

Veranderingen in het broedsucces van Koolmees *Parus major* en Bonte Vliegenvanger *Ficedula hypoleuca* op de Veluwe en in het Gooi van 1973-92

Changes in breeding success of Great Tit *Parus major* and Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* on the Veluwe and the Gooi, 1973-92

HAROLD M. DEKHUIZEN & GEORGE P. J. SCHUIJL (overleden 20-11-1995)

Recent onderzoek door Drent & Woldendorp (1989) en Graveland (1991a, 1991b, 1993, 1995) heeft aangetoond dat het broedsucces van Koolmezen en andere hollenbroeders te lijden heeft onder indirecte gevolgen van verzuring in een aantal Nederlandse bosgebieden. Dit proces leidt tot een vermindering van kalk in de bodem, afname van het aantal huisjesslakken en uiteindelijk tot een verslechterde eischaalvorming. Kalkgebrek in de bodem is op zichzelf geen nieuw probleem, want reeds in de jaren vijftig werd dit door L. Tinbergen en zijn medewerkers genoemd als één van de oorzaken voor misvormingen bij jonge Koolmezen in sommige bossen op de Veluwe. De gegevens zijn te vinden in publicaties van Stam (1961) en Smit (1967).

Om vast te stellen of er reeds lang sprake is van een dalende trend in het broedsucces, is het nodig om gegevens te analyseren van gebieden die over een lange periode met een gelijkblijvende methode zijn onderzocht. Voor het Deelerwoud was dat mogelijk. Nadat dit gebied door de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland was aangekocht werden vanaf 1969 de eerste nestkasten opgehangen. Het aantal werd opgevoerd tot 200 in 1973. Daarna veranderde het aantal niet meer en bleven de kasten in al die jaren op vrijwel dezelfde plaats hangen. Er hingen 50 kasten in Deelerwoud-Zuid (de Wildbaan) en 150 in Deelerwoud-Noord. Na het verschijnen van de bovengenoemde rapporten over de problemen met de eischaalvorming bij Koolmezen en andere hollenbroeders werden de broedresultaten van Koolmees en Bonte Vliegenvanger in het Deelerwoud uit de periode 1973-92 nader geanalyseerd.

De analyse leverde dermate interessante gegevens op dat gezocht werd naar lange tijdreeksen uit andere gebieden. In dit artikel worden de broedresultaten van beide soorten in het Deelerwoud vergeleken met die uit gebieden op de Veluwe en in het Gooi.

Historie

In de afgelopen decennia zijn in veel Nederlandse bossen nestkasten opgehangen met als doel het aanbieden van nestgelegenheid voor hollenbroeders. Het onderzoek werd in het afgelopen decennium landelijk gecoördi-

neerd door de Werkgroep Broedbiologisch Onderzoek van de Samenwerkende Organisaties Vogelonderzoek Nederland (SOVON 1989). In het algemeen maakt men gebruik van houten, vasthangende of vrijhangende nestkasten zoals beschreven is door Anonymus (1956) en Noppert *et al.* (1989). De nestopening varieert van 2.8-3.2 cm. Daarnaast zijn er kunststofnestkasten opgehangen die ook goed voldoen als kunstmatige nestholte (Schuijl 1977).

Werkwijze

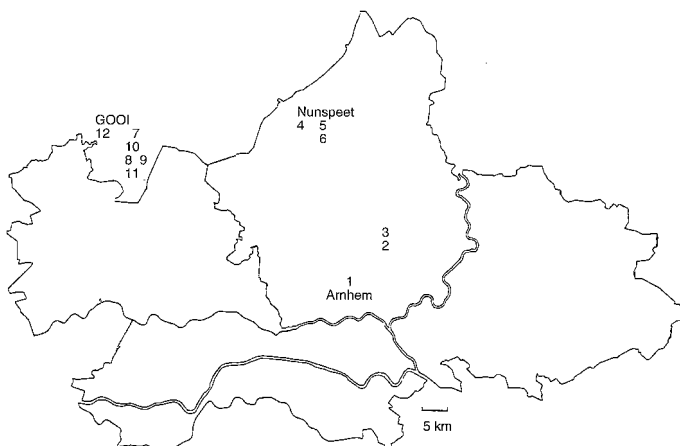
Materiaal Wij zijn uitgegaan van de gegevens van het Deelerwoud uit de periode 1973-92 (archief Vogelwerkgroep Wageningen; vanaf 1982 publicaties in tijdschrift *Pennevluchten*). Zie aldaar voor beschrijving van de typen nestkasten). De nestkasten werden vanaf mei tot en met juni minimaal eenmaal per twee weken gecontroleerd waarbij de aantallen eieren en jongen werden genoteerd.

Bij andere vogelwerkgroepen werden de volgende gegevens opgevraagd: (1) aantal nestkasten, (2) aantal eerste broedsels, (3) aantal eieren in het eerste broedsel en (4) aantal uitgevlogen jongen. De gegevens moesten betrekking hebben op dezelfde periode als in het Deelerwoud (1973-92). We beperkten ons tot Koolmees en Bonte Vliegenvanger omdat dit in de meeste gebieden de meest voorkomende hollenbroeders zijn. Bij de Koolmees zijn berekeningen uitsluitend over eerste broedsels uitgevoerd omdat tweede broedsels in het Deelerwoud weinig voorkomen en gegevens over tweede broedsels (laat in het seizoen) in veel andere gebieden ontbreken. De eis dat de gegevens zoveel mogelijk uit dezelfde periode moesten komen beperkte het aantal voor vergelijking in aanmerking komende gebieden in hoge mate. Het komt namelijk regelmatig voor dat jaarreeksen onderbroken zijn.

De in dit artikel verwerkte reeksen stammen uit het Gooi en van de Veluwe. De gebieden waaruit gegevens gebruikt zijn, staan aangegeven in figuur 1 en worden gekarakteriseerd in tabel 1. De dataset is in sommige gebieden van het Gooi aan de kleine kant. Om die reden worden gegevens van gebieden zoals Hoorneboeg en Zwarte Berg bij elkaar opgeteld. Deze gebieden liggen dicht bij elkaar en hebben een sterk overeenkomstige vegetatie.

Een complicerende factor bij het maken van vergelijkingen bleek het wisselende aantal nestkasten te zijn. Dit aantal veranderde in de loop der jaren in Warnsborn, complex Elspeet en complex 175 (tabel 1).

Definities Onder een broedsel verstaan wij ieder nest met één of meer eieren. Met broedsucces wordt het per-



Figuur 1. Overzichtskaart van de onderzoeksgebieden op de Veluwe en in het Gooi. Nummers verwijzen naar tabel 1. *Map of study areas on the Veluwe (Gelderland, right) and in the Gooi (Noord-Holland, left). Numbers refer to table 1.*

Tabel 1. Onderzoeksgebieden. *Research areas. Habitat: L = loofbos deciduous trees, N = naalddhout conifers.*

Nummer	Gebied	Stad	Coördinaten	Opp.(ha)	Habitat	Aantal kasten per periode	Onderzoeks- periode
<i>Number</i>	<i>Area</i>	<i>Nearest town</i>	<i>Coordinates</i>	<i>Area (ha)</i>	<i>Habitat</i>	<i>Nr. nest boxes per period</i>	<i>Research period</i>
Veluwe							
1	Warnsborn	Arnhem	187446	326	L+N	68-76 66-106 107-108 104-107	1975-78 1979-83 1984-88 1989-93
2	Deelerwoud Zuid	Arnhem	190453 190454 191456 193455	400	N	50	1975-93
3	Deelerwoud Noord	Arnhem	190456 190455	773	N	150	1975-93
4	Stakenberg	Hulshorst	179481	5	N	45	1977-93
5	Complex 175	Nunspeet	182483	30	N	— 33 33-50 100	1973-77 1978-82 1983-87 1988-92
6	Complex Elspeet	Nunspeet	182483 en 183483	25	L+N	39-54 54 56 57-60	1973-77 1978-82 1983-87 1988-92
Gooi							
7	De Beek	Hilversum	141477	20	L	32	1974-92
8	Dassenbos	Hilversum	141467	20	N	45	1973-92
9	Wasmeer	Hilversum	142468	75	N	67	1973-92
10	Laarder Wasmeer	Hilversum1	43471	85	L	55	1973-92
11	De Hoorne- boeg en Zwarte berg	Hilversum	139467 140467	25	N	60	1974-92 1974-92
12	Boekesteyn	's-Graveland	137474	20	L	62	1974-92



Koolmees (A.C. Zwaga) *Great Tit* *Parus major*.

centage eieren dat uitgevlogen jongen opleverde aangegeven. Wanneer het aantal uitgevlogen jongen wordt vermeld, heeft dit betrekking op het aantal per succesvol eerste broedsel. Om te zien of lange termijnveranderingen opgetreden zijn, werden met behulp van variantie-analyse uit het pakket Genstat rechtlijnige regressielijnen berekend.

Aanvullende notities In het Deelerwoud werden gedurende de gehele periode aantekeningen gemaakt over mogelijke concurrentie tussen Koolmees en Bonte Vliegenvanger, terwijl ook indirecte gegevens over de conditie van broedende Koolmezen werden verzameld. In de overige gebieden zijn dergelijke gegevens niet systematisch genoteerd.

Broedsels die verstoord waren door menselijke activiteiten, Grote Bonte Specht *Dendrocopos major* of Boommarter *Martes martes* zijn buiten beschouwing gelaten, omdat dit een verkeerd beeld zou geven van het broedsucces. Verstoring door Boommarters is alleen in de laatste vier jaren geconstateerd en uitsluitend in Deelerwoud-Noord. In 1992 resp. 1993 werden 32 en 23 broedsels verstoord op een totaal van 148 en 147 broedsels in 150 kasten.

Resultaten

De basale resultaten zijn vastgelegd in de tabellen 2 en 3. Het Gooi is als geheel (gebieden dicht bij elkaar) en daarnaast in afzonderlijke gebieden behandeld.

Deelerwoud

Koolmees De aantallen koolmeesbroedsels vertoonden jaarlijks grote schommelingen, zonder een duidelijke trend. De gemiddelde legselgrootte bedroeg 7.7 en bleef constant. Het broedsucces daalde van 78% tot 64%. Het aantal uitgevlogen jonge Koolmezen per nest daalde significant van 6 tot 4.9 (figuur 2A).

Bonte Vliegenvanger Het aantal broedsels is in de onderzoeksperiode bijna verdubbeld, van 51 in 1973 tot 100 in 1992. De gemiddelde legselgrootte nam toe van 4.6 naar 5.4. Het broedsucces steeg van 70 tot 79% (figuur 2B). Het aantal uitgevlogen jongen per nest bedroeg 3.8, zonder trend (tabel 3).

Concurrentie Tussen Koolmees en Bonte Vliegenvanger bestaat soms concurrentie om het bezit van nestkasten. Ieder jaar werden 2-3 dode Koolmezen in nestkasten gevonden waarbij uit aanwijzingen zoals losse veren bleek, dat ze gedood waren in gevechten met Bonte Vliegenvangers. Omgekeerd werden jaarlijks 3-4 door Koolmezen gedode Bonte Vliegenvangers gevonden. Het aantal koolmeesnesten dat uiteindelijk door Bonte Vliegenvangers werd overgenomen is gestegen van twee in de jaren tachtig tot 14 in 1993 (op een totaal van 75 koolmeesbroedsels in dat jaar).

Tabel 2. Broedsucces van de Koolmees. Gemiddelden zijn berekend over perioden van vier tot vijf jaren indien er geen duidelijke veranderingen in het broedsucces waren. Jaargegevens zijn berekend volgens regressielijnen. *Breeding success of the Great Tit. Average values of four to five years have been compiled in case of no changes in trends of breeding success. Year data have been calculated from regression lines.*

Gebied	Periode	Gem. broedsels per jaar	Aant. eieren per broedsels	Uitgevl. juv. per broedsel	Broedsucces (%)	Trend in broedsucces
<i>Area</i>	<i>Period</i>	<i>Mean nr. broods per year</i>	<i>Nr. eggs per brood</i>	<i>Nr. fledged per brood</i>	<i>Breeding success (%)</i>	<i>Trend in breeding success</i>
Warnsborn	1975-78	17	8.8	6.3	72	0
	1979-83	11	9.3	8.4	90	
	1984-88	29	9	7.8	87	
	1989-93	22	8.5	6.7	79	
Deelerwoud	1973	48	7.3	6.0	78	—
	1975	76	7.4	5.9	77	
	1980	55	7.5	5.6	73	
	1985	34	7.5	5.3	69	
	1992	66	7.7	4.9	64	
Stakenberg	1979	5	7.2	5.0	62	—
	1983	9	6.2	3.5	58	
	1987	12	7.2	3.6	50	
	1992	16	6.8	2.7	40	
Complex175	1978-82	9	8.6	5.4	62	0
	1983-87	16	8.0	4.8	60	
	1988-92	33	7.9	4.1	52	
Complex Elspeet	1968-72	16	8.1	5.6	69	—
	1973-77	24	8.6	4.7	54	
	1978-82	14	8.8	4.4	49	
	1983-87	23	7.8	4.1	52	
	1988-92	26	7.7	4.0	52	
Gooi totaal	1973	454	7.7	5.3	72	+
	1975	395	7.7	5.5	73	
	1980	488	7.8	5.8	75	
	1985	298	7.9	6.2	77	
	1991	487	7.9	6.6	80	
de Beek	1974-77	9	7.2	6.0	83	0
	1978-82	16	7.8	6.3	81	
	1983-87	13	7.7	6.6	86	
	1988-92	12	9.2	7.8	85	
Dassenbos	1973-77	22	7.0	5.6	80	0
	1978-82	21	6.7	5.4	82	
	1983-87	24	5.5	4.8	86	
	1988-92	17	6.2	5.6	80	
Wasmeer	1973-77	34	7.8	5.7	100	0
	1978-82	36	8.0	6.0	90	
	1983-85	30	7.3	6.5	79	
	1989-92	27	8.6	5.7	81	
Laarder Wasmeer	1973	23	9.2	5.9	61	+
	1975	19	9.1	6.1	66	
	1980	27	8.8	6.6	47	
	1985	27	8.5	7.1	94	
	1991	32	8.1	7.6	72	
Hoorneboeg en Zwarte berg	1974-77	36	7.8	4.4	62	0
	1978-82	36	8.8	6.6	74	
	1983-87	30	8.5	6.6	78	
	1988-92	28	6.5	6.9	82	
Boekesteyn	1975-77	15	7.4	6.7	90	0
	1978-82	16	8.4	7.4	88	
	1983-87	18	7.1	6.0	85	
	1988-92	21	7.7	6.5	85	

Broedconditie Koolmees Koolmezen leggen bijna altijd 7-10 eieren. Kleinere legfels zijn een indicatie voor een slechte conditie van het broedende wijfje (J. Graveland pers. meded.). Hetzelfde geldt voor mezen die schijnbaar broeden op nesten die geen eieren bevatten. In het Deelerwoud varieerde het aantal kleine legfels (minder dan vijf eieren) van 10-20 per jaar, maar een duidelijk opgaande trend werd niet vastgesteld. Het aantal vrouwtjes op nesten zonder eieren was meestal niet hoger dan twee per jaar, maar in 1993 was dit opgelopen tot zeven.

Elders op de Veluwe

Koolmees Een duidelijke trend in de aantallen door Koolmezen bezette kasten werd niet gevonden. De schijnbare toename in verschillende gebieden is een gevolg van het toegenomen aantal beschikbare kasten (vergelijk tabel 1 en 2).

In verschillende gebieden werden veranderingen in broedresultaten gevonden die overeenkomen met die in het Deelerwoud. In Complex Elspeet, waar al vanaf 1968 gegevens beschikbaar zijn, is al geruime tijd sprake van significant afnemende broedresultaten. Het broedsucces nam af van 69 tot 52% ($0.02 < P < 0.05$), terwijl het aantal uitgevlogen jongen daalde van 5.6 tot 4.0 ($P < 0.1$). De kortere reeks van het gebied Stakenberg bij Hulshorst wijst in dezelfde richting: een afname van het broedsucces ($P = 0.05$) en een (evenwel niet significante) afname van het aantal uitgevlogen juvenielen per broedsel (figuur 5A).

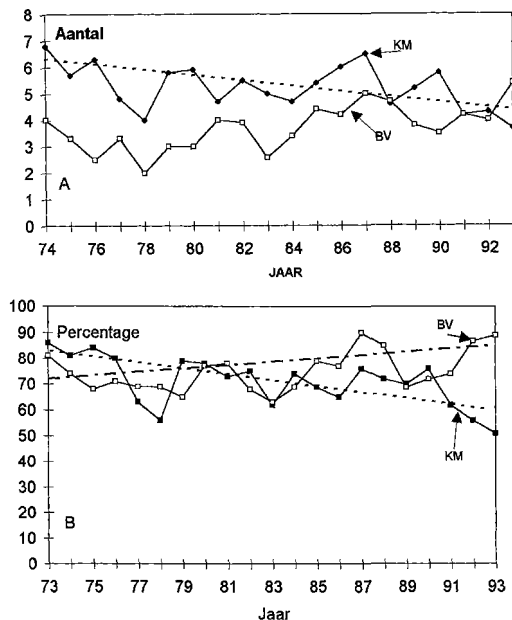
In Complex 175 en Warnsborn werden geen negatieve veranderingen vastgesteld. Het broedsucces bedroeg gemiddeld 82% en er vlogen gemiddeld 7.3 Koolmezen per broedsel uit.

Bonte Vliegenvanger In de meeste terreinen is een toename van het aantal broedsels onmiskenbaar, zelfs wanneer we rekening houden met het toegenomen aantal nestkasten in bepaalde gebieden. In Complex Elspeet bleven de aantallen broedsels evenwel constant (tabel 3).

De broedresultaten van de Bonte Vliegenvanger lijken per gebied te variëren. Zo is het broedsucces in Complex Elspeet significant toegenomen van 55 naar 67% (tabel 3, $p < 0.05$), terwijl dat in Stakenberg (evenwel niet significant) afgenomen is; hetzelfde lijkt op te gaan voor het aantal uitgevlogen jongen per nest (figuur 5B). In Complex 175 en Warnsborn zijn geen duidelijke veranderingen waargenomen. Gemiddeld is het broedsucces in Warnsborn 88% en vliegen er 5.3 jonge Bonte Vliegenvangers per broedsel uit (tabel 3).

Het Gooi

Koolmees In de meeste gebieden bleven de aantallen broedsels constant, met grote jaarlijkse



Figuur 2. Broedresultaten van Koolmees (KM) en Bonte Vliegenvanger (BV) in het Deelerwoud. (A) Aantal uitgevlogen jongen (daling bij KM significant, $P < 0.05$). (B) Broedsucces (beide regressielijnen significant, $0.01 < P < 0.05$). *Breeding results of Great Tit (KM) and Pied Flycatcher (BV) in Deelerwoud. (A) Number of fledglings, (B) breeding success. Dotted lines indicate significant regression lines.*

schommelingen. De uitzondering wordt gevormd door Boekesteyn, waar de aantallen verdubbelden (figuur 4C).

De broedresultaten vertoonden vooral in het Laarder Wasmeer een (significante) verandering. Hier nam het aantal uitgevlogen jongen per broedsel duidelijk toe van 5.9 tot 7.6 (tabel 2). In de overige gebieden was de ontwikkeling per gebied minder duidelijk. Wanneer alle gebieden worden samengenomen, stijgt het broedsucces in 1973-92 van 72 tot 80% en neemt het aantal uitgevlogen jongen toe van 5.3 tot 6.6 (figuur 3A en tabel 2).

Bonte Vliegenvanger In het Gooi is de Bonte Vliegenvanger aanmerkelijk zeldzamer dan op de Veluwe; in de meeste onderzoeksgebieden broeden maar weinig paren. Opvallend genoeg is in verschillende gebieden eerst een toename vastgesteld, maar recent een duidelijke afname (o.a. Hoornboeg & Zwarte Berg en Boekesteyn). Alle gebieden in het Gooi sommerend zijn de aantallen toegenomen van 17 broedsels in 1973 tot 61 in 1983, en daarna afgenomen tot 20 in 1991. De legselgrootte is toegenomen van 5.4 tot 5.9 (tabel 3). In de broedresultaten zijn geen systematische veranderingen vastgesteld. Zo schommelt het broedsucces rond 84%, zonder trend (figuur 3B)

Tabel 3. Broedsucces van de Bonte Vliegenvanger. Gemiddelden zijn berekend over perioden van 4-5 jaren indien er geen duidelijke veranderingen in het broedsucces waren. Jaargegevens zijn berekend volgens regressielijnen. *Breeding success of the Pied Flycatcher. Average values of four to five years have been compiled in case of no changes in trends of breeding success. Year data are calculated from regression lines.*

Gebied	Periode	Gem. broedsels per jaar	Aant. eieren per broedsel	Uitgevl. juv. per broedsel	Broedsucces (%)	Trend in broedsucces
<i>Area</i>	<i>Period per year</i>	<i>Mean nr. broods per brood</i>	<i>Nr. eggs per brood</i>	<i>Nr. fledged per brood (%)</i>	<i>Breeding success (%)</i>	<i>Trend in breeding succes</i>
Warnsborn	1975-78	2	6.3	5.3	84	0
	1979-83	5	5.6	5.1	91	
	1984-88	12	6.1	5.5	89	
	1989-93	13	6.2	5.4	87	
Declerwoud	1973	51	4.6	3.7	70	+
	1975	47	4.7	3.7	71	
	1980	47	4.9	3.8	74	
	1992	100	5.4	3.9	79	
Stakenberg	1977-80	4	5.7	4.5	77	0
	1981-84	10	5.3	4.6	83	
	1985-89	12	5.7	4.4	78	
	1990-93	11	5.7	3.8	67	
Complex 175	1978-82	6	5.9	5.2	88	0
	1983-87	13	5.9	3.7	62	
	1988-92	14	5.9	3.7	67	
Complex Elspeet	1968-72	14	5.3	2.9	55	+
	1973-77	14	5.8	3.3	57	
	1978-82	12	5.4	3.6	68	
	1983-87	14	5.4	3.9	72	
	1988-92	13	5.3	3.6	67	
Gooi. totaal	1973-77	14	5.4	4.4	81	0
	1978-82	35	5.5	4.8	86	
	1983-87	61	6.1	5.1	83	
	1988-92	36	5.9	4.7	86	
De Beek	1974-77	0	0.0	0.0	0	0
	1978-82	1	6.0	3.0	50	
	1983-87	2	6.5	6.8	90	
	1988-92	2	6.0	5.5	92	
Dassenbos	1973-77	1	7.4	8.4	97	0
	1978-82	6	5.7	5.5	94	
	1983-87	6	5.0	4.2	83	
	1988-92	3	4.0	4.0	92	
Wasmeer	1973-77	2	5.5	5.7	100	0
	1978-82	5	5.6	6.0	90	
	1983-85	5	4.9	6.5	79	
	1989-92	4	4.7	5.7	81	
Laarder Wasmeer	1985-88	3	7.0	6.5	91	0
	1989-92	4	6.3	5.9	94	
Hoorneboeg en Zwarte berg	1974-77	4	6.1	4.9	80	0
	1978-82	8	5.4	4.5	84	
	1983-87	6	6.3	5.5	83	
	1988-92	1	4.7	4.3	75	
Boekesteyn	1975-77	1	2.0	2.0	100	0
	1978-82	2	3.7	3.6	58	
	1983-87	7	5.7	5.0	86	
	1988-92	2	5.0	3.7	70	



Bonte Vliegenvanger (A.C. Zwaga) *Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca*.

en vlogen gemiddeld 4.8 jongen per legsel uit (tabel 3).

Discussie

Deelerwoud in breder verband De gegevens van het Deelerwoud blijken wat de Koolmees betreft overeenkomsten te vertonen met de gegevens die elders op de Veluwe werden verzameld. Afnemende broedresultaten zijn niet alleen in het Deelerwoud vastgesteld maar ook in Stakenberg en Complex Elspeet. De afname lijkt in Complex Elspeet al vroeg te zijn ingezet (1968-72), terwijl in de andere twee gebieden een meer geleidelijke afname is geconstateerd met mogelijk een recente versnelling in het Deelerwoud. De ontwikkelingen in enkele andere gebieden op de Veluwe zijn niet zo negatief (tabel 2). In het Gooi is het beeld overwegend anders: hier blijft het broedsucces van Koolmezen in grote lijnen hetzelfde of is het zelfs toegenomen (Laarder Wasmeer; tabel 2).

Bij de Bonte Vliegenvanger zijn de resultaten van het Deelerwoud deels goed, deels minder goed in te passen. De aantaloename is ook in verschillende gebieden elders op de Veluwe vastgesteld en aanvankelijk ook in het Gooi. De in het

Gooi recent vastgestelde afname is in ieder geval in het Deelerwoud niet gevonden. Wel moet worden opgemerkt dat de resultaten van het Broedvogel Monitoring Project van SOVON eveneens op een achteruitgang wijzen in de periode 1984-93 (van Dijk *et al.* 1994, van Dijk 1995). Het toegenomen broedsucces van de Bonte Vliegenvanger vindt een parallel in Complex Elspeet, maar dat is geen gemeengoed op de Veluwe (tabel 3).

In het Gooi heeft, net als in het Deelerwoud, gedurende de laatste 20 jaar een toename van de legselgrootte plaatsgevonden. Hoewel de toename in dezelfde orde van grootte is (0.8 ei) vindt dit in het Gooi plaats op een significant hoger niveau ($P=0.07$). Bonte Vliegenvangers in het Gooi produceren in vergelijking met die in het Deelerwoud meer eieren (5.9 resp. 5.4), hebben een hoger broedsucces (84% resp. 74%), terwijl er meer jongen per legsel uitvliegen (4.8 resp 3.8).

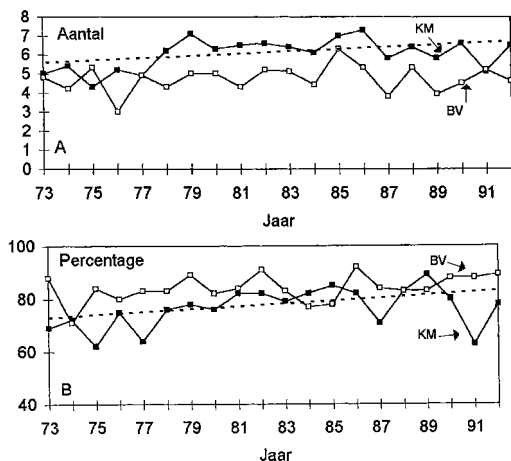
Habitat en broedresultaten De verschillen tussen de gebieden onderling zijn vermoedelijk te herleiden tot de kwaliteit van de habitat. Op de Veluwe blijken Koolmezen in bossen op arme grond (Deelerwoud, Stakenberg, Complex Elspeet) slechter af te zijn dan in bossen op rijkere

grond (Warnsborn). De broedresultaten op de arme gronden zijn matig en ontwikkelen zich in negatieve zin. Een daling van het broedsucces is eerder aangetoond voor de arme naaldbossen elders op de Veluwe, bijv. de Buunderkamp, het zuidelijk gedeelte van de Hoge Veluwe (Graveland 1991a, 1991b) en het Edese Bos (van Oostveen 1991). In het Edese bos daalde het aantal uitgevlogen Koolmezen per broedsel in 1971-90 van 6.6 tot 5.8.

Ook binnen het Gooi zijn opmerkelijke verschillen in broedresultaten vastgesteld. Zo leggen Koolmezen in het Laarder Wasmeer gemiddeld meer eieren per legsel dan in het Dassenbos (8.9 resp. 6.4, $P < 0.01$) en ook vliegen hier meer jongen per broedsel uit (6.7 resp. 5.4, $P < 0.05$). Verder is in het Laarder Wasmeer een significante toename vastgesteld in het aantal uitgevlogen jongen per broedsel in 1973-91 (van 5.9 naar 7.6), maar dit verschijnsel werd niet geconstateerd in het Dassenbos (tabel 2). In dit geval spelen mogelijk twee factoren een rol. Het Laarder Wasmeer heeft niet alleen een rijkere vegetatie dan het Dassenbos, maar het ligt ook dicht bij de bebouwing van Hilversum, waar mezen wellicht gunstige foerageeromstandigheden vinden.

"Een vergeten onderzoek" L. Tinbergen heeft in de jaren vijftig onderzoek gedaan naar de correlatie tussen de schommelingen in de vogel- en insectenfauna in de dennenbossen van Stakenberg en Zwarte Berg (niet het in het Gooi gelegen gebied dat elders ter sprake komt), in de omgeving van Hulshorst op de noordelijke Veluwe. Er werd toen een opvallende sterfte onder jonge mezen waargenomen (tot 60% in 1952). Nader onderzoek leerde dat de voornaamste doodsoorzaak ernstige kalkarmoede tijdens de groeiperiode was. In 1952 werd het nestkastenonderzoek daar beëindigd, maar op verzoek van het toenmalige Instituut voor Oecologisch Onderzoek te Arnhem werd vanaf 1959 het nestkastenonderzoek in de vroegere controleterreinen van Tinbergen in de omgeving van Hulshorst hervat. Hierbij werd het broedsucces vergeleken met de resultaten in het kalkrijke duingebied van Meijndel (Stam 1961, Smit 1967). In het minst arme, vroegere controleterrein Stakenberg werden 45 kasten opgehangen. In 1959 werden geen uitwendige verschijnselen van kalkarmoede waargenomen en daarom werd de controle in 1960 uitgebreid naar de Zwarte Berg bij Hulshorst, een zeer oud dennenperceel waar eertijds de meeste gevallen van kalkarmoede waren geconstateerd.

De bevindingen in Meijndel en Hulshorst waren zeer verschillend. In Meijndel werden nooit verschijnselen van kalkarmoede gevonden. De volwassen mezen voerden kalk (schelpen, eierschalen, slakkenhuizen) aan de jongen in 59 van de 88 nesten (Stam 1964). De wijfjes waren zeer



Figuur 3. Broedresultaten van Koolmees (KM) en Bonte Vliegenvanger (BV) in het Gooi. (A) Aantal uitgevlogen jongen (stijging bij KM significant, $P < 0.05$). (B) Broedsucces (stijging KM significant, $P < 0.05$). *Breeding results of Great Tit (KM) and Pied Flycatcher (BV) in the Gooi. (A) Number of fledglings, (B) breeding success. Dotted lines indicate significant regression lines.*

broedvast en konden van het nest gelicht worden zonder dat er verstoring optrad. In Hulshorst bestond een opvallende drang tot het voeren van kalk, maar deze kalk moest soms tot op enige kilometers afstand van het nest verzameld worden. De mezen waren zeer schuw en aftillen van het nest leidde vrijwel steeds tot verstoring van het broedsel. (Een dergelijke schuwheid hebben wij in Deelerwoud overigens nooit geconstateerd. Hier werden de mezen ook niet van het nest gelicht; door de geopende kast een weinig schuin te houden vlogen de vrouwtjes er meestal vanzelf af). De broedperiode in Meijndel begon c. twee weken later dan in Hulshorst (begin april). Terwijl in Meijndel weinig tweede broedsels werden gevonden, werden in Hulshorst zeer veel tweede broedsels aangetroffen.

Jammer genoeg kunnen we het broedsucces van de jaren vijftig niet vergelijken met dat van de periode 1973-92 omdat exacte gegevens uit die eerste periode ontbreken. Wel stond in de jaren vijftig Stakenberg bekend als één van de minst arme percelen. In dat perceel is in ieder geval het broedsucces in de periode 1973-92 achteruit gegaan (figuur 5).

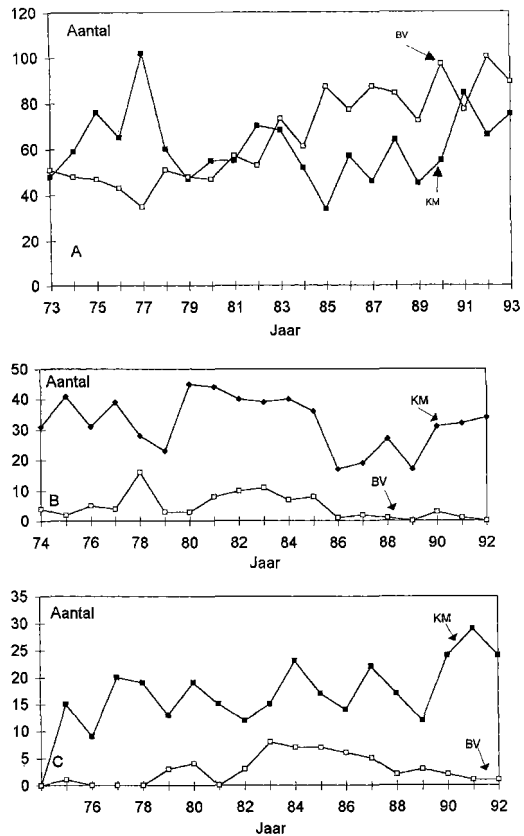
Het nut van langlopend onderzoek Het onderzoek in het gebied Zwarte Berg bij Hulshorst is helaas niet voortgezet omdat op last van de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten alle kasten in 1988 verwijderd moesten worden. Ze zouden niet passen in de ontwikkeling van een natuurlijk bos. Deze maatregel heeft veel kritiek opgeleverd en voor een discussie over dit onderwerp wordt verwezen naar Helders (1990), van Balen

(1991) en Jonkers (1991). Zeer recent heeft men het beleid voor het Deelerwoud bijgesteld. In bosvakken die men zo natuurlijk mogelijk wil laten ontwikkelen kunnen kasten die van belang zijn voor langjarig onderzoek blijven hangen. In ieder geval is het buitengewoon jammer dat men het langjarige onderzoek op de Zwarte Berg beëindigd heeft, want daardoor zijn de veranderingen in het broedsucces uit de jaren vijftig en zestig niet goed meer te vergelijken met die van de laatste jaren in dat gebied. Het onderzoek op de Veluwe en het Gooi laat duidelijk zien dat veranderingen in het broedsucces alleen maar statistisch betrouwbaar zijn aan te tonen indien men vele jaren achtereen de broedresultaten bepaalt in gebieden waar de nestkasten op dezelfde plaats blijven hangen. Zo kan het broedsucces dienen als een indicator voor veranderingen in het milieu.

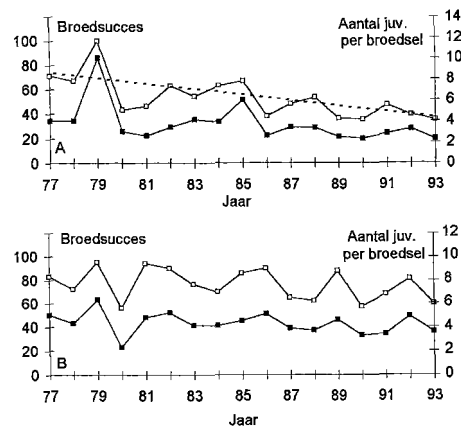
Recente bevindingen Uit recent onderzoek is gebleken dat veranderingen in het milieu geleid hebben tot een vermindering van het kalkgehalte in de grond. Op voedselrijke gronden met loofbossen benutten Koolmezen voornamelijk slakkenhuisjes als kalkbron, terwijl ze op de arme zandgronden momenteel vooral op eischalen van kippen en andere vogels zijn aangewezen (Graveland 1991b & 1995, Graveland *et al.* 1994). Door de zure regen hebben vooral de arme zandgronden te lijden van de ontkalking van de bodem. Huisjesslakken zouden hierdoor getroffen kunnen worden met als gevolg een verminderd kalkaanbod voor Koolmezen. Naast kalkgebrek kunnen ook andere factoren een rol spelen bij de verschillen in broedsucces in loofbossen en naaldbossen. In naaldbossen komen veel minder insecten voor dan in loofbossen en dus zullen de mezen meer tijd moeten besteden aan foerageren (van Balen 1973). Ze hebben dan minder gelegenheid om de vaak buiten het bos gelegen kalkbronnen op te zoeken.

Tenslotte rijst de vraag waarom Bonte Vliegenvangers zelden slechte eieren leggen. Volgens Graveland (1995) komt dat omdat deze vogels geen slakkenhuizen eten maar vooral pissebedden en miljoenpoten die rijk zijn aan calcium. Uit verder onderzoek in de komende decennia zal moeten blijken of de Bonte Vliegenvanger zijn broedsucces ook in calciumarme gebieden zal weten te handhaven.

Dankwoord Met dank aan C. W. Stam te Leiden, A. Smit te Nunspeet en J. H. van Balen (Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek te Heteren) voor de populatiegegevens van de Koolmees en de Bonte Vliegenvanger in de verschillende gebieden op de Veluwe en D. A. Jonkers voor de gegevens van de Vogelwerkgroep het Gooi en omstreken. De Vereniging Natuurmonumenten wordt bedankt voor de gelegenheid die gegeven werd om gedurende 20 jaren dit populatieonderzoek uit te voeren. Veel dank zijn wij verschuldigd aan J. C. M. Withage van het Instituut voor Agrobiolo-



Figuur 4. Aantal broedsels van Koolmees (KM) en Bonte Vliegenvanger (BV) in gebieden met gelijkgebleven nestkastaanbod. (A) Deelerwoud (200 kasten), (B) Hoorneboeg/Zwarte Berg (60), (C) Boekesteijn (60). Number of broods in areas with constant number of nestboxes. (A) Deelerwoud (200 boxes), (B) Hoorneboeg/Zwarte Berg (60), (C) Boekesteijn (60).



Figuur 5. Broedsucces en aantal uitgevlogen jongen van (A) Koolmees en (B) Bonte Vliegenvanger in Stakenberg. Open vierkant is broedsucces. Gesloten vierkant is uitgevlogen jongen per broedsel. Breeding success and number of fledglings of (A) Great Tit and (B) Pied Flycatcher in Stakenberg. Open dot is breeding success. Closed dot is number of fledglings per brood.

gisch en Bodemvruchtbaarheidsonderzoek (AB-DLO) voor de hulp die geboden werd om de gegevens statistisch te verwerken. De auteurs danken C. W. Stam, A. Smit, J. H. van Balen en D. A. Jonkers voor hun kritische commentaar op een eerdere versie.

Summary

A long-term study (1973-1992) was conducted on reproductive success of Great Tit and Pied Flycatcher breeding in nesting boxes in various study areas in two parts of the Netherlands: Veluwe and Gooi. Parameters investigated included number of broods (nests containing at least one egg), clutch size, breeding success (% of eggs resulting in fledglings) and number of fledglings (per successful first brood). Only first broods of Great Tit were taken into account.

The principal study area (Deelerwoud) is situated in the south of the Veluwe and is mainly covered with coniferous woods intersected with birches on poor sandy soils. Most study areas elsewhere on the Veluwe are situated in comparable habitats. The study areas in Gooi are characterised by a wealthier vegetation and a larger component of deciduous trees.

Numbers of Great Tit broods showed no overall trends in the study areas, but breeding performances were different. In Deelerwoud and in most areas elsewhere on the Veluwe, breeding success and numbers of fledglings decreased. In Gooi, both either remained stable or increased.

Numbers of Pied Flycatcher broods increased in most areas, but a recent decrease was recorded in Gooi. Clutch size and breeding success increased in Deelerwoud and Gooi, but at different levels. Pied Flycatchers in Gooi produced larger clutches (5.9 and 5.4, resp.), had better breeding success (84% and 74%) and fledged more young (4.8 and 3.8) compared with their conspecifics in Deelerwoud.

The significant decline in breeding success of Great Tit is confined to areas on poor sandy soils. This can be explained, at least partly, by the dependence of adult females and nestlings on Ca-rich items for egg laying and skeletal growth, respectively. Recent studies proved that the decline in breeding success of Great Tits is due to a decline of snail shells on Ca-poor soils. Acidification has almost certainly contributed to this decline. On richer soils, snail populations are less influenced by acid rain.

Breeding performances in Pied Flycatcher are better than those in Great Tit. This is explained by the fact that these birds catch millipedes and wood lice, which are good sources of calcium. Causes of the recent decrease in numbers of Pied Flycatchers in several areas remain unclear; the trend is certainly not the result of declining breeding success.

Literatuur

- ANONYMUS 1956. Handleiding bescherming nuttige vogels van de Plantenziektenkundige Dienst te Wageningen. *Sine loco*.
- VAN BALEN J. H. 1973. A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit (*Parus major*) in different habitats. *Ardea* 61: 1-93.

- 1991. Nestkasten in natuurgebieden, weghalen of toelaten. Nieuwsbrief Werkgroep Nestkastonderzoek 9: 11-14.
- VAN DIJK A. J. 1995. Resultaten Broedvogel Monitoring Project 1994. SOVON-Nieuws 8 (3): 8-11.
- VAN DIJK A. J., HUSTINGS F. & VERSTRAEL T. 1992. (SOVON-monitoringsrapport 1994/03). SOVON Beek-Ubergen.
- DRENT P. J. & WOLDENDORP J. W. 1989. Acid rain and eggshells. *Nature* 339: 431.
- GRAVELAND J. 1991a. Problemen met de eischaaivorming bij Koolmezen en andere holenbroeders in de Nederlandse bossen. Rapport Instituut voor Oecologisch Onderzoek, Heteren.
- 1991b. Acid rain and eggshell quality in the Great Tit. Pag.10 in: Progress Rapport 1990, Instituut voor Oecologisch Onderzoek, Heteren.
- 1993. Verzuring, kalkgebrek en problemen bij de eischaaivorming bij vogels in de Nederlandse bossen. Rapport Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek, Heteren.
- 1995. The quest for calcium: calcium limitation in the reproduction of forest passerines in relation to snail abundance and soil acidification. Dissertation, Wageningen.
- GRAVELAND J., VAN DER WAL R., VAN BALEN J. H. & VAN NOORDWIJK A. J. 1994. Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368: 446-448.
- HELDERS C. T. H. 1990. Bonte Vliegenvanger opgeofferd aan bosbeleid. *Vogeljaar* 38: 214-219.
- JONKERS D. A. 1991. Nestkasten in het natuurbeheer. Nieuwsbrief Werkgroep Nestkastonderzoek 9: 15.
- 1992. Nestkastenonderzoek in het Gooi. Vogelwerkgroep het Gooi en omstreken, jaarverslagen 1973-1992.
- NOPPERT F., SCHEEPERS P. & SMITS J. D. 1989. Nestkastenhandleiding, een leidraad voor het bouwen en het gebruik van nestkasten voor onderzoek, natuurbescherming en educatie. Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- VAN OOSTVEEN P. 1991. Nestkastenverslag Edese Bos, 1971-1990. Jeugdbond voor Natuur-en Milieustudie, Ede.
- SCHUIJL G. P. J. 1977. De goedkoopste en meest praktische nestkast. *Vogeljaar* 25: 20.
- SMIT A. 1967. Kalkgebrek bij mezen. *Pieper* 6: 96-99.
- SOVON 1989. Wat doet de werkgroep nestkasten? SOVON-Nieuws 2(3): 4-5.
- STAM C. W. 1961. Jaarverslag Centraal nestkastonderzoek. Leiden
- 1964. Jaarverslag Centraal nestkastonderzoek. Leiden.
- 1977-1993. Verslagen Centraal nestkastonderzoek. Leiden

Harold M. Dekhuijzen, Hartenseweg 11, 6705 BH Wageningen

Aanvaard voor opname 20 augustus 1996