

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 hoogveengebieden (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 demonstreren 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:

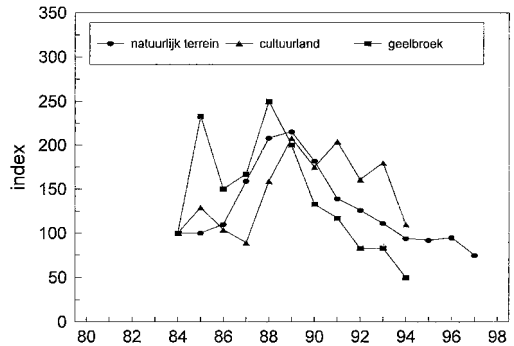
- Wanneer tijdens de inventarisatierondes op een bepaalde plaats alleen een mannetje met territoriaal gedrag (meestal zang) werd waargenomen en op geen enkel moment een andere vogel, dan heb ik aangenomen dat het om een solitaire territoriumhouder ging. Om als territorium in aanmerking te komen moest 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 (heid, 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.

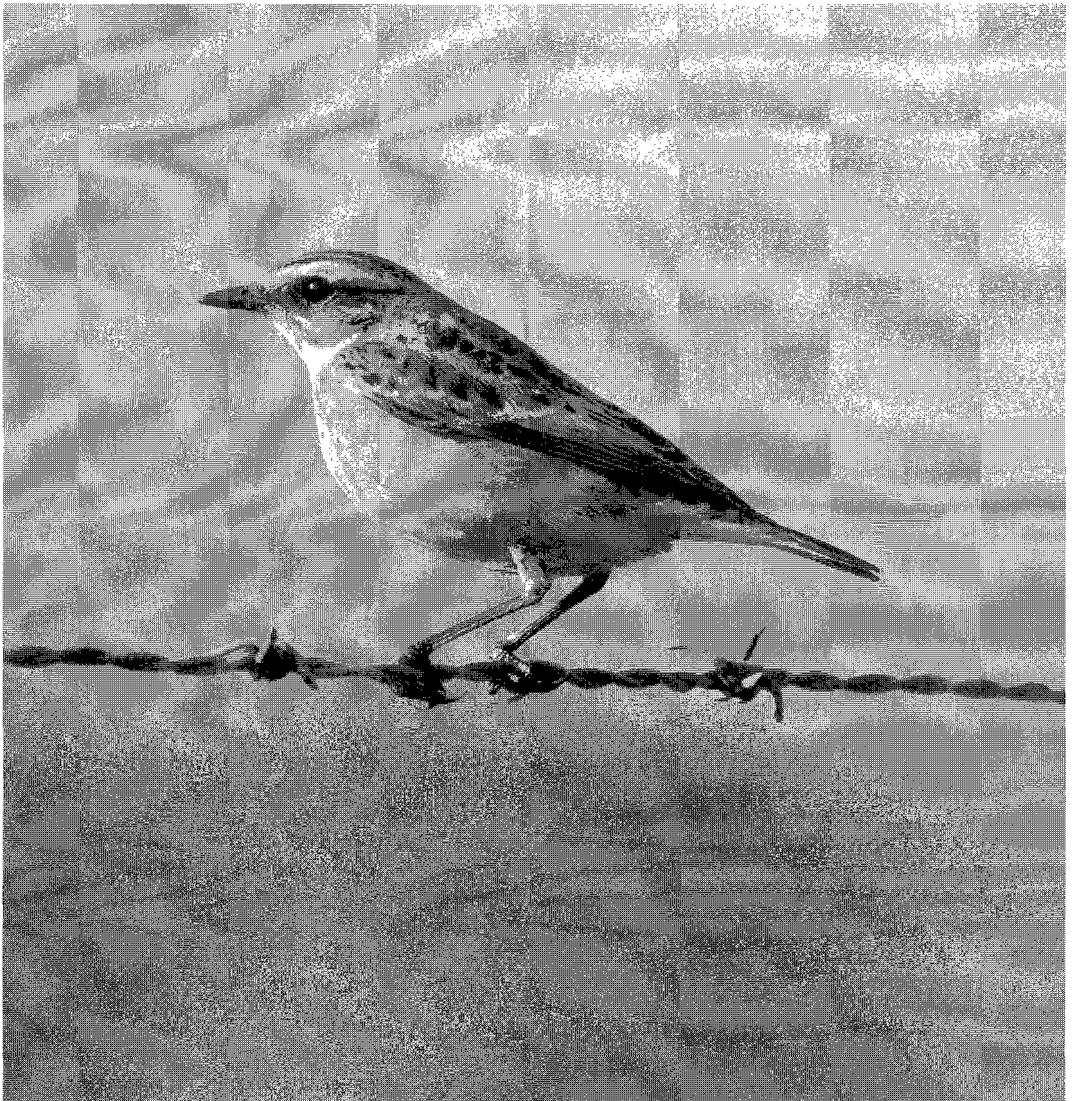
Ongepaarde mannetjes en broedparen In de Geelbroekpopulatie vielen in bijna alle jaren tijdens de inventarisatierondes sommige territoriale mannetjes op door hun niet aflatende zangactiviteit tot en met begin juli. Bij nadere beschouwing bleken deze mannetjes ongepaard. Gemiddeld over de onderzoeksperiode 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-

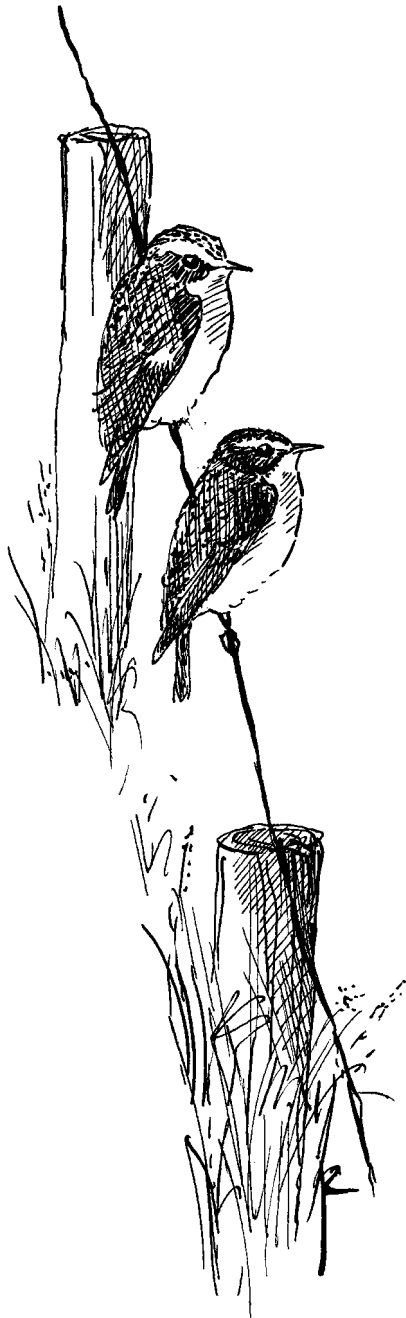


Paapje, Oostvoorne september 1989 (A. C. Zwaga) *Whinchat Saxicola rubetra*.

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. successful 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 voorjaartrek 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 | <u>6/5</u> , 6/5, 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 | 10/5, 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 voorjaarstrek 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 broedareaal, 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 voorjaarstrek

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.
- BIJLSMA 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 faglarnas populationsutveckling. Arsprapport 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