

De Kwak *Nycticorax nycticorax* als broedvogel in de uiterwaarden van de IJssel: territoria, nesten, habitat en gedrag

Breeding of Night Heron *Nycticorax nycticorax* in the forelands of the river IJssel: territories, nests, habitat and behaviour

PAUL VOSKAMP & DIRK ZOETEBIER

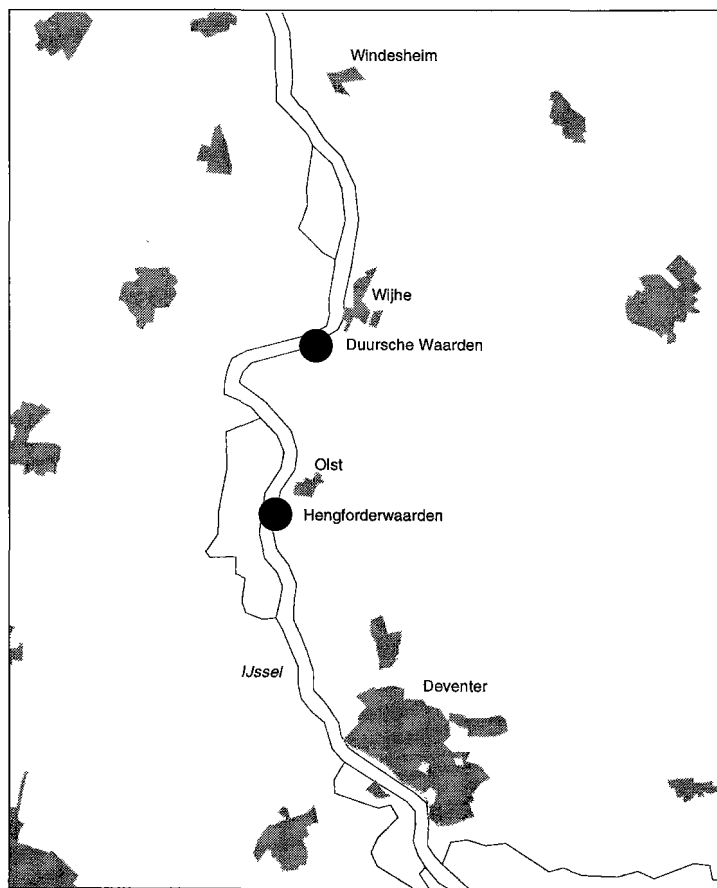
Broedgevallen van Kwakken in Nederland zijn een bijzonderheid te noemen. Hoewel in vorige eeuwen de Kwak waarschijnlijk met minstens enkele duizenden paren een redelijk talrijke broedvogel was (Vera 1988), is het huidige voorkomen in Nederland beperkt tot hooguit een tiental territoria, waarbij een deel van de paren uit gevangenschap afkomstig is (Erhart & Kurstjens 2000). Broedende Kwakken werden de laatste twintig jaar vastgesteld in een aantal verschillende gebieden, waaronder de Brabantse Biesbosch, de Nieuwkoopse Plassen, het Vechtplassengebied, het Peelgebied, de Oostvaardersplassen en op verschillende plaatsen in het rivierengebied. In de uiterwaarden van de IJssel tussen Deventer en Zwolle werden in de jaren zeventig en tachtig vrijwel jaarlijks broedverdachte Kwakken gemeld, maar werden tot 1985 nooit nesten gevonden (o.a. van den Bergh *et al.* 1979). In dit artikel wordt het voorkomen van Kwakken langs de IJssel in het broedseizoen besproken aan de hand van gegevens vanaf 1975. In dat jaar werden voor het eerst duidelijk aanwijzingen voor broedgevallen in het IJsseldal verkregen. In dit artikel worden de waarnemingen behandeld die aanleiding geven voor de vaststelling van territoria. Verder worden gegevens gepresenteerd over nestvondsten, het door de Kwakken gebruikte broed- en foerageerhabitat en het gedrag van de vogels tijdens het foerageren, op de nestplek en bij verstoring door mensen. Aangezien de Kwak een belangrijke rol is toebedeeld in de ontwikkeling van rivierecosystemen (Bal *et al.* 1995) wordt tot slot getracht aan de hand van literatuurgegevens een schatting te geven van de draagkracht van het hier bestudeerde gebied als broedgebied voor de Kwak. Tevens wordt bediscussieerd welke potenties natuurontwikkeling voor de populatie Kwakken in het gebied kan hebben.

Gebied en werkwijze

De voor dit artikel gebruikte waarnemingen zijn voor een belangrijk deel afkomstig uit de waarnemingenarchieven van Vogelwerkgroep de IJsselstreek en Staatsbosbeheer (W. G. Gerritse). Verder is gebruik gemaakt van de door Groenink (1984) beschreven waarnemingen welke deels uit dezelfde archieven komen, en deels uit

andere bronnen zoals de archieven van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO, tegenwoordig Alterra) en de KNNV-afdelingen Deventer en Zwolle. Eigen observaties zijn gedaan in 1986, 1987 en in de periode 1996-98. In 1996 is een inventarisatie uitgevoerd in opdracht van Staatsbosbeheer en in dienst van Bureau Natuurbalans. Bij de interpretatie van de waarnemingen werd waar mogelijk gebruik gemaakt van de door SOVON vastgestelde criteria waarbij twee waarnemingen binnen de datumgrenzen (15 mei - 15 juli) vereist zijn voor het vaststellen van een territorium (SOVON broedcode 4 of hoger; van Dijk & Hustings 1996). Om meer zekerheid omtrent de precieze status van de waarnemingen te krijgen, werden in 1986, 1987 en in mindere mate in 1996, informatie verzameld over de broedbiologie, het habitat en het gedrag van de Kwakken in het IJsseldal. Dit gebeurde door doelgericht naar nesten te zoeken en deze te controleren, alsmede foeragerende Kwakken op te sporen en de vogels te volgen van en naar de broedplaatsen. Om het habitatgebruik van voedselzoekende vogels te beschrijven, werden alleen waarnemingen van foeragerende Kwakken gebruikt waarvan de exacte locatie beschreven was. Bovendien werden hierbij alleen de waarnemingen uit het broedseizoen (mei, juni, juli) geanalyseerd, omdat Kwakken buiten het broedseizoen op de meest vreemde plaatsen kunnen opduiken (o.a. meerdere malen bij tuinvijvers in Deventer). Om vliegafstanden te kunnen berekenen, is daarnaast geselecteerd op waarnemingen waarbij het aannemelijk was dat het ging om een broedvogel uit één van beide beschreven broedgebieden. Dit lijkt ons in ieder geval juist voor de overdag foeragerende Kwakken aangezien alleen Kwakken die jongen verzorgen, genoodzaakt zijn overdag voedsel te zoeken (Cramp & Simmons 1977). Van de waarnemingen van voedselzoekende Kwakken in de avondschemering werden alleen die gevallen gebruikt waarbij het vogels betrof die vanaf de broedplek naar de foerageerplek gevolgd werden, of vogels die na voedsel te hebben bemachtigd naar één van de beide broedgebieden vlogen (broedcode 6). De in dit artikel gebruikte gegevens over terreineigenschappen zijn deels aangeleverd door Staatsbosbeheer en deels zelf verzameld. Aan de hand van de resultaten van nestbezoeken kon het legbegin bij benadering berekend worden. Hiervoor werd een broedduur van 22 dagen aangehouden (Cramp & Simmons 1977).

Het onderzochte gebied (c. 2200 ha) ligt in de uiterwaarden van de IJssel tussen Deventer en Windesheim (figuur 1). Deze vormen hier een afwisselend geheel van landbouwgronden, oude rivierlopen, moerasgebieden, voormalige kleiwinningen en zandwinplassen. Het in de uiterwaarden aanwezige bos bestaat voor het grootste deel uit wilgenvloedbos. Deze zachthoutoobossen bevinden zich in voor het publiek gesloten natuureserva-



Figuur 1. Ligging van de in dit artikel genoemde gebieden. Gebieden waar broedende Kwakken werden vastgesteld, zijn weergegeven met een stip. Location of the study area. Dots indicate sites with confirmed breeding.

ten die worden beheerd door Staatsbosbeheer. Drogere bostypen zijn te vinden op rivierduinen zoals Fortmond. Van het onderzochte gebied bestaat c. 60 ha uit zacht-houtooibos. De belangrijkste deelgebieden zijn: de Duursche waarden (35 ha oobos), de Hengforderwaarden (14 ha oobos), Katerstede (6 ha oobos) en de Buitenwaarden (5 ha oobos). In het studiegebied bedraagt de oppervlakte moeras c. 37 ha en er is c. 213 ha open water. Diepe zandwinplassen zijn hierbij buiten beschouwing gelaten.

Resultaten

Territoria, nesten en broedhabitat Vrijwel ieder broedseizoen werden ergens in het beschreven gebied Kwakken waargenomen. In drie jaren werden in totaal vier nesten gevonden (1986, 1987 en 1996). In de overige jaren werden in een aantal gevallen voldoende waarnemingen gedaan om een territorium vast te stellen of waren er nestindicerende waarnemingen. Zo werden in 1975, 1976 en 1979 in het broedseizoen uitgevlogen jongen waargenomen, zonder dat er nesten werden gevonden. Het is aannemelijk dat dit lokaal geboren jongen betreft. De territoria en broedgevallen zijn steeds in dezelfde twee gebieden vastgesteld, waarbij het nooit ging om meer dan twee gevallen

per jaar. In bijlage 1 zijn de waarnemingen per jaar opgesomd. In tabel 1 zijn voor de jaren waarin territoria of broedgevallen werden vastgesteld de waarnemingen samengevat. Ook in 1978, 1981, 1982 en 1994 bestonden er vermoedens over de aanwezigheid van territoriumhoudende vogels (waarnemingen van roepende Kwakken in het broedseizoen), maar er ontbraken voldoende waarnemingen om territoria vast te stellen. In 1997 werden in de Duursche Waarden op twee data ten minste twee Kwakken gehoord die tegen elkaar riepen. Mogelijk was er dat jaar meer dan één paar in dit gebied aanwezig.

In totaal zijn vier nesten van Kwakken gevonden. Deze broedpogingen waren alle succesvol. In 1986 werd in de Hengforderwaarden op 25 mei een nest gevonden met een nog incompleet legsel (twee eieren). Op 11 juni werden in hetzelfde nest drie eieren geteld. Op 30 juni werden drie ongeveer twee weken oude pulli in het nest aangetroffen. Op 26 juli waren deze drie vogels nog aanwezig in de buurt van het nest. Een jaar later, in 1987, werden in de buurt van deze nestplaats twee nauwelijks vliegvlugge jongen aangetroffen. Na enig zoekwerk werd op 28 juli een nest gevonden met daarin een niet uitgekomen ei van een Kwak. In de



De Hengfordervaarden langs de IJssel: optimaal broedhabitat voor de Kwak *Night Heron* *Nycticorax nycticorax*.



Juvenile Kwak aan de oever van een kolkje in de IJsseluiterwaarden, Bolwerksweiden Deventer december 1999 (Rob Versteeg) *Night Heron* *Nycticorax nycticorax*.

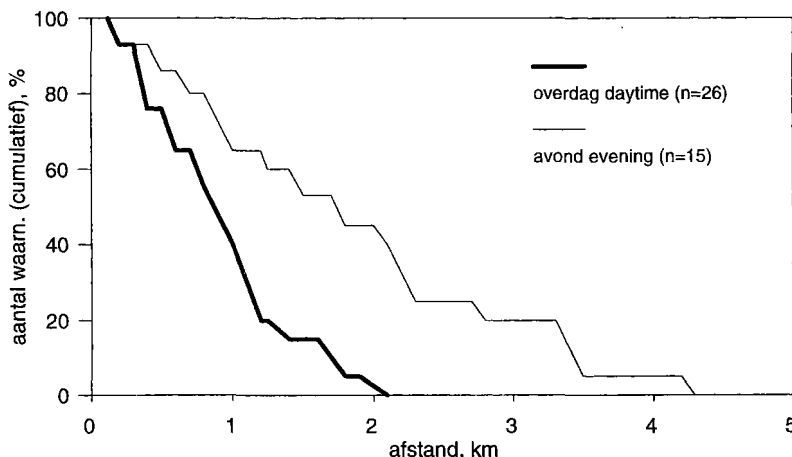
Tabel 1. Vastgestelde territoria per gebied, volgend uit verschillende typen waarnemingen, de bijbehorende broedcodes en aantallen uitgevlogen jongen. Type waarnemingen: A = zichtwaarneming, B = roepende vogel, C = nestindicerende waarneming of nestvondst. Established territories, according to different types of observations, corresponding breeding-codes and number of fledglings. Types of observations: A = sighting, B = calling bird, C = nest-indicating observation or nest found.

Duursche Waarden Jaar Year	Hengforderwaarden Jaar Year	Type waarneming Type of observation	Broedcode Breeding-code	Uitgevlogen jongen No. of fledglings
1975		C	12	1+
1976		C	12	2+
1977		A,B	6	—
1979		A,B	4	—
	1979	C	12	3+
1984		A	6	—
1985		A,B	4	—
	1986	A,B,C	16	3
	1987	A,B,C	16	2
1996		A,B,C	16	2+
	1996	A,C	16	3
1997		A,B	4	—
1998		A,B,C	12	2+

Duursche Waarden werd op 18 juli 1996 een nest gevonden nadat op 4 juli van dat jaar tijdens een nachtelijke inventarisatieronde de geluiden van jonge Kwakken en de oudervogels waren gehoord. Op de nestrand zaten op dat moment twee al vrij grote jongen. In hetzelfde jaar werd op 21 juli een nest in de Hengforderwaarden gevonden met drie jongen, enkele dagen voordat ze het nest zouden verlaten. Aan de hand van de resultaten van de nestcontroles kon het legbegin bij benadering worden berekend. In 1986 werd vrij zeker aan het begin van de derde decade van mei met de eileg begonnen. In 1987 vond dit plaats aan het begin van de tweede decade van mei. In 1996 werd waarschijnlijk bij beide broedgevallen in de tweede decade van mei met de eileg gestart. Het gemiddeld legbegin lag daarmee bij benadering rond half mei (N=4). Vroegtijdig mislukte nesten hebben een enorm lage trefkans en komen in de hier getoonde broedresultaten dus niet naar voren. Daarnaast klimmen jonge Kwakken al voordat ze een maand oud zijn uit het nest waarna ze erg

moeilijk te tellen zijn. Hierdoor is het goed mogelijk dat er jongen over het hoofd gezien zijn. Desalniettemin kunnen we vaststellen dat de Kwakken uit het IJsseldal erin slaagden om per succesvol verlopen broedgeval ten minste gemiddeld 2.5 uitgevlogen jongen te produceren (N=4).

Nesten van Kwakken werden gevonden in twee gebieden die gemeen hebben dat het allebei zacht-houtoobossen zijn (tabel 2). Het broedhabitat in de Duursche Waarden bestaat uit wilgenbos met in de boomlaag dominantie van Schietwilg *Salix alba*. Dit bos is ontstaan in een oud tichelgatencomplex met permanent waterhoudende sloten en daartussen enkele meters brede, beboste wallen. Er is een rijke struiklaag met Vlier *Sambucus nigra*, Eénstijlige Meidoorns *Crataegus monogyna* en Sleedoorns *Prunus spinosa*. Doordat de aanwezige bomen al oud zijn en beginnen af te takelen, is er sprake van een vrij open kroonlaag waardoor veel licht de bodem kan bereiken. In combinatie met de rijke bodem zorgt dit voor een weelderige, manskogel kruidlaag met o.a. Kleefkruid *Galium apar-*



Figuur 2. Afstanden van waarnemingen van foeragerende Kwakken tot de meest waarschijnlijke broedplaatsen, gescheiden naar waarnemingen overdag en 's avonds. Distances between observations of foraging Night Herons and their most probable breeding sites, divided in observations during the day and observations during the evening.

ne, Grote Brandnetel *Urtica dioica* en Riet *Phragmites australis*. Het enige hier gevonden nest bevond zich in een broedkolonie van Blauwe Reigers *Ardea cinerea* aan de rand van een kolonie Aalscholvers *Phalacrocorax carbo*. In de Hengforderwaarden bevonden de gevonden nesten zich in wilgenvloedbos met in de boomlaag o.a. Katwilg *Salix viminalis*, Amandelwilg *Salix triandra* en Schietwilg. Dit bos is aanmerkelijk jonger dan het bos in de Duursche Waarden en bevat naast de wilgensoorten weinig andere boom- of struikvormende soorten. In de kruidlaag zijn Bitterzoet *Solanum dulcamara*, Gele Lis *Iris pseudacorus* en Moeraskruiskruid *Senecio paludosus* te vinden. Het bos heeft zich ook hier ontwikkeld in een oude kleiwinning, maar bevindt zich op tongvormige schiereilanden en eilandjes. De totale oppervlakte bos in dit gebied bedraagt 24 ha. Ook hier bevonden de nesten zich in een kolonie Blauwe Reigers, grenzend aan een aalscholverkolonie.

In tegenstelling tot in grote kolonies broedende Kwakken in bijvoorbeeld de landen rond de Middellandse zee, bleken de solitair broedende vogels uit het IJsseldal heel erg stil. Alleen wanneer er jongen waren, alarmeerden de oudervogels bij het betreden van het nestbos. Er werd spaarzaam geroepen (de roep waaraan het dier zijn naam dankt) wanneer de Kwakken in de avond de broedplaats verlieten om te gaan foerageren en wanneer ze terugkeerden op het nest.

Kwakken die overdag bij het nest of op een dagrustplaats benaderd werden, vertoonden een typische reactie op verstoring. De rustende Kwakken vertrouwden in de meeste gevallen op hun onzichtbaarheid in het dichte gebladerte. Bij benadering reageerden ze dan ook door bewegingloos te blijven zitten. Pas wanneer de afstand tussen de waarnemer en de vogels kleiner dan 20 meter werd, maakten ze zich -letterlijk- uit de voeten door stiltejes van tak naar tak klimmend uit het zicht te verdwijnen. Bij de twee gelegenheden waarbij een nest met eieren werd gecontroleerd, vloog de broedende vogel pas van het nest op het moment dat er met klimmen werd begonnen.

Foeragerende vogels De meeste waarnemingen die gebruikt werden om het foerageerhabitat te beschrijven (tabel 3) zijn afkomstig uit 1986 en 1987, toen gericht gezocht werd naar foeragerende Kwakken. Aanvullend werden waarnemingen uit 1977, 1984 en 1996 gebruikt. In totaal werden er in de beschreven onderzoeksjaren 41 waarnemingen van voedselzoekende adulte of tweedejaars Kwakken gedaan. Wanneer de in het gebied voorkomende oevers worden opgedeeld naar de mate van beslotenheid blijkt 32% van de oeverlengte in de categorie "met dekking" en 68% in de categorie "zonder dekking" te vallen. Onder dekking wordt verstaan een afscherming door tenminste 1.5m hoge vegetatie. Bij vergelijking van de ver-

deling van foeragerende Kwakken over de verschillende habitattypen (zie tabel 3, overdag en 's avonds samen) met een evenredige verdeling over de beschikbare oeverlengtes "met dekking" en "zonder dekking" blijkt dat de Kwakken een significante voorkeur hadden voor de besloten situaties ($\chi^2_1=24.15$, $P<0.01$, met continuïteitscorrectie). Deze voorkeur voor situaties met dekking is minder prominent bij de waarnemingen die 's avonds werden gedaan (zie tabel 3). Verder bleek de mediane afstand tussen de foerageerplekken en de meest waarschijnlijke broedplaats in de schemering 1.7 km en overdag 0.9 km te zijn; een significant verschil ($P<0.01$, Mann-Whitney U-test, figuur 2). In de praktijk kwam het er op neer dat overdag foeragerende Kwakken de natuurgebieden waarin ze broedden niet of nauwelijks verlieten. Ze zochten dan voornamelijk naar voedsel in de oeverzone van door bos omzoomde wateren. In de schemering aangetroffen Kwakken waren duidelijk mobieler en zochten ook buiten deze gebieden naar voedsel. Foerageren gebeurde vrijwel uitsluitend in de buitendijkse gebieden ofwel in wateren die juist aan de andere kant van de dijk lagen.

Het vinden van voedselzoekende Kwakken is niet gemakkelijk. In een verstarde houding op de onderste takken van een boven het water hangende wilg worden ze gemakkelijk over het hoofd gezien. Daarnaast bleek het in de meeste gevallen niet mogelijk te zijn de Kwakken te benaderen zonder ze te verstoren. Aan de andere kant verlieten Kwakken in de schemering vaak nogal rumoerig de broedplaats waarbij ze goed te volgen waren naar de foerageerplek. Dit gedrag kon het gehele seizoen vanaf eind april worden waargenomen, terwijl overdag voedselzoekende Kwakken vrijwel alleen in juni en juli werden aangetroffen (figuur 3).

De meest waargenomen reactie op verstoring door mensen van voedselzoekende Kwakken was het stiekem wegschuipen van de Kwak tot hij in de vegetatie was verdwenen. Dit gebeurde vooral in het geval wanneer de verstoringbron door de Kwak op een afstand groter dan 300 meter kon worden opgemerkt. In het geval van een meer directe verstoring (bijvoorbeeld wandelaars die plots vanachter een dijkje opdoken, of een langsrazende motorboot op de rivier) was ook de reactie van de Kwakken heftiger. In dit geval vlogen ze over het water weg om na enkele tientallen meters in het bos te verdwijnen. Slechts wanneer de verstoringbron meer dan 500 meter verwijderd was werd die getolereerd, zij het dat ze ook dan de verstoorder nauwlettend in het oog hielden.

Discussie

De Kwak als broedvogel in de IJsseluitwaarden
De status van de Kwak als broedvogel in de IJssel-

Tabel 2. Keuze van de nestplaats en nestboomsoort. *Choice of nest-site and nest-tree species.*

Jaar <i>Year</i>	Gebied <i>Area</i>	Boomsoort <i>Tree species</i>	Hoogte <i>Height</i>	Locatie <i>Site</i>	Opp. nestbos <i>Woodlot area</i>
1986	Hengforderwaarden	<i>Salix viminalis</i>	5 m	water	6 ha
1987	Hengforderwaarden	<i>Salix alba</i>	9 m	land	6 ha
1996	Duursche Waarden	<i>Salix alba</i>	14 m	land	28 ha
1996	Hengforderwaarden	<i>Salix viminalis</i>	2 m	water	1 ha

uiterwaarden is niet altijd even duidelijk geweest. Er is een lange reeks waarnemingen die er voor pleit dat de Kwak in de periode 1975-87 ten minste een regelmatige, misschien jaarlijkse, broedvogel met één of enkele broedparen is geweest. In de periode 1988-97 is de situatie moeilijker te interpreteren. In vijf jaren vonden gebiedsdekkende inventarisaties plaats en alleen in 1996 en 1997, mogelijk in 1994, werd de Kwak als broedvogel vastgesteld. Het materiaal is echter waarschijnlijk onvolledig. Hoewel inventarisaties hebben plaatsgevonden, zijn vooral de favoriete broedplaatsen dusdanig ontoegankelijk dat broedgevallen gemakkelijk gemist kunnen worden. Kwakken leiden in de broedtijd een heimelijk bestaan en bouwen nesten op haast onvindbare plaatsen in moeilijk toegankelijke moerasbossen. De inventarisatieproblemen worden nog versterkt doordat het hier gaat om solitair broedende Kwakken die weinig vocaal actief zijn door het ontbreken van directe concurrentie door soortgenoten op de nestplaatsen (Leibl & Vidal 1991). Het lijkt dan ook niet onmogelijk dat er wel degelijk Kwakken hebben gebroed in de tussenliggende jaren, maar dat deze tijdens de inventarisaties niet zijn opgemerkt. Illustratief in dit verband is het feit dat in 1996 na vijf inventarisatierondes zonder waarnemingen van Kwakken in de Hengforderwaarden, hier uiteindelijk tijdens de zesde ronde een nest met jongen werd gevonden. Een ander opmerkelijk feit is dat nesten van Kwakken alleen werden gevonden in jaren waarin de populatie Blauwe Reigers was gedecimeerd als gevolg van een voorafgaande strenge winter. Mogelijk is het zo dat in de tussenliggende goede jaren voor Blauwe Reigers de Kwakken onvindbaar tussen de vele tientallen reiger nesten broedden. Het feit dat Kwakken alleen

overdag foerageerden wanneer ze jongen te voeden hadden, doet vermoeden dat waarnemingen van overdag foeragerende Kwakken een sterke indicatie voor een broedgeval vormen. Het lijkt er sterk op dat solitair broedende Kwakken bij een conventionele broedvogelinventarisatie gemakkelijk aan de aandacht ontsnappen. Zonder intensief onderzoek in de schemering is er in feite weinig te zeggen over de precieze status van deze soort.

In alle vier gevallen waarin een nest werd gevonden werd rond half mei met de eileg begonnen. Dit is voor Europese Kwakken uitgesproken laat in het seizoen, maar niet vreemd als bedacht wordt dat de Nederlandse Kwakken samen met de Kwakken uit Duitsland de noordgrens van het broedareaal bezetten. Ook in het Duitse Donaual beginnen de vogels met name in mei, en zelfs tot in juni met broeden (Leibl & Vidal 1991). De gevonden legsel- en broedselgroottes zijn, voor zover bekend, normaal voor Europese Kwakken (Cramp & Simmons 1977).

Habitatgebruik Het vastgestelde broedhabitat van Kwakken in het IJsseldal kan karakteristiek voor de Kwak in West-Europa worden genoemd (Voisin 1991). Voorkoming van verstoring lijkt belangrijk voor de Kwakken. Er wordt graag gebroed in voor mensen (en andere predatoren) moeilijk doordringbare bossen met een dichte struiklaag of manshoge ruigtekruiden, of in bossen die in het water staan. Alieri & Fasola (1992) toonden aan dat solitaire paren zich al kunnen vestigen in bosjes van 2 ha, mits de voedselsituatie dat toestaat. Ook is bekend dat kolonies van andere reigers aantrekkelijk zijn voor vestiging van Kwakken (Hafner 1980). In dit verband past ook het broeden tussen Blauwe Reigers in het IJsseldal.

Tabel 3. Het aantal waarnemingen van foeragerende Kwakken per type foerageergedrag en type foerageerplek. *Numbers of observations of foraging Night Herons according to type of foraging behaviour and type of foraging site.*

Type waarneming <i>Type of observation</i>	Aantal <i>Number</i>	
	Overdag <i>Daytime</i>	Avond <i>Evening</i>
Wadend in ondiep water zonder dekking <i>Wading in shallow water without cover</i>	0	2
Wadend in ondiep water met dekking <i>Wading in shallow water with cover</i>	4	3
Bij poel in oobos <i>At pond in riverine forest</i>	3	0
Vanaf tak zonder dekking <i>From branch without cover</i>	5	6
Vanaf tak met dekking <i>From branch with cover</i>	14	4

Kwakken verzamelen het meeste voedsel binnen vijf kilometer van de broedplaats, maar kunnen soms grotere afstanden afleggen (Alieri & Fasola 1992, van den Bergh *et al.* 1979). De maximale afstand tussen voedselgebieden en broedgebieden was in deze studie minder dan vijf kilometer, de gevolgde onderzoeksmethode sluit echter zeker niet uit dat Kwakken ook grotere afstanden aflegden om aan voedsel te komen. De gebleken binding met beschutting door oevervegetatie tijdens het foerageren kan wellicht worden verklaard door de sterke verstoringseuveligheid van Kwakken (van den Bergh 1983). Dit vermoeden wordt versterkt door het feit dat in de schemering deze binding minder sterk was en Kwakken dus ook in open, onbeschutte situaties foerageerden. Kwakken foerageren bij voorkeur in water niet dieper dan 20 centimeter zodat prooidieren wadend of staand bemachtigd kunnen worden. Bij afwezigheid van ondiep water foerageren Kwakken ook in dieper water maar doen dit dan vanaf over het water hangende takken of oevervegetatie (Duel & Specken 1995). Aangezien er bij normale waterstand weinig water in de uiterwaarden ondieper is dan 20 centimeter, is het niet verwonderlijk dat vooral het foerageren vanaf overhangende takken populair is bij de Kwakken langs de IJssel.

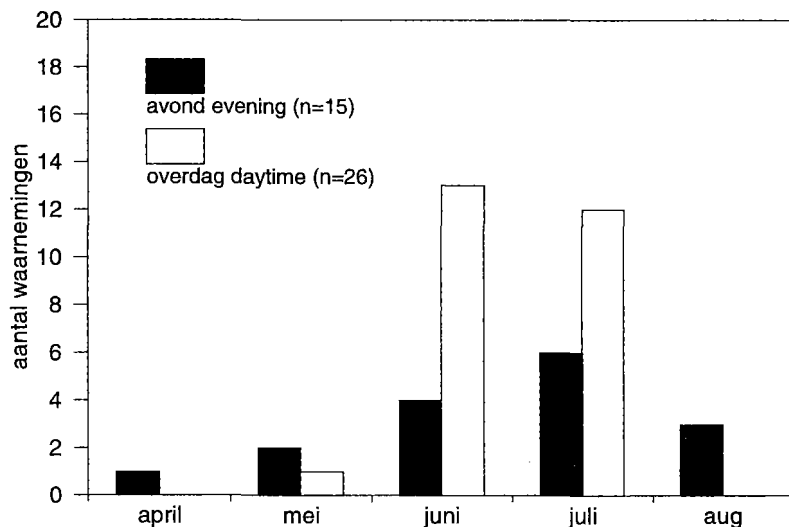
Kansen voor Kwakken De Kwakken blijken specifieke eisen aan hun omgeving te stellen. Gezien het feit dat overdag foeragerende Kwakken de natuurgebieden waarin ze broeden niet verlaten en de in de schemering foeragerende Kwakken dit wel blijken te doen, lijkt het aannemelijk dat de aanwezigheid van menselijke storingbronnen een groot deel van het landschap rondom de broedplaats ongeschikt maakt om overdag voedsel te zoeken. In dit verband is de sterke binding met foerageerplekken met veel dekking eveneens illustratief. Saris & Sierdsema (1987) noemen een verstoringafstand van minimaal 400 meter voor voedselzoekende Kwakken. Deze komt goed overeen met onze bevindingen. De verstoringseuveligheid beperkt in de huidige situatie de draagkracht van de IJsseluiterwaarden als foerageergebied voor Kwakken. Dit is opmerkelijk daar Kwakken in Zuid-Europa bijvoorbeeld minder verstoringseuvelig lijken te zijn; zij foerageren vaak in de nabijheid van menselijke activiteit.

De aanwezigheid van voldoende geschikt foerageerhabitat blijkt in veel gevallen een beperkende factor voor het voorkomen van Kwakken als broedvogel (Hafner & Fasola 1992). De aanwezigheid van ondiep water en moerasgebieden zijn in een riviersysteem direct afhankelijk van het heersende waterpeil. Bij hoge waterstanden in het voorjaar (zoals o.a. in 1994) zal het voedselaanbod voor Kwakken aanmerkelijk minder zijn dan in de normale situatie. Daarmee zal ook de draagkracht van een uiterwaardengebied jaarlijks varië-

ren. Een ander aspect van de draagkracht is de aanwezigheid van scholen jonge vis. In de Duursche Waarden is bijvoorbeeld gebleken dat na herinrichting in 1989, waarbij de geulen in het gebied direct op de rivier werden aangesloten, de hoeveelheid jonge vis sterk toenam (B. Crombachs en G. Hoogerwerf). De toename in aantallen broedparen en broedsucces van de Fuut *Podiceps cristatus* in dit gebied wordt als hypothetisch gevolg hiervan aangevoerd (Cals 1994). Natuurontwikkeling in de uiterwaarden, waarbij het weer onder directe invloed van de rivier brengen van geulen als één van de basisprincipes geldt, is daarmee mogelijk uit het oogpunt van foerageerhabitat en voedsel een positieve ontwikkeling voor de Kwak.

Er zijn in de literatuur twee habitatmodellen beschreven die op grond van biotische en abiotische kenmerken van een gebied de draagkracht als broedgebied voor de Kwak kunnen schatten. Normaliter worden deze modellen gebruikt om (natuur)ontwikkelingsscenario's door te rekenen en te vergelijken. Duel *et al.* (1996) ontwikkelden een model dat op grond van abiotische gebiedseigenschappen de draagkracht van de hier onderzochte IJsseluiterwaarden in de huidige situatie op zes broedparen inschat. Reijnen *et al.* (1995) ontwikkelden een model met de oppervlaktes broeden foerageerhabitat als variabelen. Dit model berekent een draagkracht van 1-2 paar voor de Hengforderwaarden en 1-3 paar voor de Duursche Waarden. In dit model is de oppervlakte foerageerhabitat de beperkende factor, nesthabitat lijkt voldoende voorhanden. De huidige inrichting van de IJsseluiterwaarden lijkt de Kwakken dus weinig mogelijkheden voor uitbreiding van de kleine populatie te bieden. Weliswaar schat het eerstgenoemde model de potenties een fractie hoger in, maar feit is dat in de huidige situatie maar een klein deel van de rivieruiterwaarden de verstoringseuvelige Kwakken mogelijkheden biedt. In het hedendaags natuurbeleid wordt in de uiterwaarden grootschalige natuurontwikkeling voorgestaan, waarbij in combinatie met een grotere rivierinvloed, grote oppervlaktes moeras, ondiep water en oobos op het verlanglijstje staan. Als deze ontwikkelingen vaste voet krijgen lijkt de draagkracht van het rivierengebied voor Kwakken te kunnen toenemen. Daarmee is overigens nog niet gezegd dat de populatie ook daadwerkelijk zal toenemen; in hoeverre bijvoorbeeld waterkwaliteit of het klimaat nog een beperking vormen, is immers niet bekend. Willen we de Kwak of andere verstoringseuvelige soorten zoals de Zwarte Ooievaar *Ciconia nigra* de ruimte geven in ons rivierengebied, dan geldt bovendien dat de nodige rust gewaarborgd moet worden.

Dankwoord Dit artikel kon niet worden geschreven zonder de waarnemingen en de hulp van velen. Zonder de pretentie volledig te zijn, willen we hier enkele men-



Figuur 3. Verdeling van de waarnemingen van voedselzoekende Kwakken over het jaar, gescheiden naar waarnemingen overdag en 's avonds. *Distribution of observations during the year, divided in observations during the day and observations during the evening.*

sen bedanken: Arnold Bakker, Joris Driessen, Ruud Foppen, Wil Gerritse, Gerrit Gerritsen, Harrie Groenink, Ronald Groenink, Henk Hietberg, Ronnie Hullegie, Fred Hustings, Hugh Jansman, Tim Limaheluw, Patrick Martens, Alex Schotman, Peter Verbeek, Peter Voskamp, René Wijnbergen, Albert Winkelman en Mark Zekhuis. Verder dank aan Kees Koffijberg en Anne-Marie Blomert voor het bruikbare commentaar op een eerdere versie van dit artikel.

Summary

A small breeding population of Night Heron was studied in the forelands of the river IJssel (part of the Rhine Valley). The study area (2200 ha, Fig. 1) comprises a varied riverine landscape of farmland as well as nature reserves. Here, riverine forests (60 ha) and marshes (37 ha) dominate. The occurrence of Night Herons in the breeding season has been reported from 1975 onwards (Tab. 1). Territories and nests were found in only two areas, whereas more than two territories were never recorded in one single year. Nests were found in 1986, 1987 and 1996. All nest-sites (Tab. 2) were located in riverine woodlands (mainly *Salix*) with rich undergrowth and situated in colonies of Grey Herons and Cormorants. Breeding started on average around the 15th of May ($N=4$). The number of fledglings per successful nest averaged 2.5 ($N=4$). Night Herons in this area proved to be very silent during the breeding season, probably as a result of their occurrence in solitary pairs. When foraging, the birds appeared to be extremely shy and very sensitive to disturbance by humans, with disturbance distances of up to 500 meters. As a result, the birds were feeding significantly more at sites with cover during daytime (Tab. 3), and only went foraging at distant sites up to 4 km at dusk. Median length of foraging flights measured 0.9 km during day and 1.7 km in the evening (Fig. 2). Foraging at daytime only occurred during the period when there were nestlings to be fed (Fig. 3). Night Herons probably are regular breeders in the area. Breeding attempts however are easily missed by observers, due to the secretive and nocturnal habits of the species. The carrying capacity of the area is in the present situation pro-

bably not much higher than the maximum of two pairs found. It is discussed that modern ecological restoration in the river area, in which extraction of minerals is combined with the creation of new wetlands, will generate good quality habitat for Night Herons. This expected growth in carrying capacity will probably only be beneficial for Night Herons when other preconditions such as good water quality and minimal human disturbance are also met.

Literatuur

- ALIERI A. & FASOLA M. 1992. Breeding site requirements for herons. In M. FINLAYSON, T. HOLLIS & T. DAVIES (eds.), *Managing mediterranean wetlands and their birds. Proceedings of an IWRB international symposium, Grado Italy 1991*, p. 206-209, IWRB special publications 20, Slimbridge.
- BAL D., BEJE H. M., HOOGEVEEN Y. R., JANSEN S. R. J., & VAN DER REEST P. J. 1995. Handboek Natuurdoeltypen in Nederland. Rapport IKC Natuurbeheer nr. II, IKC Natuurbeheer, Wageningen.
- VAN DEN BERGH L. M. J. 1983. Kwak. In RIJKSINSTITUUT VOOR NATUURBEHEER, *Natuurbeheer in Nederland*. Dieren. Pudoc, Wageningen.
- VAN DEN BERGH L. M. J., GERRITSE W. G., HEKKING W. H. A., KEIJ P. G. M. J. & KUYK F. 1979. *Vogels van de grote rivieren*. Het Spectrum, Utrecht.
- CALS M. J. R. (red.) 1994. Evaluatie van de Duursche Waarden 1989 t/m 1993. EHR rapport 60-1994. RIZA, Lelystad.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L. (eds.) 1977. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. I. Oxford University Press, Oxford.
- DUEL H. & SPECKEN B. 1995. Habitatmodel Kwak: een model voor het analyseren van de kwaliteit van water- en moerasgebieden als broedhabitat voor de Kwak (*Nycticorax nycticorax*). Werkdocument P95-021. TNO-BSA, Werkgroep Planning, Delft.
- DUEL H., PEDROLI G. B. M. & ARTS G. 1996. Watersysteemverkenningen, een stroom natuur, natuurstreefbeeld voor Rijn en Maas. Achtergrond-document B: Ontwikkelingsmogelijkheden voor

Kwak (Arnoud B. van den Berg) *Night Heron* *Nycticorax nycticorax*.



- doelsoorten. Werkdocument 95.173x. RIZA, Lelystad.
- VAN DIJK A. J. & HUSTINGS F. 1996. Broedvogelinventarisatie Kolonievogels en Zeldzame Soorten (handleiding Landelijk Soortonderzoek Broedvogels). SOVON, Beek-Ubbergen.
- ERHART F. C. & KURSTJENS G. in prep. Aantalsontwikkeling van de Kwak *Nycticorax nycticorax* als broedvogel in Nederland in de 20e eeuw. Limosa.
- GERRITSEN G. J., DE KOGEL T. J., DIJKSTRA A. J. & BREMER P. 1987. Flora en fauna van de IJsseluiterwaarden. Rapport PPD Overijssel, Zwolle.
- GROENINK R. 1984. Het voorkomen van de Kwak in de IJsselstreek. De IJsvogel 3 (11): 62-68.
- HAFNER H. 1980. Ecological studies of four nesting herons *Egretta garzetta*, *Ardeola ralloides*, *Ardea purpurea* and *Nycticorax nycticorax* in the Camargue. Bonn. Zool. Beitr. 31: 249-287.
- HAFNER H. & FASOLA M. 1992. The relationship between feeding habitat and colonially nesting Ardeidae. In M. FINLAYSON, T. HOLLIS & T. DAVIES (eds.), Managing mediterranean wetlands and their birds. Proceedings of an IWRB international symposium, Grado Italy 1991, p. 194-201. IWRB special publications 20. Slimbridge.
- LEIBL F. & VIDAL A. 1991. Zur Situation dez Nachtreihers *Nycticorax nycticorax*. Orn. Anz. 30: 21-26.
- REIJNEN R., HARMS W. B., FOPPEN R. P. B., DE VISSER R. & WOLFERT H. P. 1995. Rhine-Econet. Ecological networks in river rehabilitation scenario's: a case study for the lower Rhine. No 58-1995.
- SARIS F. J. A. & SIERDSEMA H. 1987. Avifauna van de Biesbosch. Een beschrijving van veranderingen en de dynamiek van een unieke vogelgemeenschap. Staatsbosbeheer, Tilburg.
- VERA F. 1988. De Oostvaardersplassen. Van spontane natuuruitbarsting tot gerichte natuurontwikkeling. IVN, Vereniging tot bevordering van het Milieubeseit & Grasduinen, Amsterdam-Haarlem.
- VOISIN C. 1991. The herons of Europe. T. & A. D. Poyser, Londen.
- Paul Voskamp, p/a Oude Binnenweg 28, 7391 JE Twello
Dirk Zoetebier, Statenlaan 21, 6828 WB Arnhem

Aanvaard voor opname 23 februari 2000

Bijlage 1. Waarnemingen aan de hand waarvan territoria zijn vastgesteld. Broedcodes naar van Dijk & Hustings (1996).

1975

Tijdens het zoeken naar botulismeslachtoffers in juli werd in de Duursche Waarden een pas uitgevlogen jonge Kwak gevonden (broedcode 12).

1976

In dit jaar werd tijdens het zoeken naar botulisme slachtoffers op 30 juli in de Duursche Waarden een dood pas uitgevlogen jong gevonden (vleugel niet geheel uitgegroeid, 252 mm), en op 3 augustus een tweede (broedcode 12).

1977

Roepende Kwakken op 21 mei, 18 juni en 21 juni en een waarneming van een adulte Kwak in de Buitenwaard (3 kilometer). Verder een waarneming van een in de Roetwaard foeragerende en vervolgens naar de Duursche Waarden vliegende Kwak op 18 juli (broedcode 6). Tijdens botulismeonderzoek door het toenmalige RIN werden ook een adulte en een juveniele Kwak waargenomen in de Hengforderwaarden, maar deze waarneming is onvoldoende om tot een tweede territorium te kunnen besluiten (broedcode 1, geen territorium).

1979

Op 12 juni en op een onbekende datum in juli werd een roepende Kwak gehoord in de Duursche Waarden. Op 3 juli werd een dagrustende Kwak in een wilg gezien. Dit jaar hier geen aanwijzingen voor daadwerkelijk broeden (broedcode 4). De waarneming van drie jonge Kwakken in de Hengforderwaarden (8 kilometer zuidelijker) op 15 augustus wijst op een tweede territorium (broedcode 12). Weliswaar is een snelle dispersie na het uitvliegen bekend (Cramp & Simmons 1977), maar "familiedispersie" is nooit beschreven.

1984

Gedurende dit broedseizoen werden diverse zichtwaarnemingen gedaan van foeragerende Kwakken in de Duursche Waarden en enkele gebiedjes binnen 2 kilometer rondom dit gebied. Op 11 juli werd waargenomen dat een Kwak prooi bemachtigde aan de Lange Kolk en vervolgens naar de Duursche Waarden vloog (1 kilometer), op grond waarvan tot een territorium is besloten (broedcode 6).

1985

In dit jaar werd het gehele gebied geïnventariseerd door medewerkers van de Provinciale Planologische Dienst van Overijssel. In de Duursche Waarden werden zicht-

waarnemingen van adulte Kwakken gedaan en werd tijdens een nachtronde een roepende Kwak gehoord. Al met al voldoende om een territorium aan te nemen (broedcode 4). Gerritsen *et al.* (1987) volstaan met de aanduiding 0-1 paar.

1986

In dit jaar werden de Hengforderwaarden uitgebreid onderzocht op de aanwezigheid van Kwakken. Dit resulteerde in de vondst van een nest in de eifase op 28 mei. Het broedgeval was succesvol (broedcode 16). Het bijbehorende broedpaar was adult.

1987

Op 12 juli werd op c. 20 meter van de nestplaats van 1986 een nest gevonden met in de takken rondom het nest bijna vliegvlugge jonge Kwakken. Eén van de oudervogels was een tweede kalenderjaarvogel (broedcode 16). Aan de nestvondst gingen veelvuldige observaties van de ouderdieren vooraf.

1996

Een uitgebreide zoekactie leverde zowel in de Duursche Waarden als in de Hengforderwaarden een territorium op. In de Duursche Waarden werd op 4 juli een voedselvlucht waargenomen waarbij de jongen op afstand op of bij het nest werden gehoord. Het nest werd gevonden op 18 juli, nadat de jongen het nest hadden verlaten. Deze bevonden zich nog in de omgeving van het nest maar waren nog niet vliegvaardig (broedcode 16). In de Hengforderwaarden werden tijdens reguliere inventarisatierondes in april, mei en juni geen Kwakken waargenomen, tot op 21 juli min of meer toevallig een nest met bijna vliegvlugge jongen werd gevonden (broedcode 16).

1997

In de Duursche Waarden werd een territorium vastgesteld aan de hand van een waarneming van een adult paar op 18 mei, de waarneming van een roepende vogel in mei en juni en twee roepende vogels op 19 juli (broedcode 4). Op 22 juli waren er mogelijk zelfs drie roepende vogels, zodat er mogelijk meerdere paren aanwezig waren. In de Hengforderwaarden werd op 6 mei een opvliegende adulte Kwak waargenomen, daarna werden echter geen Kwakken meer gehoord of gezien (broedcode 1, geen territorium).

1998

In de Duursche Waarden werden op meerdere data in april en mei roepende Kwakken gehoord, op 20 juli werden tenminste twee vliegvlugge jongen waargenomen (broedcode 12). In de Hengforderwaarden werd eind mei een éénmalige waarneming gedaan van een foeragerende adulte Kwak (broedcode 1, geen territorium).

Reproductief succes en immigratie bij het Paapje *Saxicola rubetra* in Geelbroek (Drenthe): sleutels tot voor- en achteruitgang?

Reproductive succes and immigration of Whinchat *Saxicola rubetra* in Geelbroek (Drenthe): keys to increase and decrease?

E. B. OOSTERVELD

Het Paapje is de laatste decennia als broedvogel in Nederland dramatisch achteruitgegaan (Osieck & Hustings 1994). In de periode 1960-91 nam de stand met waarschijnlijk meer dan 75% af. Om die reden staat de soort op de Rode Lijst. De grootste afname deed zich voor in het agrarisch cultuurland (meer dan 90%). In natuurgebieden (heideterreinen en duinen) is de trend minder eenduidig. In de natte heide- en veengebieden van Noord-Brabant en Limburg is het Paapje vrijwel verdwenen. Tussen 1975 en 1985 nam de stand in Drenthe, een bolwerk van de soort, af met 60%, maar wisten Paapjes zich te handhaven in heide- en hoogveen-gebieden (Grotenhuis & van Os 1986). In de tweede helft van de jaren tachtig vertoonde de stand in Nederland een fikse opleving. De indexen van het Broedvogel Monitoring Project (BMP) voor de duinen, de heide en voor cultuurland demonstrenen in de periode 1985-89 een forse toename, gevolgd door - opnieuw - een afname van 1990 tot 1994 (vgl. figuur 1).

Over de oorzaken van de achteruitgang verschillen de inzichten. Een belangrijke reden is ongetwijfeld het verlies aan goed broedbiotoop door ontwatering, intensivering en schaalvergroting in de landbouw (Grotenhuis & van Os 1986, Osieck & Hustings 1994, van den Brink *et al.* 1996). Maar daar is niet alles mee gezegd. Wammes *et al.* (1983) tonen een verband aan tussen droogte in het overwinteringsgebied van Nederlandse Paapjes, de Sahel, en de afname van het broedbestand in de jaren zestig en zeventig. Ze redeneren dat droogte in de Sahel leidt tot een grotere wintersterfte en daardoor tot minder (en minder fit) terugkerende broedvogels. Ook de populatieontwikkeling in de periode 1984-90 kunnen we goed verklaren met de weersomstandigheden in de Sahel. Net als bij een andere Afrika-ganger, de Grasmus *Sylvia communis*, valt de toename van het Paapje in die periode samen met een toename in de regenval in de Sahel (vgl. van Dijk *et al.* 1997a). De neerslagarme Sahelwinter van 1990/91 werkt vervolgens door in een afname van de stand. In de jaren 1992-94 valt er in de Sahel weer redelijk wat regen en de Nederlandse grasmuspopulatie herstelt zich. De paapjesstand vertoont

dit herstel echter niet en blijft in die jaren dalen. Naar schatting broedden er in 1995 nog slechts 500-800 paren in ons land (van Dijk *et al.* 1997b); dit is 70% van het aantal in 1989-91.

De oorzaak van de voortgaande daling is niet duidelijk. Het is niet louter winteroverleving, die de populatieontwikkeling bepaalt. Grotenhuis & van Os (1986) nuanceren al de invloed daarvan door te wijzen op de snelheid waarmee Paapjes in sommige gebieden in natte jaren weer toenemen. Misschien is er iets mis in het resterende broedhabitat (bijvoorbeeld door verdroging, ook in natuurgebieden) en brengen de Paapjes onvoldoende jongen groot. Of misschien moeten we de sleutel hier helemaal niet zoeken, maar wordt de stand in Nederland vooral bepaald door immigratie uit de kerngebieden van de soort. Nederland ligt aan de noordwestelijke rand van het broedareal en het is bekend dat populaties in de periferie relatief sterk onder invloed staan van influx uit kerngebieden. In dit artikel wordt het verband onderzocht tussen de populatiesamenstelling, het reproductief succes en de toe- en afname van een populatie Paapjes in Drenthe, en wordt ingegaan op immigratie als mogelijke sleutelfactor.

Studiegebied

Drenthe is het belangrijkste bolwerk van het Paapje in Nederland. Het herbergt de helft van de Nederlandse populatie (Osieck & Hustings 1994). Binnen Drenthe behoort Geelbroek (bij Assen) tot één van de betere gebieden van de soort (van den Brink *et al.* 1996). Het gebied is c. 300 ha groot en is grotendeels graslandreservaat in beheer bij Staatsbosbeheer. Door het gebied stroomt de bovenloop van de meest westelijke tak van de Drentsche Aa. De deelgebieden waar de Paapjes zich ophouden worden gekenmerkt door natte, al jarenlang extensief beheerde hooilanden met ruige perceelscheidingen en lokaal verspreide bomen, struwelen en rietkragen. De meeste percelen met Paapjes worden na 1 juli gemaaid; enkele worden gedurende het voorjaar in lage dichtheden beweide. Gedurende de onderzoeksperiode fluctueerde de stand tussen de drie en vijftien territoria.

Materiaal en methode

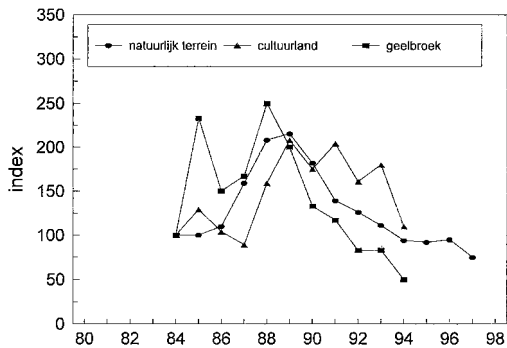
In de periode 1984-94 heb ik de volgende populatiebiologische gegevens verzameld: het aantal territoria, het aantal broedparen, het aantal solitaire territoriale mannetjes (vanaf 1986), het aantal paren met vliegvlugge jongen (vanaf 1986) en het aantal jongen per paar (vanaf 1986). De gegevens werden verzameld tijdens inventarisaties in het kader van het Broedvogel Monitoring Project (BMP) van SOVON. Jaarlijks bracht ik in de periode eind maart tot eind juli 10-12 bezoeken aan het gebied. De territoria werden bepaald volgens de criteria van het BMP (van Dijk 1996). De populatiebiologische gegevens waren vrij eenvoudig te vergaren doordat het Paapje zich duidelijk manifesteert. De vogel maakt veel gebruik van hooggelegen uitkijk- en zangposten, zoals boomtoppen, struiken, afasteringen en hoogopgaande ruigtekruiden. Ook juveniele vogels, die net vliegvlug zijn, zitten bij voorkeur op afasteringen of bovenin ruigtekruiden. Daar wachten ze dicht bij elkaar tot ze door de ouders worden gevoerd. Bovendien alarmeren de ouders sterk bij benadering van het nest en de jongen (zie ook Cramp 1988, Bastian & Bastian 1996). Op grond van deze gedragskenmerken heb ik de volgende aannames gedaan:

- Wanneer tijdens de inventarisatierondes op een bepaalde plaats alleen een mannetje met territoriaal gedrag (meestal zang) werd waargenomen en op geen enkel moment een andere vogel, dan heb ik aangenomen dat het om een solitaire territoriumhouder ging. Om als territorium in aanmerking te komen moest het mannetje minstens één keer tussen de datumgrenzen zijn waargenomen (van Dijk 1996);
- Het hoogste aantal op één moment waargenomen jongen is aangehouden als het aantal jongen dat per paar vliegvlug is geworden. Jonge Paapjes verlaten 5-14 dagen na het uitkomen het nest (Koning 1968, Bastian & Bastian 1996). Ze kunnen dan nog niet vliegen en verbergen zich tot de 17-18^e dag in de vegetatie. Daarna zijn ze vliegvlug en nestelen zich bovenin struiken, hoogopgaande kruiden of op afasteringen. In de periode tussen het verlaten van het nest en het vliegvlug worden treedt overigens veel sterfte op (Gray 1974, Bastian & Bastian 1996).

De invloed van populatiebiologische parameters op de populatieontwikkeling is onderzocht door de verhouding tussen solitaire mannetjes en broedparen, het reproductief succes en het aantal jongen in verband te brengen met een toe- en afname van de populatie. Het verband is geanalyseerd met lineaire regressie en op significantie getoetst met de F-toets. De correlatiecoëfficiënt R^2 is een maat voor de sterkte van de correlatie.

Resultaten

Populatieontwikkeling Van 1984 tot 1988 nam de populatie van Geelbroek toe van 6 tot 15 territoria. Vanaf 1989 zette een afname in die een voorlopig dieptepunt bereikte in 1994 met drie territoria. Het verloop van de broedpopulatie in Geelbroek loopt globaal in de pas met die voor de Nederlandse heideterreinen, de duinen en het cultuurland (figuur 1). Er zijn in Geelbroek alleen al eerder tekenen van groei van de populatie (in 1985) en ook de afname begint er één tot twee jaar eerder.



Figuur 1. Populatieverloop van Paapjes in Geelbroek (eigen waarnemingen) en in natuurlijk terrein (heide, duinen) en cultuurland in Nederland (Index Broedvogel Monitoring Project, SOVON). Population index of Whinchat at Geelbroek in comparison with the indices for natural- and agricultural habitats in The Netherlands. Natural habitats refer to heathland and dunes.

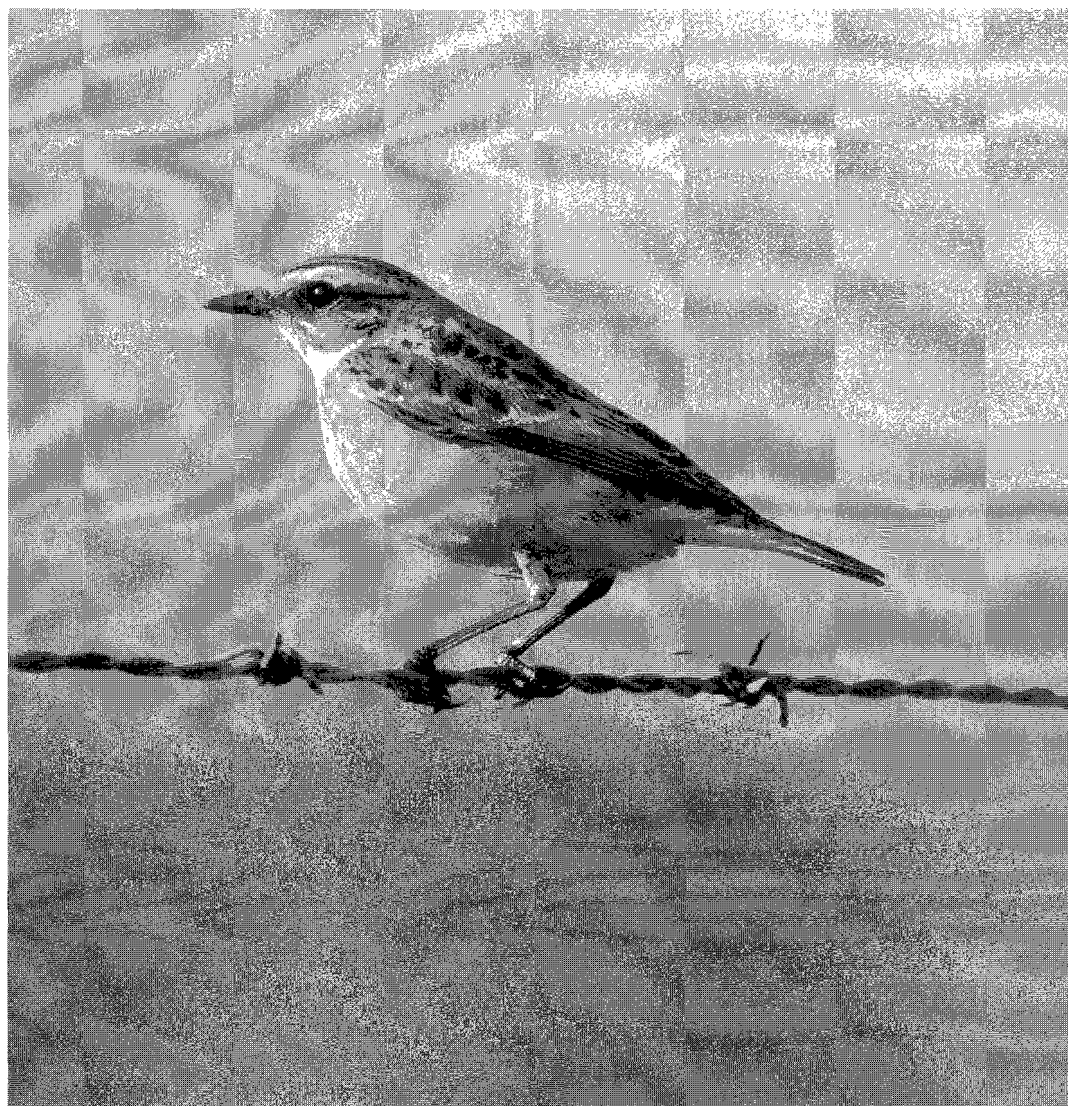
Ongepaarde mannetjes en broedparen In de Geelbroekpopulatie vielen in bijna alle jaren tijdens de inventarisatierondes sommige territoriale mannetjes op door hun niet aflatende zangactiviteit tot en met begin juli. Bij nadere beschouwing bleken deze mannetjes ongepaard. Gemiddeld over de onderzoeksperiode ging het om 23% van de territoriumhouders, met uitschieters tot 45% (tabel 1). Een groot bestanddeel ongepaarde mannetjes zou kunnen samenhangen met een negatieve populatieontwikkeling. Hun aanwezigheid kan wijzen op een gering aantal vrouwtjes in de populatie. In de populatie van Geelbroek kon dit effect echter niet worden aangetoond. Er bleek geen verband tussen het aantal ongepaarde mannetjes (of, complementair, het aantal broedparen) en toe- en afname in het volgende jaar ($R^2 = 0.05$, $F=0.31$, n.s.). Zowel in jaren voorafgaand aan een populatie-toename (1986 en 1987) als in jaren voorafgaand aan afname (1989 t/m 1991, 1993) was 25-45% van de territoriumhouders solitair.

Aantal jongen per broedpaar Over de periode 1986-94 werden gemiddeld 2.2 jongen per paar vliegvlug (variatie 0-4.5; tabel 1). Als we alleen naar de succesvolle paren kijken, dan was het aantal jongen per paar 2.9 ($N = 25$). Zowel voor alle paren, als voor de succesvolle paren afzonderlijk, was het gemiddeld aantal jongen tijdens jaren met een toename lager (respectievelijk 1.9 en 2.6 in 1986 en 1987) dan in jaren met een negatieve trend (respectievelijk 2.4 en 2.9 in 1988-91 en 1993). Het gemiddelde van 4.5 jongen per succesvol paar in 1991 is ongeveer gelijk aan het gemiddelde van 5 jongen dat Bijlsma (1992) in datzelfde jaar vond bij vier broedparen langs de Vledder Aa in ZW-Drenthe. Van Eerde (1998) vond in 1998 in extensief beweide grasland in het Dwingelderveld (ZW-Drenthe) een gemiddelde van 3.7 jongen per succesvol paar en 1.4 jongen per paar gerekend over alle paren.

Reproductief succes Reproductief succes kan weergegeven worden als het percentage eieren dat vliegvlugge jongen oplevert. Nesten heb ik niet gezocht dus ik heb geen gegevens over het werkelijke aantal eieren en jongen dat de Paapjes in Geelbroek hebben voortgebracht. Het is echter wel mogelijk een benadering daarvan te geven. Voor het berekenen van het aantal eieren is ervan uitgegaan dat alle broedparen daadwerkelijk hebben gebroed (danwel eieren hebben gelegd) en dat de Nederlandse Paapjes in legselgrootte niet afwijken van andere Europese Paapjes. Paapjes leggen 2-8 eieren. Negentig procent van de broedparen in West- en Midden-Europa heeft 4-6 eieren (Koning 1968, Cramp 1988, Bastian & Bastian 1996). Dit aantal is hier aangehouden voor een schatting van het aantal eieren. Ik heb over de he-

le onderzoeksperiode in totaal 57 broedparen geteld. Deze broedparen hebben dus 228-342 eieren geproduceerd. Het totale aantal vliegvlugge jongen in de populatie is als volgt berekend. Jaarlijks zijn van een deel van de broedparen gegevens bekend van het aantal vliegvlugge jongen. Met behulp van deze gegevens is een schatting gemaakt over het totaal aantal jongen per jaar (tabel 1). Over de totale onderzoeksperiode leveren die schattingen een aantal op van 123 vliegvlugge jonge Paapjes. Het percentage vliegvlugge jongen op het totaal aantal eieren ligt dus tussen 36 en 54%. De jaarlijkse variatie is echter groot en kent uitersten van 20 tot 100% (tabel 1).

Plaatstrouw Volwassen Paapjes vertonen trouw aan hun broedgebied. Gemiddeld 25% van de vol-



Paapje, Oostvoorne september 1989 (A. C. Zwaga) *Whinchat Saxicola rubetra*.

wassen mannetjes en 44% van de volwassen vrouwtjes keren het volgende jaar terug naar de broedplaats (Bastian & Bastian 1996). Van andere vogelsoorten, bijvoorbeeld van Grutto's *Limosa limosa* (Buker & Winkelman 1987) en Sperwers *Accipiter nisus* (Newton & Marquiss 1976), is bekend dat de plaatstrouw groter is wanneer met succes is gebroed dan wanneer de vogels in het vorig jaar geen succes hebben gehad. Daarom valt te verwachten dat een populatie groeit in jaren die volgen op een groot voortplantingssucces en afneemt na jaren met een gering succes. Voor de Paapjes van Geelbroek geldt dit verband echter niet ($R^2=0.001$, $F=0.009$, n.s.; tabel 1). Het is opvallend dat jaren met een bovengemiddelde reproductief succes kunnen worden gevolgd door zowel een forse toename (1987) als een forse afname (1989, 1991). In de jaren waarop toename van de populatie volgde (1986 en 1987) is het reproductief succes gemiddeld 32-48%. Het succes blijkt zelfs hoger in de jaren waarop een afname volgde (1988-93): 41-61%. Er is ook geen verband aantoonbaar tussen het totaal aantal jongen en toe- of afname van de populatie in het volgende jaar ($R^2=0.039$, $F=0.25$, n.s.; tabel 1). Dit is ook niet verwonderlijk gezien de geringe trouw van jonge Paapjes aan hun geboortegrond (0-6.5%; Bastian & Bastian 1996, Cramp 1988).

Discussie

Populatiesamenstelling In een gezonde populatie komen volgens Bastian & Bastian (1996) maximaal 15% meer mannetjes voor dan vrouwtjes. In vergelijking met deze geslachtsverhouding is het aandeel van solitaire mannetjes in de Geelbroekpopulatie met gemiddeld 23% aan de hoge kant. Volgens Bastian & Bastian (1996) duidt een groot overschot aan mannetjes op een relatief hoge sterfte onder vrouwtjes. Een verklaring voor deze selectieve sterfte is echter moeilijk te bedenken. Uit het gebied zelf konden daarvoor geen aanwijzingen worden gevonden. Alternatieve verklaringen zijn misschien dat de habitatkwaliteit onvoldoende is voor vestiging van de vrouwtjes of dat mannetjes uit andere gebieden zich later in het seizoen alsnog in het gebied vestigen. De habitatkwaliteit lijkt echter verbeterd. De oppervlakte reservaatpercelen met een ruige vegetatie, waar de Paapjes in de hoogtijdagen voorkeur voor vertoonden, is de laatste jaren groter geworden. Daarentegen wordt late vestiging, zoals vastgesteld bij mannetjes waarvan het oorspronkelijke broedgebied ongeschikt is geworden (Bastian & Bastian 1996), ondersteund door de gegevens uit Geelbroek. Inderdaad blijken mannetjes die solitair blijven, zich significant later te vestigen dan mannetjes die een partner krijgen (tabel 2; $X^2=26.2$, $P<0.005$). Immigratie van solitaire mannen lijkt dus een rol te spelen in de samenstelling van de Geelbroekpopulatie.



Reproductief succes Volgens Bastian & Bastian (1996) ligt het reproductief succes (uitgedrukt als het percentage van de eieren dat vliegvlugge jongen oplevert) in een paapjespopulatie tussen de 25 en 70%. Het is echter niet duidelijk of deze percentages betrekking hebben op een stabiele, groeiende of afnemende populatie. Fuller & Glue (1977) berekenen voor Britse Paapjes uit de periode 1936-73 een reproductief succes van 19-35% (afhankelijk van het deel van de 569 nesten dat voor de berekeningen werd gebruikt). Deze gegevens stammen uit een tijd dat het Paapje zich goed handhaafde (de afname in de broedverspreiding zette na 1972 in; Gibbons *et al.* 1993). Van Eerde (1998) vond in een populatie Paapjes in het Dwingelderveld in 1998 een reproductief succes van maximaal 20%. Uitgaande van deze cijfers lijkt er met de broedresultaten van Paapjes in Geelbroek (36-54%) dus niets mis. Vergelijken met de bevindingen van Bastian & Bastian (1996) lijkt het gemiddeld aantal jongen per paar in Geelbroek (2,2, gerekend over alle paren) echter wat aan de lage kant. Zij schatten dat een paartje per jaar minstens 3 jongen moet grootbrengen om de populatie op peil te houden. De oorzaak van de (eventueel te) lage jongenproductie in Geelbroek is evenwel niet duidelijk. Mogelijk is de habitatkwaliteit onvoldoende, en is bijvoorbeeld verdroging van de hooilanden van invloed op het voedselaanbod voor de jongen. Aan de andere kant zijn Paapjes tamelijk opportunistisch in hun habitatkeuze en broeden ze bijvoorbeeld ook in bermen, perceelsranden en jonge bosaanplant in goed ontwaterde akkerbouwgebieden in Groningen.

Reproductie versus immigratie Het percentage mannetjes lijkt dus te hoog en het aantal jongen dat vliegvlug wordt te laag om de populatie in Geelbroek op peil te houden. Ik vind echter geen verband tussen het aantal jongen en een toe- of afname van de populatie. Evenmin is er een verband

tussen het aandeel solitaire territoriale mannetjes en toe- of afname. Effecten van een onevenwichtige sekseverhouding en onvoldoende jongenaanwas zijn dus in deze lokale populatie niet terug te vinden. Dit kan drie oorzaken hebben. In de eerste plaats kan het betekenen dat het aantal paren waarvan ik jaarlijks gegevens heb verzameld zo klein is dat de gegevens niet representatief zijn. In de tweede plaats is het mogelijk dat de kritische waarden die Bastian & Bastian (1996) opgeven voor sekseverhouding en reproductie niet opgaan voor de Geelbroekpopulatie. Deze waarden zijn gebaseerd op waarnemingen aan vijf Zuid-Duitse en Zwitserse populaties en de genoemde waarde voor een minimaal vereiste reproductie is bovendien hypothetisch van aard (mond. med. Bastian & Bastian). Bovendien wijkt de waarde voor reproductie af van de bevindingen in Noord-Engeland waar, net als in Geelbroek, ook slechts 2-3 jongen per nest vliegvlug werden in een populatie die gedurende drie jaren stabiel was (Gray 1974). Zoals gezegd is voor het hoge aandeel solitaire mannetjes in de populatie een andere verklaring denkbaar dan sterfte onder vrouwtjes, namelijk immigratie van elders. Hiermee komen we aan de derde mogelijkheid, namelijk dat de effecten van verminderde reproductie op een groter schaalniveau spelen dan dat van de lokale populatie.

Misschien is immigratie de sleutelfactor die in recente tijden de populatieontwikkeling in belangrijke mate heeft bepaald. Er kan worden gedacht aan twee, met immigratie samenhangende processen. Ten eerste is mogelijk sprake van een vermindering van de immigratie van jonge vogels. Een populatie bestaat doorgaans voor 55-62% uit eerstejaars vogels (Bastian & Bastian 1996). De ontwikkeling van een lokale populatie wordt dus sterk beïnvloed door instroom van eerstejaars vogels van elders. Zo is het denkbaar dat de Drentse (Nederlandse) populatie gevoed wordt door jonge vogels uit Noord-Duitsland en Fenno-Scandina-

Tabel 1. Populatiesamenstelling, reproductie en aantalsveranderingen bij Paapjes in Geelbroek. *Population dynamics of Whinchat at Geelbroek.*

Jaar	Aantal territoria	Aantal broedparen	Aant. solitaire mannetjes	Aant. succesvolle paren	Vliegvlugge jongen/sv paar	Ber. aantal vlvl jongen	% Vliegvlugge jongen uit ei	Toe/afname in jaar n+1
Year	No. territories	No. breeding pair	No. solitary males	No. successfull pairs	No. fledglings/successfull pair	Calc. no. young fledged	Reproductive success	Trend in year n+1
1986	9	5	4 (45%)	3	2	6	20-30	+11
1987	10	6	4 (40%)	5	3	15	42-63	+50
1988	15	15	0 (0%)	13	2.1	27	30-45	-20
1989	12	9	3 (25%)	9	4	36	67-100	-33
1990	8	6	2 (25%)	5	2.5	12	33-50	-13
1991	7	5	2 (29%)	4	4.5	18	60-90	-29
1992	5	5	0 (0%)	2	2.5	5	16-25	0
1993	5	3	2 (40%)	0	0	0	0	-40
1994	3	3	0 (0%)	2	2	4	22-33	
Totaal								
Total	74	57	17	43		123		
Gemiddeld Mean			(23%)		2.9		36-54	



Paapje, Camarque mei 1987 (A. C. Zwaga) *Winchat Saxicola rubetra*.

vië. Deze twee regio's behoren tot de kerngebieden van de soort (Bastian & Bastian 1994, Bastian *et al.* 1997) en zijn het herkomstgebied van de Paapjes die door Nederland trekken (SOVN 1987). Mogelijk besluiten deze jonge vogels op hun eerste voorjaars trek niet verder noordoostwaarts te vliegen als ze in Nederland geschikte vestigingsgebieden aantreffen. Dit zou ook de plotselinge toename in natte jaren verklaren. Ten tweede is wellicht de "overloop" van volwassen vogels uit andere gebieden in de omgeving (waar bijvoorbeeld het broedgebied ongeschikt is geworden) teruggelopen. Dergelijke vestigingen

vinden vooral later in het voorjaar plaats als de "vaste" Paapjes hun plaats in de populatie al hebben ingenomen (Bastian & Bastian 1996). Het grote aandeel ongepaarde mannetjes en de late vestigingen in Geelbroek suggereren dat een dergelijke "overloop" een belangrijke rol speelt in de lokale populatiedynamiek. Late vestigingen zijn ook elders in Drenthe in sommige jaren niet ongevoel (mond. med. A.J. van Dijk).

Als immigratie een sleutelrol speelt voor de stand van het Paapje in Geelbroek, dan kan afname van de populatie drie dingen impliceren: (1) de overloop uit de omgeving (rest van Noord-Neder-

Tabel 2. Jaarlijkse aankomstdatum van broedparen en solitaire mannetjes van het Paapje in Geelbroek. Weergegeven is de eerste waarnemingsdatum van ieder broedpaar of territoriaal mannetje; de vroegste waarneming voor het seizoen is telkens onderstreept. *First annual arrival dates of breeding pairs and solitary males of Whinchat observed at Geelbroek. For each breeding pair or territorial male the first observation date is shown. The very first observation date of each season is underlined.*

Jaar Year	Broedparen Breeding pairs	Solitaire mannetjes Solitary males
1986	25/4, 25/4, 4/5, 15/5, 17/6	18/4, 4/5, 15/5, 15/5
1987	<u>27/4</u> , 27/4, 27/4, 8/5, 22/5, 22/5	22/5, 22/5, 29/5
1989	6/5, <u>6/5</u> , 6/5, 21/5, 21/5, 21/5, 21/5, 21/5	21/5, 21/5, 21/5
1990	<u>29/4</u> , 19/5, 19/5, 19/5, 26/5, 24/6	26/5, 10/6
1991	<u>10/5</u> , 10/5, 10/5, 26/5, 30/6	<u>10/5</u> , 26/5
1993	<u>30/4</u> , 9/5, 9/5	<u>30/4</u> , 22/5

land, Noord-Duitsland) neemt af doordat ook daar de populaties slinken; (2) de jongenproductie in belangrijke herkomstgebieden als Noord-Duitsland en Fenno-Scandinavië loopt terug waardoor recrutering van nieuwe broedparen uitblijft en (3) jonge Paapjes uit Noord-Duitsland en Fenno-Scandinavië slaan tijdens de voorjaars trek in toenemende mate Nederland over. De eerste hypothese wordt ondersteund door cijfers. De afname in figuur 1 wordt vooral bepaald door de Noord-Nederlandse populaties. En van de Duitse Paapjes, die zich vooral in het noordoosten van het land ophouden, weten we dat de stand in de periode 1985-93 met 25-40% is afgenomen, van 66 000 naar 40 000-50 000 broedparen (Bastian *et al.* 1997). Indien hierbij sprake is van een verminderde jongenproductie, hetgeen waarschijnlijk is, zou dit tevens de tweede hypothese ondersteunen. De massa van de Paapjes zit echter in Noorwegen (100 000-200 000 paar), Zweden (200 000-400 000 paar) en Finland (300 000-400 000 paar; Bastian & Bastian 1994). Juist van die landen weten we weinig over het populatieverloop in het begin van de jaren negentig, toen de sterke afname in Nederland zich manifesteerde. Gegevens uit Zweden, waar de index van zomerse transecttellingen tussen 1988 en 1994 terugliep van 104 tot c. 80, suggereren ook daar een afname (Svensson 1996).

In hoeverre jonge Paapjes op trek Nederland in toenemende overslaan is niet duidelijk. Hier lijkt geen sprake van een trendmatige ontwikkeling. Immers, nog steeds worden in sommige (natte) jaren geschikte habitats snel bezet. Hoe dan ook, met de teruglopende populaties in kerngebieden als Duitsland en Zweden zullen minder geschikte habitats aan de rand van het broedareal, zoals in Nederland, sneller onbenut blijven, met uitzondering wellicht van sommige zeer gunstige (lees: natte) jaren. De drie hierboven beschreven factoren kunnen samen een belangrijk aandeel hebben gehad in de forse afname die we recent in Nederland hebben gezien.

Dankwoord Ik dank Arend van Dijk voor kritische opmerkingen bij een eerdere versie van dit verhaal en voor de suggestie dat jonge Paapjes tijdens de voorjaars trek

op gunstige locaties in Nederland blijven hangen. Ook de redactie voorzag een eerdere versie van waardevol commentaar.

Summary

In the past decades, numbers of breeding Whinchat in The Netherlands have been subject to a major decline, probably mainly due to losses of suitable breeding habitat. Although, like in other passerine species, numbers are known to fluctuate according to precipitation in their main wintering areas in the Sahel in Africa (winter survival increases with rainfall), the recent decline in the 1990s cannot be explained with this factor. Additional causes might be found with population biological parameters, but little is known about which key-factors dominate local populations in the breeding range. This paper deals with the population dynamics of a Whinchat population in the nature reserve Geelbroek, near Assen in the province of Drenthe. Data were collected during an annual breeding bird survey and analysed with respect to the number of territories, number of (successful) breeding pairs, number of young fledged and the occurrence of unpaired males.

The breeding population in the study area ranged from 3-15 territories. From 1989 onwards, there was a steady decrease (Fig. 1), in line with the national figures in similar habitats. Especially in the 1990s these have shown an ongoing decline. In some years up to 45% of all territories at Geelbroek consisted of solitary males (Tab. 1), which generally arrived later in spring than the males of a breeding pair (Tab. 2). Reproductive success, expressed as the number of young fledged from all eggs laid, was estimated to range from 36 to 54% on average, with successful pairs having on average 2.9 young (Tab. 1). Both the occurrence of solitary males and the breeding results showed large annual fluctuations and did not correlate with year-to-year changes in the size of the local breeding population. As the local reproductive output and habitat characteristics in the study area do not seem to be limiting factors (the habitat for Whinchat in the reserve even improved), it is discussed if variation in breeding numbers might be the result of immigration. It is known that Whinchat populations consist for a large extent of first-year breeders. Since first-year breeder show a low return rate to their native breeding sites, any local population depends on immigration. Furthermore, the late arrival of adult males which remain unpaired, supports the idea of an extra influx from elsewhere in some years. As breeding populations in the Dutch core areas as well as those in Germany and Sweden have decreased in

the 1980s and 1990s, a lower immigration rate from these areas might be a key to explain the negative population developments observed locally.

Literatuur

- BASTIAN A. & BASTIAN H. V. 1994. Bestände und Bestandstrends des Braunkehlchens *Saxicola rubetra*. *Limicola* 8: 242-270.
- 1996. Das Braunkehlchen: Opfer der aufgeräumten Kulturlandschaft. Aula-verlag, Wiesbaden.
- BASTIAN H. V., BASTIAN A., BOCCA M. & SUTER W. 1997. Whinchat *Saxicola rubetra*. In E. J. M. HAGEMEIJER & M. J. BLAIR (eds.), *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*, Poyser, London.
- BULSMA R. G. 1992. Habitatgebruik van Paapjes *Saxicola rubetra* in extensief en intensief beheerde cultuurgraslanden. *Drentse Vogels* 5: 51-61.
- VAN DEN BRINK H., VAN DIJK A., VAN OS B. & VENEMA P. 1996. Broedvogels van Drenthe. Van Gorcum, Assen.
- BUKER J. B. & WINKELMAN J. E. 1987. Eerste resultaten van een onderzoek naar de broedbiologie en het terreingebruik van de Grutto in relatie tot het graslandbeheer. Directie Beheer Landbouwgronden, Utrecht/Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- CRAMP S. (ed.) 1988. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol V. Oxford University Press, Oxford.
- VAN DIJK A. J. 1996. Broedvogels inventariseren in proefvlakken (Handleiding Broedvogel Monitoring Project) SOVON, Beek-Ubbergen.
- VAN DIJK A. J., HUSTINGS F., SIERDSEMA H. & VERSTRAEL T. 1997a. Broedvogel Monitoring Project Jaarverslag 1994-95. SOVON-monitoringrapport 1997/ 03. SOVON, Beek-Ubbergen.
- VAN DIJK A. J., HUSTINGS F., SIERDSEMA H. & MEIJER R. 1997b. Kolonievogels en zeldzame broedvogels in Nederland in 1995. SOVON-monitoringrapport 1997/06. SOVON, Beek-Ubbergen.
- VAN EERDE K. 1998. Het Paapje *Saxicola rubetra* als broedvogel van extensief gebruikt cultuurland in het Dwingelderveld. *Drentse Vogels* 11:51-56.
- FULLER R. J. & GLUE D. E. 1977. The Breeding Biology of the Stonechat and Whinchat. *Bird Study* 24: 215-228.
- GIBBONS D. W., REID J. D. & CHAPMAN R. A. 1993. *The New Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland 1988-1991*. T. & A.D. Poyser, London.
- GRAY D. B. 1974. Breeding Behaviour of Whinchats. *Bird Study* 21: 280-282.
- GROTENHUIS J. W. & VAN OS B. L. J. 1986. Sterke achteruitgang van het Paapje *Saxicola rubetra* als broedvogel in Drenthe. *Limosa* 59 (2): 57-60.
- KONING F. 1968. Aantekeningen over de broedbiologie van het Paapje (*Saxicola rubetra*) in West-Nederland. *Pieper* 7 (10): 100-102.
- NEWTON I. & MARQUISS M. 1976. Occupance and succes of nesting territories in the European Sparrowhawk. *Raptor Research* 10: 65-71.
- OSIECK E. & HUSTINGS F. 1994. Rode lijst van bedreigde en kwetsbare vogelsoorten in Nederland. Technisch rapport 12. Vogelbescherming Nederland, Zeist.
- SOVON 1987. *Atlas van de Nederlandse vogels*. Arnhem.
- SVENSSON S. 1996. Övervakning av fåglarnas populationsutveckling. Årsrapport för 1995. Ekologiska institutionen, Lund universitet, Lund.
- WAMMES D. F., BOERE G. C. & BRAAKSMA S. 1983. In hoeverre kunnen aantalsveranderingen van zangvogels in verband gebracht worden met hun trekgedrag? *Limosa* 56: 231-242.

E. B. Oosterveld, Topweer 23, 9865 VD Opende

Aanvaard voor opname 25 januari 2000