A. & Bankert, D. (2006a) Movement of foraging Tundra Swans explained by spatial pattern in cryptic food densities. *Ecology*, 87, 2244-2254
- Klaassen, R.H.G., Nolet, B.A. & de Fouw, J. (2006b) Intake rate at differently scaled heterogeneous food distributions explained by the ability of tactile-foraging mallard to concentrate foraging effort within profitable areas. *Oikos*, 112, 322-331
- Klaassen, R.H.G., Nolet, B.A. & Van Leeuwen, C.H.A. (2007) Prior knowledge about spatial pattern affects patch assessment rather than movement between patches in tactile-feeding mallard. *Journal of Animal Ecology*, 76, 20-29
- Kleyheeg, E., Treep, H.J., De Jager, M., Nolet, B.A. & Soons, M.B. (under review-a) Seed dispersal distributions resulting from landscape-dependent daily movement behaviour of a key vector species. *Journal of Ecology*

- Kleyheeg, E., van Dijk, J.G.B., Tsopoglou-Gkina, D., Woud, T., Boonstra, D., Nolet, B.A. & Soons, M.B. (under review-b) Movement patterns of a keystone waterbird species are highly predictable from landscape configuration. *Movement Ecology*
- Kleyheeg, E., van Leeuwen, C.H.A., Morison, M.A., Nolet, B.A. & Soons, M.B. (2015) Bird-mediated seed dispersal: reduced digestive efficiency in active birds modulates the dispersal capacity of plant seeds. *Oikos*, 124, 899-907
- Kölzsch, A., Alzate, A., Bartumeus, F., de Jager, M., Weerman, E.J., Hengeveld, G.M., Naguib, M., Nolet, B.A. & van de Koppel, J. (2015a) Experimental evidence for inherent Lévy search behaviour in foraging animals. *Proceedings of the Royal Society, London B*, 282, 20150424
- Kölzsch, A., Bauer, S., de Boer, R., Griffin, L., Cabot, D., Exo, K.-M., van der Jeugd, H.P. & Nolet, B.A. (2015b) Forecasting spring from afar? Timing of migration and predictability of phenology along different migration routes of an avian herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 84, 272-283
- Kölzsch, A., Müskens, G.J.D.M., Kruckenberg, H., Glazov, P., Weinzierl, R., Nolet, B.A. & Wikelski, M. (2016a) Towards a new understanding of migration timing: slower spring than autumn migration in geese reflects different decision rules for stopover use and departure. *Oikos*, 125, 1496-1507
- Kölzsch, A., Neefjes, M., Barkway, J., Müskens, G.J.D.M., van Langevelde, F., de Boer, W.F., Prins, H.H.T., Cresswell, B.H. & Nolet, B.A. (2016b) Neckband or backpack? Differences in tag design and their effects on GPS/accelerometer tracking results in large waterbirds. *Animal Biotelemetry*, 4, 13
- Kuiken, T. (2013) Is low pathogenic avian influenza virus virulent for wild waterbirds? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 280, 20130990
- Mangel, M. & Adler, F.R. (1994) Construction of multidimensional clustered patterns. *Ecology*, 75, 1289-1298
- Munster, V.J., Baas, C., Lexmond, P., Waldenström, J., Wallensten, A., Fransson, T., Rimmelzwaan, G.F., Beyer, W.E.P., Schutten, M., Olsen, B., Osterhaus, A.D.M.E. & Fouchier, R.A.M. (2007) Spatial, temporal, and species variation in prevalence of influenza A viruses in wild migratory birds. *PLoS Pathogens*, 3, e61
- Nolet, B.A. (2006) Speed of spring migration of Tundra Swans *Cygnus columbianus* in accordance with income or capital breeding strategy? *Ardea*, 94, 579-591
- Nolet, B.A., Andreev, V.A., Clausen, P., Poot, M.J.M. & Wessel, E.G.J. (2001) Significance of the White Sea as a stopover for Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* in spring. *Ibis*, 143, 63-71
- Nolet, B.A., Bevan, R.M., Klaassen, M., Langevoord, O. & Van der Heijden, Y.G.J.T. (2002) Habitat switching by Bewick's swans: maximisation of average long-term energy gain? *Journal of Animal Ecology*, 71, 979-993
- Nolet, B.A., Butler, P.J., Masman, D. & Woakes, A.J. (1992) Estimation of daily energy-expenditure from heart-rate and doubly labeled water in exercising geese. *Physiological Zoology*, 65, 1188-1216
- Nolet, B.A., Kölzsch, A., Elderenbosch, M. & van Noordwijk, A.J. (2016) Scaring waterfowl as a management tool: how much more do geese forage after disturbance? *Journal of Applied Ecology*, 53, 1413-1421
- Nolet, B.A. & Mooij, W.M. (2002) Search paths of swans foraging on spatially auto-correlated tubers. *Journal of Animal Ecology*, 71, 451-462

- Nuijten, R.J.M., Kölzsch, A., van Gils, J.A., Hoyer, B.J., Oosterbeek, K., de Vries, P.P., Klaassen, M. & Nolet, B.A. (2014) The exception to the rule: retreating ice front makes Bewick's swans *Cygnus columbianus bewickii* migrate slower in spring than in autumn. *Journal of Avian Biology*, 45, 113-122
- Olsson, O. & Holmgren, N. (1998) The survival-rate-maximizing policy for Bayesian foragers: wait for good news. *Behavioral Ecology*, 9, 345-353
- Pithan, F. & Mauritsen, T. (2014) Arctic amplification dominated by temperature feedbacks in contemporary climate models. *Nature Geoscience*, 7, 181-184
- Poen, M.J., Verhagen, J.H., Manvell, R.J., Brown, I., Bestebroer, T.M., van der Vliet, S., Vuong, O., Scheuer, R.D., van der Jeugd, H.P., Nolet, B.A., Kleyheeg, E., Müskens, G.J.D.M., Majoor, F.A., Grund, C. & Fouchier, R.A. (2016) Lack of virological and serological evidence for continued circulation of highly pathogenic avian influenza H5N8 virus in wild birds in the Netherlands, 14 November 2014 to 31 January 2016. *Eurosurveillance*, 21, pii=30349
- Shamoun-Baranes, J., Bom, R., van Loon, E.E., Ens, B.J., Oosterbeek, K. & Bouten, W. (2012) From sensor data to animal behaviour: an oystercatcher example. *PLoS ONE*, 7, e37997
- Shariatnajaabadi, M., Wang, T., Skidmore, A.K., Toxopeus, A.G., Izsac, A.K., Nolet, B.A., Exo, K.-M., Griffin, L., Stahl, J. & Cabot, D. (2014) Migratory herbivorous waterfowl track satellite-derived green wave index. *PLoS ONE*, 9, e108331
- The Global Consortium for H5N8 and Related Influenza Viruses (2016) Role for migratory wild birds in the global spread of avian influenza H5N8. *Science*, 354, 213-217
- van de Koppel, J., Gascoigne, J.C., Theraulaz, G., Rietkerk, M., Mooij, W.M. & Herman, P.M.J. (2008) Experimental evidence for spatial self-organization and its emergent effects in mussel bed ecosystems. *Science*, 322, 739-742
- Van der Jeugd, H.P., Eichhorn, G., Litvin, K.E., Stahl, J., Larsson, K., Van der Graaf, A.J. & Drent, R.H. (2009) Keeping up with early springs: rapid range expansion in an avian herbivore incurs a mismatch between reproductive timing and food supply. *Global Change Biology*, 15, 1057-1071
- van Dijk, J.G.B., Kleyheeg, E., Soons, M.B., Nolet, B.A., Fouchier, R.A.M. & Klaassen, M. (2015) Weak negative associations between avian influenza virus infection and movement behaviour in a key host species, the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Oikos*, 124, 1293-1303
- Van Eerden, M.R., Drent, R.H., Stahl, J. & Bakker, J.P. (2005) Connecting seas: western Palaearctic continental flyway for water birds in the perspective of changing land use and climate. *Global Change Biology*, 11, 894-908
- Van Gils, J.A., Munster, V.J., Radersma, R., Liefhebber, D., Fouchier, R.A.M. & Klaassen, M. (2007) Hampered foraging and migratory performance in swans infected with low-pathogenic avian influenza A virus. *PLoS ONE*, 2, e184
- Van Gils, J.A. & Tjisen, W. (2007) Short-term foraging costs and long-term fueling rates in central-place foraging swans revealed by giving-up exploitation times. *American Naturalist*, 169, 609-620
- van Wijk, R.E., Kölzsch, A., Kruckenberg, H., Ebbsing, B.S., Müskens, G.J.D.M. & Nolet, B.A. (2012) Individually tracked geese follow peaks of temperature acceleration during spring migration *Oikos*, 121, 655-664



- Vangeluwe, D., Rozenfeld, S. & Kazantzidis, S. (2016) The odyssey of the Bewick's Swan – another route to Greece. *Swan News*, 12, 10-11
- Verhagen, J.H., van der Jeugd, H.P., Nolet, B.A., Slaterus, R., Kharitonov, S.P., de Vries, P.P., Vuong, O., Majoor, F., Kuiken, T. & Fouchier, R.A. (2015) Wild bird surveillance around outbreaks of highly pathogenic avian influenza A(H5N8) virus in the Netherlands, 2014, within the context of global flyways. *Eurosurveillance*, 20, pii = 21069
- Viana, D.S., Santamaria, L. & Figuerola, J. (2016) Migratory birds as global dispersal vectors. *Trends in Ecology and Evolution*, 31, 763-775
- Viswanathan, G.M., Buldyrev, S.V., Havlin, S., da Luz, M.G.E., Raposo, E.P. & Stanley, H.E. (1999) Optimising the success of random searches. *Nature*, 401, 911-914
- Zollner, P.A. & Lima, S.L. (1999) Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology*, 80, 1019-1030