

De opkomst en ondergang van een populatie Ringmussen *Passer montanus*

**Christiaan Both,
Marcel E. Visser &
Hans van Balen**

Net zoals het onvoorstelbaar is dat Draaihalzen decennia terug op weinig sympathie van de nestkastenonderzoeker konden rekenen, kunnen we ons op dit moment bijna niet meer indenken dat nog maar twintig jaar geleden Ringmussen als ongewenste kastenkrakers werden gezien. Op de Hoge Veluwe was dit zeker het geval, want begin jaren tachtig bezetten de Ringmussen tot wel tweederde van de onderzochte nestkasten. De Ringmussen waren hier en op vele andere plaatsen explosief toegenomen gedurende de jaren zeventig, maar verdwenen weer even plotse-ling als ze waren verschenen. Wij gaan hier op zoek naar de mogelijke oorzaken van de toename en afname van de Ringmussen op de Hoge Veluwe

Er zijn goede aanwijzingen dat Ringmussen de laatste twee decennia in aantal zijn afgenomen (Bijlsma *et al.* 2001). Het aantal broedparen geteld in het broedvogelmonitoringprogramma (BMP) van Sovon laat sinds de start in 1984 een dalende tendens zien die sterker is voor bos- dan voor natuurgebieden (van Dijk *et al.* 1999). Deze dalende trend werd echter niet waargenomen in het agrarisch gebied, wat waarschijnlijk meer zegt over de afkeur van vogeltellers om in het sterk verarmde agrarisch gebied te tellen dan over de ringmuspopulatie alhier. De sterke afname is niet beperkt tot Nederland, maar lijkt zich over een groot deel van West- en Midden-Europa uit te strekken (Hagemeijer & Blair 1997).

Over de oorzaak van de afname doen verschillende theorieën de ronde. Intensivering van de landbouw zou leiden tot een lager voedsel-aanbod waardoor de reproductie daalt en/of de sterfte stijgt (Summers-Smith 1995). Vooral de afname van (winter)graanteelt in grote delen van de Nederlandse zandgronden zou deze zaadeter parten spelen. Ophoping van landbouwgif in de vogels is ook gesuggereerd, en het daaruit voortvloeiende negatieve effect op reproductie en sterfte (Wesokowski 1991). Tenslotte zou de toegenomen predatie door roofvogels, en dan met name de Sperwer *Accipiter nisus*, deze relatief makkelijk te vangen prooi-soort in aantal kunnen reduceren (Summers-Smith 1995).

In dit artikel geven we een beeld van de aan-

talsontwikkeling van de ringmuspopulatie op de zuidelijke Hoge Veluwe. We analyseren of deze aantalsontwikkeling samenhangt met veranderingen in het reproductief succes. Tenslotte proberen we op grond van deze gegevens te komen tot een idee over de ecologische oorzaak van de afname in deze populatie.

Methode

In het zuidelijk deel van het Nationaal Park de Hoge Veluwe wordt sinds 1955 onderzoek verricht aan de populatie-ecologie van holenbroeders in nestkasten door het Nederlands Instituut voor Ecologie in Heteren. Het nestkastengebied bestaat uit naald-, loof- en gemengd bos op arme zandgrond (van Balen 1973). In het nestkastenterrein liggen een aantal agrarische enclaves, gebruikt voor graan-, maïs- of veeteelt. Aan de noordoostzijde grenst een deel van het gebied aan een boere erf (figuur 1). Tot en met het broedseizoen van 1972 was de oppervlakte van het bos 320 ha, maar na de zware stormen in de daaropvolgende winter is deze teruggebracht tot 171 ha. Het aantal nestkasten in de periode dat de Ringmussen aanwezig waren, bedroeg tussen de 300 en 400.

Nestkasten werden vanaf begin april tot half juli wekelijks gecontroleerd. Tijdens deze controles is het aantal eieren en jongen geteld, en vaak werden de jongen op leeftijd geschat. De legselgrootte van een nest is het aantal eieren dat wordt bebroed. Indien in een nest wel eieren



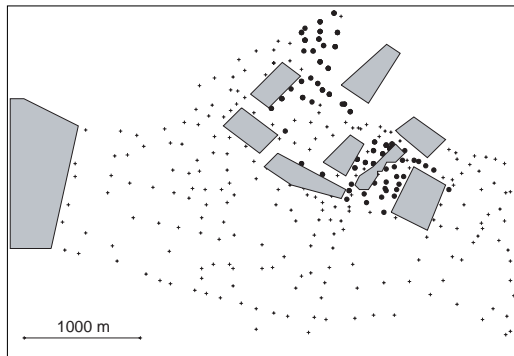
Ringmus (P. Munsterman) *Eurasian Tree Sparrow* *Passer montanus*.

zijn gelegd maar geen bebroeding is waargenomen, beschouwen we het legsel als incompleet en wordt dit in de berekeningen voor legselgroottes niet meegenomen. De legdatum is de datum waarop het eerste ei werd gelegd. Dit is een schatting waarbij we aannemen dat er elke dag één ei wordt gelegd. Aangezien de meeste legsels eenmaal bezocht zijn tijdens de eileg, is voor deze legsels als legdatum de datum van waarneming min het aantal aanwezige eieren genomen. In gevallen dat het nest niet tijdens de leg is gecontroleerd, hebben we als legdatum de dag na de laatste controle van het nest zonder eieren als legdatum genomen.

Ringmussen produceren vaak meerdere legsels per jaar. Het is van belang om onderscheid te maken tussen eerste, tweede en derde (en latere) legsels. In veel gevallen worden achterevolgende legsels in dezelfde nestkast geproduceerd, en we nemen dan aan dat dit legsels van hetzelfde paar zijn. In de gevallen dat paren verkassen tussen opeenvolgende legsels bestaat er een classificatieprobleem, maar over het algemeen zijn vogels trouw aan een eenmaal gekozen broedplaats. Er zijn twee

duidelijke pieken in legdatum en daarom hebben we besloten om alle legsels die na 19 mei zijn begonnen aan te merken als tweede of latere legsels (Summers-Smith 1995). Niet in alle gevallen zijn volledige waarnemingen gedaan aan derde of nog latere legsels en sommige van deze legsels kunnen zijn gemist.

Het aantal uitgevlogen jongen per nest is het aantal jongen dat tijdens de laatste controle vóór het uitvliegen aanwezig was min het aantal dode jongen dat na het uitvliegen in het nestmateriaal werd gevonden. Als maat voor reproductief succes van de populatie berekenen we het gemiddeld aantal jongen dat per paar per jaar uitvliegt. Dit is de som van het aantal uitgevlogen jongen van het eerste broedsel, het aandeel vogels dat een tweede broedsel maakt, vermenigvuldigd met het aantal uitgevlogen jongen van het tweede broedsel, en het aandeel derde broedsels vermenigvuldigd met het aantal uitgevlogen jongen van het derde broedsel. De proportie tweede en derde broedsels is het aantal van deze broedsels gedeeld door het aantal eerste broedsels.



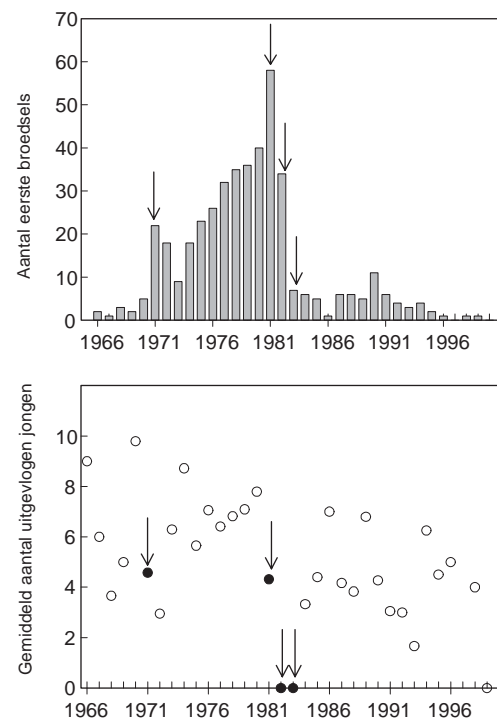
Figuur 1. Kaart van het nestkastengebied op de Hoge Veluwe en de verdeling tussen habitattypen. De punten geven de nestkasten weer waarin in 1981 Ringmussen broedden, terwijl de kruisjes de overige nestkasten weergeven. De gestippelde stukken zijn de landbouwpercelen; de gestreepte stukken zijn open stukken heide. De rest is bos. *Map of the nestbox area on the Hoge Veluwe, distinguishing the habitat types. Dots are nestboxes occupied by Tree Sparrows in 1981; crosses the other nestboxes. The hatched areas are the fields used for agriculture, the striped areas the heath lands. The rest is woodland.*

Experimentele ingrepen De ringmuspopulatie in de nestkasten heeft zich in de loop van de jaren niet altijd ongestoord kunnen ontwikkelen. Het nestkastenonderzoek was primair op Koolmezen *Parus major* gericht en de sterke toename van de Ringmus had tot gevolg dat minder nestkasten voor Koolmezen beschikbaar waren. Om deze toename te stoppen is in 1971, 1981, 1982 en 1983 het reproductief succes van de Ringmussen kunstmatig verlaagd door eieren te vervangen door kunsteieren. In 1971 en 1981 konden de eerste broedsels nog ongestoord uitvliegen, maar tweede en latere broedsels zijn voor een groot deel vervangen voor kunsteieren. In 1982 en 1983 vervingen we alle legfels door kunsteieren. Het interessante van deze ingreep is dat we hiermee een goed beeld krijgen van het effect van een lage reproductie op het populatieverloop.

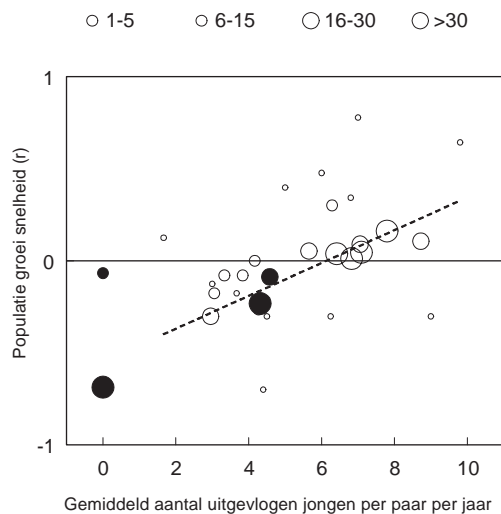
Statistiek Omdat we geïnteresseerd zijn in de vraag waarom de populatie zich op een bepaalde manier ontwikkelt, hebben we in onze statistische analyses steeds gebruik gemaakt van gemiddelde waarden voor alle vogels die in een bepaald jaar broedden. Bij het gebruik van correlaties hebben we de gemiddelden gewogen voor het aantal waarop dit gebaseerd is, omdat een gemiddelde berekend over een grotere steekproef een betere benadering is van wat er in de populatie gebeurt.

Resultaten

Tussen de start van het nestkastenonderzoek in 1955 en 1965 broedden er geen Ringmussen in de nestkasten op de zuidelijke Hoge Veluwe. Na de eerste broedgevallen in 1966 bleven de aantallen laag, totdat er in 1971 opeens ruim 20 Ringmussen in nestkasten broedden (figuur 2). Na de experimentele verlaging van de broedre-



Figuur 2. Aantal eerste broedsels van Ringmussen in nestkasten op de Hoge Veluwe (boven) en hun gemiddelde reproductief succes per paar (onder). Pijlen en gesloten symbolen: jaren waarin het reproductief succes experimenteel is verlaagd door eieren door kunsteieren te vervangen. In de periode van populatiegroei van 1973-81 was het gemiddeld aantal uitgevlogen jongen hoger dan in de periode waarin de populatie een laag en licht afnemend niveau had (1985-95; $t_{17}=3.86$, $P=0.001$). *Number of first broods of Tree Sparrows in nestboxes on the Hoge Veluwe (upper graph) and their annual mean reproductive success per pair (lower graph). Arrows and closed symbols denote the years in which the reproductive success was experimentally reduced. In the period of strong population growth (1973-81) the number of fledglings was on average higher than in the period 1985-95 ($t_{17}=3.86$, $P=0.001$).*



Figuur 3. Jaarlijkse populatiegroei van in nestkasten broedende Ringmussen op de Hoge Veluwe als functie van het aantal uitgevlogen jongen per paar per jaar. Gesloten symbolen: de jaren waarin het reproductief succes experimenteel is verlaagd door eieren door kunsteieren te vervangen. De grootte van het symbool weerspiegelt het aantal eerste broedsels waarop het punt gebaseerd is. *Annual population growth rate of nestbox-breeding Tree Sparrows on the Hoge Veluwe as a function of the mean number of fledglings per pair. Closed symbols: years with experimental reduction of reproductive success. Size of symbols depicts sample sizes.*

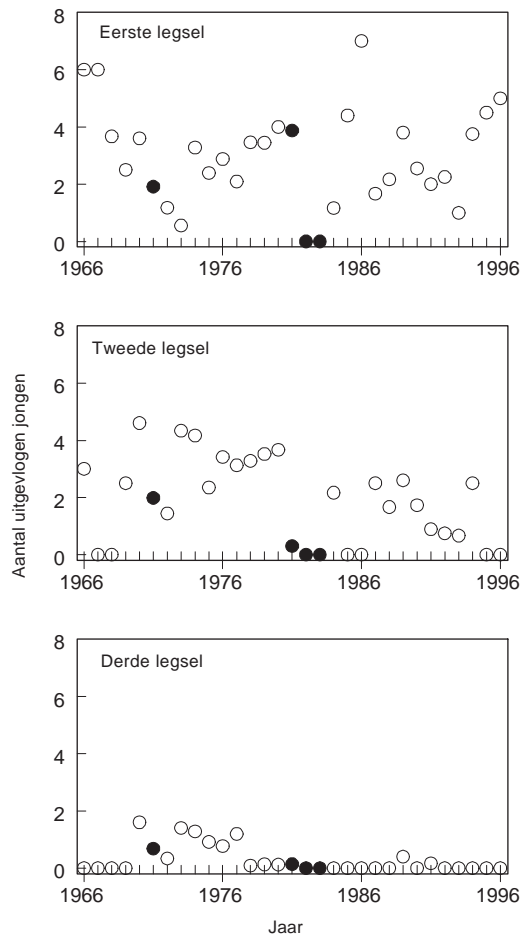
sultaten in dit jaar daalde het aantal Ringmussen. Ook in het daaropvolgende jaar, zonder een dergelijke ingreep, nam de populatie verder af. Vanaf 1973 trad een gestage populatiegroei op tot het topjaar 1981, toen 58 paar Ringmussen in de nestkasten broedden. Na de ingreep in de broedresultaten van 1981 tot 1983 volgde een vrije val van het aantal in nestkasten broedende Ringmussen: in twee jaar tijd daalde dit van 58 naar 7 paar! Anders dan de experimentele ingreep begin jaren zeventig volgde er nu geen herstel. De aantallen bleven op een laag niveau, en de laatste jaren is het zelfs bijna gedaan met de eens florerende populatie.

De Ringmussen zijn niet regelmatig verdeeld over het nestkastengebied, maar concentreren zich voornamelijk langs de bosranden in de buurt van landbouwgebied. De eerste paren broedden langs de noordostrand van het gebied langs een akker. Tijdens de uitbreiding bleven de broedsels geconcentreerd in de noordoosthoek waar verschillende agrarische enclaves in het bos lagen. Enkele paren vestigden zich dieper in het bos en in dezelfde nestkasten waren dan enkele jaren achtereenvolgende Ringmussen aanwezig. Dit suggereert

sterke plaatstrouw van dezelfde vogels die overleven of jongen die in hun geboortenestkast broeden. In het topjaar 1981 was in het primaire verspreidingsgebied van de Ringmussen bijna tweederde van de kasten door Ringmussen in gebruik (figuur 1). Na het instorten van de populatie concentreerden de nesten zich weer in de noordoosthoek, waar bijna alle nesten grensden aan een boerenerf.

Een mogelijke oorzaak voor de groei en afname zou een verandering in de jongenproductie kunnen zijn. Het aantal jongen per paar was inderdaad hoger in de periode van toename in de jaren zeventig dan in 1985-95 waarin de populatie op een laag niveau fluctueerde of zelfs nog afnam (figuur 2). In de periode vóór de toename vanaf 1970 was het reproductief succes wisselend, maar waren de steekproeven klein. De groeisnelheid van de populatie lijkt sterk beïnvloed te worden door het aantal jongen dat ieder paar produceerde (figuur 3; multiple regressie: aantal uitgevlogen jongen $F_{1,28}=9.70$, $P=0.004$). In jaren dat elk paar gemiddeld minder dan zes jongen produceerde, daalde de populatie, terwijl in jaren met meer dan zes vliegvlugge jongen per paar, de populatie groeide. De experimentele reducties in het aantal jongen passen goed in dit beeld, wat er op wijst dat dit verband niet wordt veroorzaakt door bijvoorbeeld de conditie van de ouders (bijv. dat in jaren dat ouders een slechte conditie hebben ze weinig jongen grootbrengen, maar vervolgens zelf ook slecht overleven waardoor de populatie daalt).

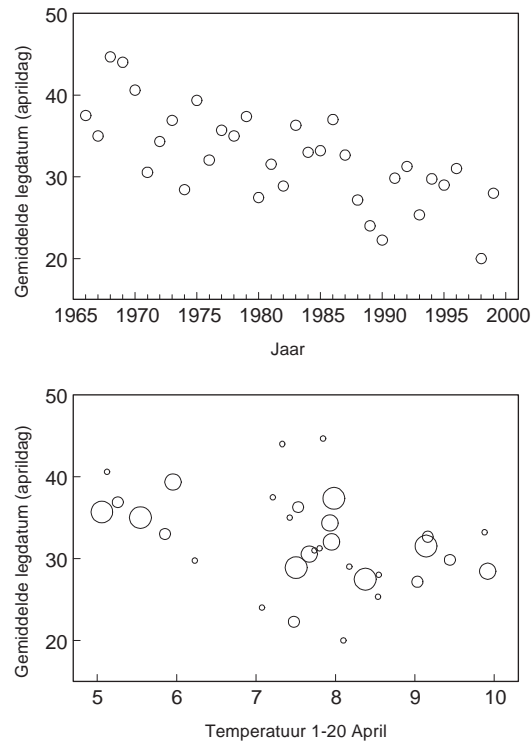
Om beter te begrijpen wat er is veranderd in het reproductief succes, splitsen we dit uit naar de verschillende legfels. Het aantal uitgevlogen jongen in het eerste legfel blijkt niet te verschillen tussen de periode van toename (1973-80) en afname (1985-95; figuur 4a). De jongenproductie uit tweede broedsels neemt echter duidelijk af (figuur 4b). Dit heeft twee oorzaken. Ten eerste is het percentage paren dat een tweede broedsel maakt lager in de late jaren tachtig en begin jaren negentig (1973-80: 88%; 1985-95: 56%; Mann-Whitney test: $U_1=69$ ($N=8$), $U_2=19$ ($N=11$), $P=0.02$). Tevens is het aantal jongen per tweede broedsel gemiddeld lager (1973-80: 3.96, 1985-95: 2.00; t-test $t_{16}=4.18$, $P=0.0007$). Ook het percentage paren met een derde broedsel is lager in de latere jaren (1973-80: 29%; 1985-95: 9%; Mann-Whitney test: $U_1=73$ ($N=8$), $U_2=15$ ($N=11$), $P=0.02$), en in de jaren met derde broedsels brengen deze ook per



Figuur 4. Gemiddeld reproductief succes van Ringmussen per jaar voor het eerste (boven), het tweede (midden) en het derde legsel (onder). Gesloten symbolen zijn gebruikt voor jaren waarin het reproductief succes experimenteel is verlaagd door eieren door kunstieren te vervangen. *Annual mean reproductive success for first (upper graph), second (middle graph), and third broods (lower graph). Closed symbols represent years with experimental reduction of reproductive success.*

broedsel minder jongen voort (1973-80: 2.63, 1985-95: 0.50; t-test $t_{10}=3.00$, $P=0.01$). De verlaging van het aantal uitgevlogen jongen per paar per jaar is dus vooral een gevolg van slechter resultaat van tweede en derde legfels.

De oorzaak van het lage succes van tweede en derde legfels zou een verschuiving van het broedseizoen kunnen zijn. In late jaren zouden de Ringmussen bijvoorbeeld minder tijd hebben om na een eerste broedsel succesvol een tweede of derde broedsel te produceren. In de loop van de jaren is de gemiddelde datum van eerste eileg echter vervroegd (figuur 5; correlatie gewogen naar het aantal paren: $r_{32}=-0.52$,

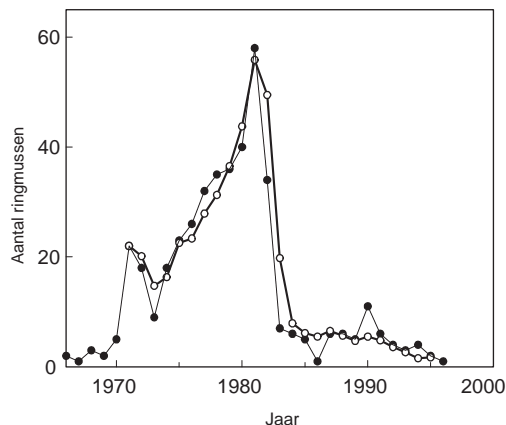


Figuur 5. Gemiddelde legdatum van het eerste legsel per jaar voor de Ringmussen op de Hoge Veluwe (boven) en dit gemiddelde uitgezet tegen de gemiddelde temperatuur in De Bilt tussen 1 en 20 april (onder). De grootte van het symbool weerspiegelt het aantal eerste broedsels waarop het punt gebaseerd is. *Mean annual laying date for first broods of Tree Sparrows on the Hoge Veluwe (upper graph) and this mean laying date as function of mean temperature between 1-20 April (lower graph). Size of symbols depicts the sample sizes.*

$P=0.002$), hetgeen suggereert dat de vogels eerder meer dan minder tijd hebben gekregen om een tweede broedsel te verzorgen, indien andere zaken zoals het voedselaanbod niet zijn veranderd. De gemiddelde legdatum is gecorreleerd met de gemiddelde temperatuur in de eerste 20 dagen van april (figuur 5; correlatie gewogen naar het aantal paren: $r_{32}=-0.49$, $P=0.005$), en de vervroeging van legdatum kan samenhangen met de geleidelijke verhoging van de voorjaarstemperatuur.

Discussie

De Ringmussen op de zuidelijke Hoge Veluwe vestigden zich in de tweede helft van de jaren zestig in de nestkasten, namen sterk toe in de jaren zeventig, waarna de populatie begin jaren tachtig instortte om daarna niet meer te groeien.



Figuur 6. Resultaten van een simulatie van het aantal ringmussen per jaar waarin de fluctuaties alleen worden bepaald door variatie in het aantal uitgevlogen jongen. Dit simulatiemodel start met het aantal paren zoals gemeten in 1971. Het aantal paren per jaar berekenen we als: $N(t+1) = N(t) \cdot (S_p + R(t) \cdot S_j \cdot 0.5)$, waarbij N het aantal broedparen is zoals berekend in de simulatie, S_p is de overleving van de ouders tot het volgende broedseizoen, $R(t)$ is het gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per paar per jaar, en S_j is de overleving van jongen van uitvliegen naar het volgende broedseizoen. De jongen worden met 0.5 vermenigvuldigd omdat twee jongen nodig zijn om een nieuw paar te vormen. In deze simulatie veronderstellen we S_p en S_j constant (respectievelijk 0.40 en 0.225, deze getallen zijn gekozen omdat ze een goede fit geven en ze in de range liggen die Summers-Smith (1995) geeft). Het aantalsverloop wordt dus geheel bepaald door het aantal paren waarmee we beginnen en het aantal jongen dat per jaar uitvliegt. Lijn en open punten: de gesimuleerde aantallen; stippellijn en gesloten punten: werkelijke aantallen. *Results of a simulation of the population dynamics of Tree Sparrows. In the simulation the population fluctuations only depend on the measured between-year variation in reproductive success. Numbers were calculated as $N(t+1) = N(t) \cdot (S_p + R(t) \cdot S_j \cdot 0.5)$, where N is the population size, S_p is the between year survival of parents, R is the number of fledglings per pair, and S_j is the survival from fledging to breeding. S_p and S_j were assumed to be constant through time (0.40 and 0.225 respectively), and the dynamics are solely determined by variation in reproductive success. Solid line and open dots: simulated numbers; dashed line and solid dots: the real numbers.*

We weten niets over hoeveel Ringmussen niet in nestkasten broedden, en of de toename in de loop van de jaren zestig komt door een overschakeling naar nestkasten van vogels die daarvoor in natuurlijke holtes broedden. Dit lijkt echter niet erg waarschijnlijk omdat op het moment van vestiging er al tien jaar grote aantallen nestkasten in het terrein aanwezig waren.

De toe- en afname van Ringmussen op de zuidelijke Hoge Veluwe correleert zeer sterk met het aantal uitgevlogen jongen per paar per jaar. Ook de experimentele verlaging van het aantal uitgevlogen jongen per paar past mooi in dit

beeld. Met een eenvoudig populatiemodel illustreren we hoe sterk het effect kan zijn van de variatie in reproductie op de populatiedynamica. Deze simulatie levert een aantalsverloop dat bijzonder sterk lijkt op wat we vonden in de werkelijke populatie (figuur 6). De goede gelijkenis is een sterke indicatie dat de toe- en afname niet hun oorzaak hebben in veranderingen in overlevingskans, omdat we die in het model constant veronderstellen, maar worden veroorzaakt door veranderingen in reproductief succes. Deze veranderingen vonden niet plaats gedurende het eerste broedsel, maar het percentage en het succes van latere broedsels daalde dramatisch (figuur 4). Het lijkt er dus op dat vanaf begin jaren tachtig de omstandigheden later in het broedseizoen sterk zijn verslechterd, dat er daardoor minder jongen werden grootgebracht en de populatie als gevolg daarvan afnam.

Dat een verlaging van het reproductief succes inderdaad een zeer sterk effect in deze populatie kan hebben, laat de experimentele verlaging van het aantal uitgevlogen jongen zien. Dit wijst erop dat we te maken hebben met een heel lokale populatie, waarin eventuele tekorten niet worden aangevuld door immigranten uit omliggende terreinen. De vraag is ook of de experimentele verlaging van het aantal uitgevlogen jongen de gehele oorzaak is van de populatieafname. In een aantal andere Nederlandse populaties vinden we een zelfde patroon van plotselinge, sterke afname, ruwweg tussen 1975 en 1985 (met uitzondering van de Zuid Ginkel waar de populatie eind jaren zestig piekte; figuur 7). Voor zover wij weten is in deze populaties niet ingegrepen en toch vertonen zij een afname die vaak even dramatisch en snel was als op de Hoge Veluwe. In een aantal van deze populaties is ook sprake van een snelle toename, waarbij de grootste toename in 1970-72 lijkt te liggen. Ook in Groot-Brittannië en Duitsland zijn Ringmussen sterk toegenomen in de jaren zestig en zeventig, om daarna weer even snel af te nemen (Winkel 1994, Summers-Smith 1995), wat er op wijst dat we niet met een verandering in de lokale omstandigheden hebben te maken maar met iets dat zich over een groot deel van west-Europa uitstrekte.

De vraag is welke ecologische factoren de Ringmussen eerst in aantal deed toenemen en daarna weer zo'n snelle achteruitgang veroorzaakte. Hieronder zullen we in het kort bespreken hoe de drie in de inleiding genoemde hypothesen deze patronen kunnen verklaren.

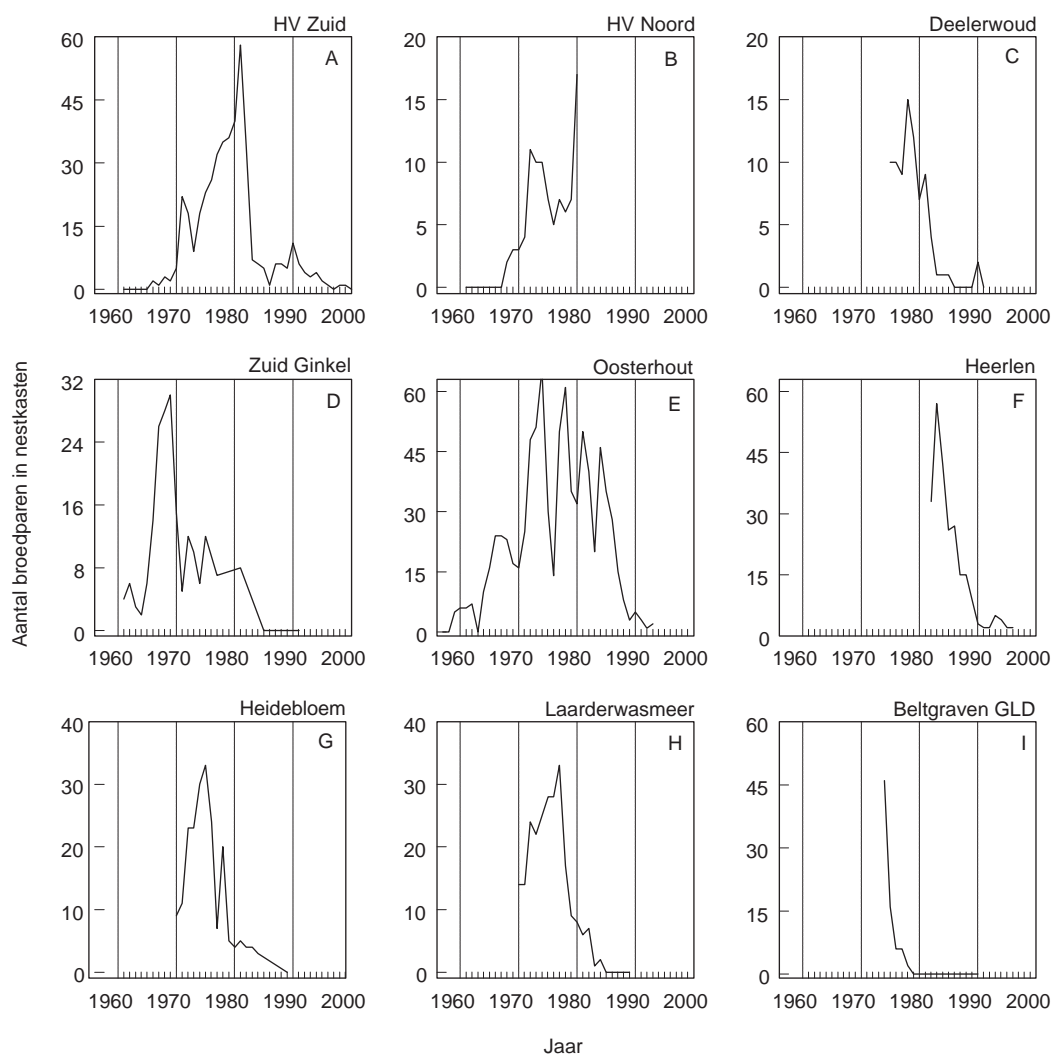
Intensivering van de landbouw In de laatste 30 jaar heeft een sterke omschakeling plaatsgevonden van graanteelt naar het verbouwen van maïs. Stoppelvelden met achtergebleven graankorrels zijn zeldzaam geworden en een zaadeter als de Ringmus kan hierdoor sterk zijn beïnvloed. Ook het verdwijnen van de meeste akkeronkruiden (en vooral hun zaden) kan een belangrijke vermindering van het voedsel van Ringmussen hebben betekend. Deze verandering in landgebruik zou kunnen verklaren waarom Ringmussen zo sterk zijn afgenomen, maar kan moeilijk verklaren waarom ze daarvoor zo sterk zijn toegenomen. De veranderingen in de landbouw in de jaren zestig en zeventig lijken geen verbetering voor de Ringmussen te zijn geweest, maar desondanks deden de Ringmussen het in die tijd uitstekend. Dat de afname het gevolg zou zijn van het verlaagde voedselaanbod op akkers lijkt ook in tegenpraak te zijn met het idee dat de afname (en toename) niet het gevolg was van veranderingen in overleving, maar hun oorzaak hadden in veranderingen in reproductie. Ringmussen voeren hun jongen vooral met insecten, en zaden worden pas echt belangrijk nadat de jongen zijn uitgevlogen, hoewel er een indicatie is dat zaden belangrijker worden in latere broedsels (Summers-Smith 1995). Intensivering van de landbouw zou wel een mogelijke verklaring voor de verlaging van het reproductief succes kunnen zijn indien Ringmussen in de broedtijd veel in akkerranden op insecten foerageren. Echter, ook dan is de aantalstoename moeilijk te verklaren, want het lijkt onwaarschijnlijk dat insecten in akkerranden zijn toegenomen in de jaren zestig en zeventig, de hoogtijdagen van de meest persistente insecticiden.

Bestrijdingsmiddelen Ophoping van de bestrijdingsmiddelen kan een dramatisch effect op de reproductie hebben, zoals is aangetoond voor veel roofvogelsoorten (Newton 1979). Voor Ringmussen lijkt deze verklaring onwaarschijnlijk voor het lagere reproductieve succes. De afname vond immers plaats op het moment dat de ergste boosdoeners als DDT en Dieldrin al enkele jaren in de ban waren gedaan. De meeste roofvogels die het ergst te lijden hadden gehad van deze stoffen kropen op dit moment al weer uit het dal (Bijlsma 1993). Het is natuurlijk mogelijk dat andere bestrijdingsmiddelen die vooral zaadeters treffen belangrijk werden,

maar het lijkt ons onwaarschijnlijk dat ze dit alleen bij de latere broedsels deden.

Toename van roofvogels Een direct gevolg van het gebruik van de eerder genoemde bestrijdingsmiddelen is dat veel roofvogelsoorten afnamen in de jaren vijftig en zestig. Het verbod op deze bestrijdingsmiddelen zorgde al snel voor een spectaculair herstel, dat vooral eind jaren zeventig, begin jaren tachtig zijn beslag kreeg (Bijlsma 1993). Ringmussen worden veel gegeten door Sperwers en Boomvalken *Falco subbuteo* (Tinbergen 1946, Bijlsma 1993) en in Groot-Brittannië correleren de aantallen Sperwers en Ringmussen sterk met elkaar: de toename van de Ringmus volgt op de afname van de Sperwer en wanneer deze laatste weer toeneemt, neemt de Ringmus sterk af (Summers-Smith 1995). Ook de ruimtelijke patronen wijzen op dit verband: in regio's in Groot-Brittannië waar Sperwers later terugkeerden stortte ook de ringmuspopulatie later in. Het aardige aan de sperwerhypothese is dat zij zowel de toe- als afname van Ringmussen kan verklaren. Het nadeel is dat ze veronderstelt dat de toe- en afname vooral worden verklaard uit veranderingen in sterfte en niet zozeer door veranderingen in reproductie. Dit lijkt precies tegengesteld te zijn aan wat wij op de Hoge Veluwe vinden: geen aanwijzing voor verandering in sterfte en wel verandering in reproductie. Het zou mogelijk zijn dat Sperwers het reproductief succes van Ringmussen beïnvloeden doordat ze broedvogels opeten, waardoor er meer broedsels verlaten worden of door één ouder worden verzorgd. Dit zouden we echter ook moeten terugvinden in een lagere overleving van de ouders en het simulatiemodel suggereert dat de veranderingen alleen worden verklaard uit variatie in reproductie. Tevens lijkt de afname van Ringmussen pas op gang te komen nadat Sperwers al weer enige tijd algemeen waren op de zuidelijke Veluwe (Bijlsma 1993). Het lijkt ons dus onwaarschijnlijk dat de afname van Ringmussen in ons studiegebied (alleen) door de terugkeer van de Sperwer is veroorzaakt, maar het is wel mogelijk dat de bijna afwezigheid van Sperwers in de jaren zestig de Ringmussen geholpen heeft om zich in de bosranden van de Veluwe te vestigen.

Geen van bovenstaande hypothesen lijkt een afdoende verklaring te zijn voor de toe- en afname van de Ringmussen, maar wat is er dan wel



Figuur 7. Aantalsverloop van in nestkasten broedende Ringmussen in negen terreinen. a) Hoge Veluwe Zuid (NIOO), b) Hoge Veluwe Noord, c) Deelerwoud (Lensink (Vogelwerkgroep Arnhem eo) 1993), d) Ginkel (Leys et al. 1993), e) Oosterhout (NIOO), f) Heerlen (Pelsers 1996), g) Heidebloem (het Gooi), h) Laarderwasmeer (het Gooi; Vogelwerkgroep het Gooi 1970), i) Beltgraven GLD (Van den Brink 1974). *Population trends of Tree Sparrows in nine nestbox populations throughout The Netherlands.*

aan de hand? Er lijkt vooral iets te zijn veranderd in het late broedseizoen, dat maakt dat Ringmussen minder tweede en derde broedsels beginnen en dat die broedsels ook nog eens minder jongen opleveren. Verandering in de hoeveelheid voedsel die voor de jongen kan worden verzameld lijkt een aannemelijke verklaring, waarbij moet worden aangetekend dat dit niet zou gelden voor het eerste broedsel. Het is mogelijk dat Ringmussen voor hun eerste broedsel vooral op rupsen foerageren die dan algemeen zijn op de net uitgelopen bladeren. Hier zal in de loop van de tijd weinig aan zijn veranderd, alleen is deze voedselpiek naar een

vroegere datum verschoven door het warmer worden van het voorjaar (Visser *et al.* 1998) en de Ringmussen lijken ook mooi mee te zijn geschoven. Omdat deze voedselpiek maar van korte duur is, kunnen de Ringmussen hier niet van profiteren voor tweede en derde broedsels en het kan zijn dat deze alternatieve voedselbronnen zijn afgenomen. Het ingewikkelde aan deze verklaring is dat veel van de onderzochte ringmuspopulaties plotseling instortten en het lijkt onwaarschijnlijk dat in enkele jaren een voedselbron opeens zo schaars kan worden dat een populatie daardoor uitsterft.

Een laatste mogelijkheid die we kort willen

noemen is dat een ziekte of parasiet een grote invloed zou kunnen uitoefenen. We hebben hier geen directe aanwijzingen voor, maar in Polen correleert het nestsucces sterk met de aanwezigheid van allerlei parasieten in het nest (Pinowski *et al.* 1988, Newton 1998). Omdat een dergelijke parasietenpopulatie zich na de winter moet opbouwen, kan het zijn dat er geen effecten worden gemeten gedurende het eerste broedsel, maar dat latere broedsels hier wel onder lijden. Dit kan helemaal het geval zijn bij Ringmussen die over het algemeen sterk plaatstrouw zijn en voor latere broedsels vaak dezelfde nestkast gebruiken als voor eerdere broedsels. Een invasie van parasieten kan de populatie in korte tijd doen afnemen en deze afname kan over een groot geografisch gebied optreden waarbij er wel variatie bestaat in het moment dat dit gebeurt. Het is verder mogelijk dat er cycli ontstaan tussen parasiet en gastheer en deze verklaring zou ook de toename kunnen verklaren. Het is interessant dat Ringmussen ook historisch grote aantalschommelingen hebben ondergaan (Summers-Smith 1995), wat tevens mogelijk veroorzaakt wordt door een evolutionaire 'wapenwedloop' tussen gastheer en parasiet.

In tegenstelling tot de hier beschreven situatie lijkt de Britse populatie vooral te zijn afgenomen door verhoogde sterfte (Summers-Smith 1995). De aantallen daalden terwijl reproductie juist toenam (Baillie *et al.* 2001). De verhoogde sterfte lijkt daar voor een belangrijk deel te wijten te zijn aan de afname van zaden door het gebruik van herbiciden en veranderingen in gewaskeuze (Summers-Smith 1995, Newton 1998) en mogelijk door predatie door Sperwers (Summers-Smith 1995). Hoewel wij slechts indirecte aanwijzingen hebben dat sterfte geen rol heeft gespeeld, is het goed mogelijk dat er geografische verschillen zijn in de oorzaken van de populatiefluctuaties.

Op grond van de bestaande gegevens kunnen we geen harde conclusie trekken over wat de ecologische oorzaak is van de opvallende toename van de Ringmus en de dramatische afname ruim tien jaar later. Hoewel een enkele verklaring voor zowel toe- als afname mooi en simpel zou zijn, is het goed mogelijk dat beide fasen een totaal verschillende oorzaak hebben en dat gelijktijdig effecten van heel verschillende oorsprong een rol hebben gespeeld. Het lijkt wel duidelijk dat de oorzaak moet worden gezocht in de broedtijd en dat de overleving niet

sterk is veranderd, wat er op zou wijzen dat het gebrek aan zaden in de winter en de verhoogde predatiekans niet zeer belangrijk zijn geweest. Daarbij willen we benadrukken dat hierin lokale verschillen kunnen bestaan, zoals de Britse situatie laat zien waar de aantalsafname wel lijkt te komen door verhoogde sterfte.

Dankwoord

We zijn het bestuur van het Nationale Park De Hoge Veluwe zeer erkentelijk voor de toestemming om nu al bijna 50 jaar op hun terrein nestkastenonderzoek te doen. De gegevens op de Hoge Veluwe zijn door de jaren door tal van medewerkers van het Nederlands Instituut voor Ecologie verzameld. Zonder de aanhoudende inspanning van tal van vrijwilligers in andere nestkasterreinen zou het onmogelijk zijn geweest om de patronen op de Hoge Veluwe in een groter kader te plaatsen. Rob Bijlsma, Arnold van den Burg en Wendy Schuurman gaven commentaar op een eerdere versie van dit artikel.

Literatuur

- Baillie S. R., Crick H. Q. P., Balmer D. E., Bashford R. I., Beaven L. P., Freeman S. N., Marchant J. H., Noble D. G., Raven M. J., Siriwardena G. M., Thewlis R. & Wernham C. V. 2001. Breeding birds in the Wider Countryside: their conservation status 2000. BTO Research Report 252. BTO, Thetford.
- van Balen J. H. 1973. A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61: 1-93.
- Bijlsma R. G. 1993. Ecologische atlas van de Nederlandse roofvogels. Schuyt en Co., Haarlem.
- Bijlsma R. G., Hustings F. & Camphuysen C. J. 2001. Algemene en schaarse vogels van Nederland (Avifauna van Nederland 2). GMB Uitgeverij/KNNV Uitgeverij, Haarlem/Utrecht.
- van den Brink B. 1974 e.v. Jaarverslagen Nestkastenonderzoek.
- van Dijk A. J., Boele A., Hustings F., Zoetebier D. & Meijer R. 1999. Broedvogel Monitoring jaarverslag 1996-97. Sovon-monitoringsrapport 1999/03. Sovon, Beek-Ubbergen.
- Hagemeijer E. J. M. & Blair M. J. 1997. The EBCC atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance. T & AD Poyser, London.
- Lensink R. (Vogelwerkgroep Arnhem eo) 1993. Vogels in het hart van Gelderland. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Leys H. N., Sanders G. M. & Knol W. C. 1993. Avifauna van Wageningen en wijde omgeving. KNNV Vogelwerkgroep Wageningen, Wageningen.

- Newton I. 1979. Population ecology of raptors. Poyser, Berkhamsted.
- 1998. Population limitation in birds. Academic Press, New York.
- Pelsers J. 1996. Jaarverslag 1996. Vogelwerkgroep IVN Heerlen.
- Pinowski J., Mazurkiewicz M., Malyszko E., Pawiak R., Kozłowski S., Kruszczyk A. & Indykiewicz P. 1988. The effect of micro-organisms on embryo and nestling mortality in House Sparrow (*Passer domesticus*) and Tree Sparrow (*Passer montanus*). In J. M. Pinkowski & J. D. Summers-Smith. Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Current topics in Avian Biology, pp. 273-282. Bonn.
- Summers-Smith J. D. 1995. The Tree sparrow. J. Denis Summers-Smith, Guisborough.
- Tinbergen L. 1946. De Sperwer als roofvijand van zangvogels. Ardea 34: 1-213.
- Visser M. E., van Noordwijk A. J., Tinbergen J. M. & Lessells C. M. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in Great Tits (*Parus major*). Proc. R. Soc. Lond. B 265: 1867-1870.
- Vogelwerkgroep het Gooi 1970 e.v. Jaarverslagen Nestkastonderzoek.
- Wesokowski T. 1991. Bedeutung des Bruterfolgs für die Abnahme des Feldsperlings *Passer montanus* in der Schweiz. Orn. Beob. 88: 253-263.
- Winkel W. 1994. Zur langfristigen Bestandsentwicklung des Feldsperlings (*Passer montanus*) im Braunschweiger Raum. Vogelwarte 37: 307-309.
- Christiaan Both^{1,2}, Marcel E. Visser¹ & Hans van Balen¹
- ¹Nederlands Instituut voor Ecologie, Postbus 40, 6666 ZG Heteren, c.both@nioo.knaw.nl
- ²Dieroecologie, Rijksuniversiteit Groningen, Biologisch Centrum.

The rise and fall of an Eurasian Tree Sparrow population

Eurasian Tree Sparrows established themselves as breeding birds in nestboxes in the Hoge Veluwe area in 1966, and the population grew strongly during the next 15 years. In the early eighties population numbers crashed in just a few years, and have not recovered since. In this paper we aim to explain the demographic causes of this observed population growth and crash. Population growth rate was strongly related to the annual number of fledged offspring per pair, and the four years in which reproductive success was experimentally reduced, support the idea that the observed population fluctuations are a result of variation in the number of fledged offspring. During the population growth phase, the reproductive success of first broods was equal to that in the period of decline, but the probability to produce a second and third brood as well as their success were higher during population growth than after the crash. The population crash coincided with three years in which reproductive success was experimentally reduced. In a simple simulation model we showed that the population dynamics could be the result of the observed fluctuations in reproductive suc-

cess, without any additional change in mortality, suggesting that reproduction and not mortality is the cause of the observed dynamics.

We consider different hypotheses that can account for the observed rise and fall of this Eurasian Tree Sparrow population. Intensification of agriculture and its subsequent reduction in seeds seems not important because that would mostly affect survival and not so much reproduction. Adverse effects of pesticides on reproduction were considered unlikely, since the sparrows increased during the period when the most persistent pesticides were used, and the effect was not found on the first broods. An increase in Sparrowhawk predation can in principle explain both the decrease and the increase of the Eurasian Tree Sparrows, but our results point in the direction of reproduction, and not mortality, being the most important factor driving the population dynamics. We discuss the possibilities that insect food abundance during the late breeding season may have declined, or that diseases or parasites have increased. Our results are in contrast to what happened in Britain, where the Eurasian Tree Sparrows probably declined as a result of decreased survival, and where reproduction increased simultaneously.