



De lepelaarpopulatie van de Wadden komt het einde van de groei in zicht?

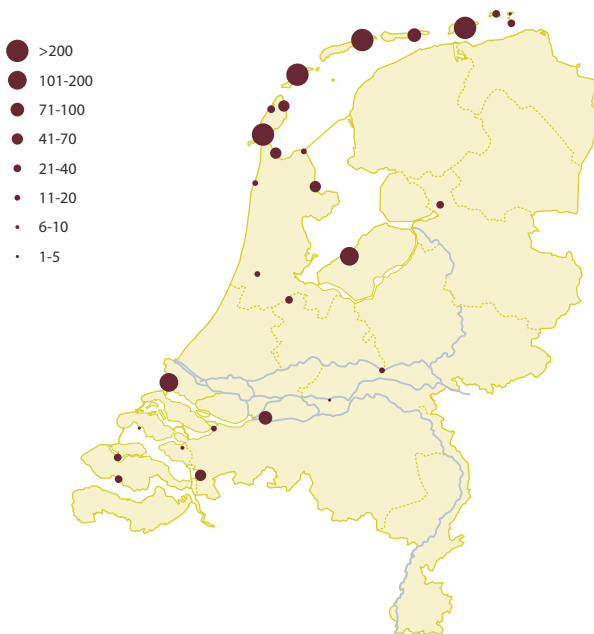
Arie Ouwerkerk

Na een dieptepunt van ca. 150 broedparen in 1968 is het aantal Lepelaars in Nederland gestaag gaan toenemen. In het broedseizoen van 2008 werden 1907 paren geteld, waarvan 1179 op de Waddeneilanden. Hier bekijken we de groei van de populatie op de Waddeneilanden in meer detail en proberen we te voorspellen hoe lang deze groei nog zal voortduren. We doen dat door op grond van de resultaten van een langlopend kleurringproject en waarnemingen aan het broedsucces een populatiemodel op te stellen. Het model voorspelt dat het aantal broedparen op de Waddeneilanden zal stabiliseren rond 1375, doordat de jaarlijkse overleving van volwassen Lepelaars afneemt naarmate de populatie groeit.

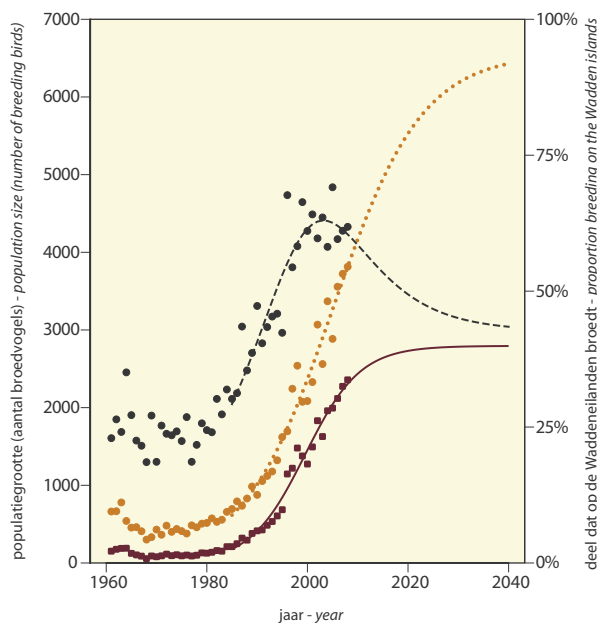
Tamar Lok, Otto Overdijk, Harry Horn & Theunis Piersma

Het gaat goed met de Nederlandse Lepelaars *Platalea leucorodia*. Na een dieptepunt van ca. 150 broedparen in 1968 is het aantal broedende Lepelaars in de afgelopen decennia gestaag toegenomen (van der Hut 1992, Voslamber 1994, Overdijk 1999, Overdijk & Horn 2005). In 2008 kwamen, verspreid over 29 kolonies, 1907 paren tot broeden (figuur 1). Dit is ongeveer 30% van de totale West-Europese populatie, die verspreid is van Zuid-Spanje tot Noord-Denemarken. Nederland heeft daarmee een belangrijke verantwoordelijkheid voor het behoud van de Lepelaar.

De groei van de populatie is onder andere te danken aan een verbod, begin jaren zeventig van de vorige eeuw, op het gebruik van een aantal gifstoffen (zoals DDT) in de landbouw (van der Hut 1992). Daarnaast is de afgelopen decennia veel aandacht besteed aan de voedselvoorziening van Lepelaars. Lepelaars zijn in het vroege voorjaar grotendeels afhankelijk van de beschikbaarheid van trekkende Driedoornige Stelkelbaarzen *Gasterosteus aculeatus* die in de winter



Figuur 1. Verspreiding en grootte (aantal broedparen) van broedkolonies van de Lepelaar in 2008. Bronnen: Natuurmonumenten (Zwanenwater, De Schorren, Schiermonnikoog, Quakjeswater, De Wieden, Vechtplassen, Veerse Meer), Staatsbosbeheer (Texel, Vlieland, Terschelling, Rottum, Onderdijk, Biesbosch, Oostvaardersplassen); It Fryske Gea (Ameland), Zeeuws landschap (Markiezaat), Landschap Noord Holland (Balgzand) en Werkgroep Lepelaar. *Distribution and size (number of breeding pairs) of Spoonbill breeding colonies in 2008.*



Figuur 2. Groei van de totale Nederlandse broedpopulatie en de populatie op de Waddeneilanden. Gefitte lijnen zijn de logistische groeicurves voor Nederland (gestippelde lijn) en de Waddeneilanden (doorgebroken lijn) en het voorspelde percentage van de populatie dat op de Waddeneilanden broedt (gestreepte lijn). *Growth of the total Dutch breeding population and the population on the Wadden Sea islands. Fitted lines are the logistic growth curves for the Netherlands (dotted line) and the Wadden Sea islands (solid line) and the predicted proportion of the population breeding on the Wadden Sea islands (dashed line).*

op zee verblijven en in het vroege voorjaar de boezemwateren en (polder)slootjes binnenzwemmen om hier te paaieren. Deze stekelbaarzen zijn een stuk groter dan de niet-trekkende Drie- en Tiendoornige Stekelbaarzen *Pungitius pungitius* en daardoor aantrekkelijker als hapje voor de Lepelaar (Kemper 1995). In het verleden zijn echter veel doorgangen van zout naar zoet afgesloten waardoor de migratie van deze stekelbaarzen sterk werd belemmerd. Tegenwoordig zijn deze overgangen op veel plaatsen weer hersteld (Schutte & den Boer 1999) en is de beschikbaarheid van trekkende Driedoornige Stekelbaarzen toegenomen (de Nie 1997, Jager 1999, Wintermans 1998).

Het herstel van de Nederlandse lepelaarpopulatie moest na 1968 even op gang komen, maar begon halverwege de jaren tachtig goed door te zetten (figuur 2). Daarbij trad een duidelijke verandering op in de verspreiding van de kolonies: steeds meer Lepelaars gingen broeden op de Waddeneilanden (figuur 2). Sinds 1996 broedt hier meer dan de helft van de Nederlandse populatie. De laatste jaren ligt dit percentage rond 62%: van de 3814 vogels die in 2008 tot broeden kwamen, broedden er 2358 op de Waddeneilanden.

Waarom zijn de Waddeneilanden nu ineens zo populair? Hoewel historische gegevens ontbreken lijkt het aannemelijk dat er vroeger (vóór de 19^e eeuw) ook Lepelaars op de Waddeneilanden hebben gebroed. In die tijd was er echter nog geen verbod op eieren rapen, wat bij een grondbroedende kolonievogel al snel desastreus gevolgen heeft. Naast het tegenwoordige verbod op het rapen van lepelaareieren zijn de belangrijkste broedkolonies volledig afgesloten voor publiek. Een groot voordeel van de Waddeneilanden is dat Vossen *Vulpes vulpes* – de belangrijkste predatoren van lepelaareieren en -jongen – er niet voorkomen. Hoewel Vossen op het vasteland altijd al voorkwamen, zijn ze er de laatste decennia sterk in aantal toegenomen (Mulder 1992, Stubbe 1999). Bovendien zijn broedgebieden zoals het Naardermeer (NH) en de Oostvaardersplassen (FI) door toegenomen ontsluiting en verdroging beter toegankelijk geworden voor Vossen, die nu geen grote aaneengesloten moerasgebieden meer hoeven te trotseren om de nesten te bereiken. Daarnaast heeft het broeden in de nabijheid van de Waddenzee het voordeel dat in de loop van het voorjaar een grote hoeveelheid voedsel in de Waddenzee beschikbaar komt in de vorm van garnalen.

De groei van zowel de Nederlandse populatie als die op de Waddeneilanden blijkt vanaf 1985 het beste te worden beschreven door een logistische groeicurve. Logistische populatiegroei wordt gekenmerkt door een in eerste instantie steeds sneller ('exponentieel') verloop, dat na verloop van tijd afvlakt in de richting van een maximale populatiegrootte. Bij de Lepelaars was de groei min of meer exponentieel tussen 1985 en 2000 en begon hij daarna af te vlakken; de aantallen nemen nog steeds toe maar niet meer versnellend.

Tabel 1. Aantal jonge Lepelaars gekleurringd op Vlieland, Terschelling en Schiermonnikoog. *Number of young Spoonbills colour-ringed on the islands of Vlieland, Terschelling and Schiermonnikoog.*

	'88	'89	'90	'91	'92	'93	'94	'95	'96	'97	'98	'99	'00	'01	'02	'03	'04	'05	'06	'07
Vlieland	52	55	75	92	147	145	144	0	115	43	0	57	1	57	29	18	53	46	68	50
Terschelling	57	75	69	70	112	110	141	0	104	74	54	64	45	53	25	50	47	84	42	19
Schiermonnikoog	0	0	0	0	0	0	0	0	0	103	145	195	124	136	78	140	148	116	211	243

Een logistische curve veronderstelt dat de S-vorm van de populatiegroei symmetrisch is in het middelpunt, zodat de aantalsontwikkeling in de beginperiode kan worden gespiegeld om die aan het einde te voorspellen. De op waargenomen lepelaaraantallen gebaseerde groeicurves voorspellen dat, hoewel de groei van de waddenpopulatie veel sneller verliep dan die elders in Nederland, de waddenpopulatie ook sneller zal afvlakken, naar een maximum van 2780 broedvogels ten opzichte van 6553 in de gehele Nederlandse populatie (figuur 2).

Het nadeel van deze theoretische groeimodellen is dat ze een bepaald fenomeen beschrijven maar geen rekening houden met (en ons niets leren over) de onderliggende mechanismen: overleving, broedsucces en migratie. In dit artikel willen we proberen om de groei van de populatie te begrijpen en voorspellen op grond van schattingen van overleving en broedsucces. Daarbij kijken we naar veranderingen in overleving en broedsucces over de tijd en in relatie tot populatie- en koloniegrootte. Vooral dat laatste heeft onze interesse omdat als overleving of broedsucces samenhangen met de populatiegrootte (ofwel 'dichtheidsafhankelijk' zijn) dit kan leiden tot een stabilisatie van de populatie op de lange termijn. Ons model maakt het mogelijk om voorspellingen te doen over de toekomstige populatieontwikkeling, die zijn gebaseerd op kennis over de onderliggende processen en niet op een veronderstelde vaste vorm van de groeicurve. Ook krijgen we zo meer inzicht in de effecten van veranderingen in broedsucces en overleving op de populatie. De nadruk zal liggen op de waddenlepelaars omdat (1) het grootste deel van de Nederlandse populatie op de Waddeneilanden broedt en (2) het kleurringprogramma in het verleden geconcentreerd was op de Waddeneilanden.

Kleurringproject

In 1982 is een kleurringproject opgezet op Vlieland en Terschelling, waarbij jonge Lepelaars voor het uitvliegen in de broedkolonie van individueel herkenbare kleurringen worden voorzien (Ernst Poorter tot 1994 en Harry Horn). Sinds 1997 wordt ook op Schiermonnikoog gekleurringd (Otto Overdijk). 90% van alle gekleurringde vogels is geboren op deze drie eilanden. In de laatste jaren is het project uitgebreid naar enkele kolonies aan de vaste wal, om deze in de toekomst met de waddenkolonies te kunnen vergelijken.

Voor details over het kleurringstelsel van de Lepelaars zie www.werkgroeplepelaar.nl/kleurringen.htm.

Het aantal geringde jongen per kolonie is weergegeven in tabel 1. Hun leeftijd is exact bekend omdat ze als jong zijn geringd. Het aflezen van deze ringen gebeurt voor het overgrote deel door enthousiaste vrijwilligers en is van groot belang om een goed beeld te krijgen van overleving, dispersie en gebiedsgebruik tijdens het broedseizoen, de trek en in de overwinteringsgebieden. Ook kan zo de leeftijd worden bepaald waarop Lepelaars voor het eerst tot broeden komen.

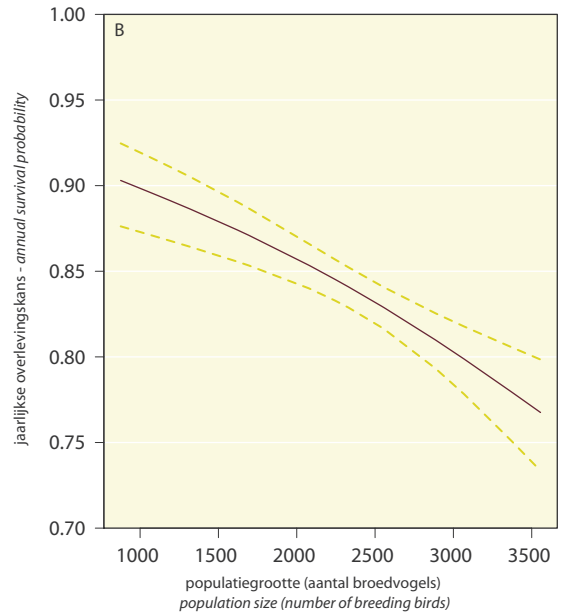
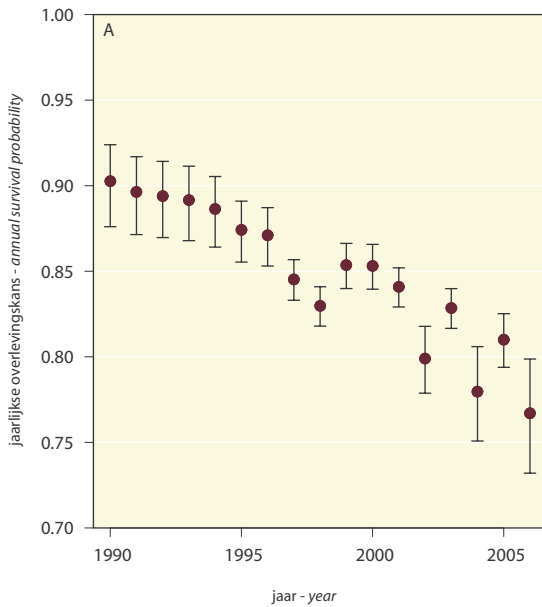
Het populatiemodel

We nemen voor ons populatiemodel aan dat er geen immigratie of emigratie plaatsvindt. Een van de resultaten uit het kleurringproject is dat Lepelaars tamelijk plaatstrouw zijn: 66% van de vogels broedt in de kolonie waar ze geboren zijn en verandert tussen jaren niet van broedkolonie. Van de Lepelaars die ergens anders gaan broeden broedt het merendeel niet verder dan 50 km van de geboortekolonie.

Het totale aantal broedvogels in een bepaald jaar wordt in het model voorspeld door het aantal broedvogels in het vorige jaar te vermenigvuldigen met de jaarlijkse overlevingskans van deze broedvogels en het aantal in dat jaar rekruterende (voor het eerst tot broeden komende) vogels daarbij op te tellen. Dit aantal rekruterende vogels wordt bepaald door het broedsucces in de voorgaande jaren, de jaarlijkse overlevingskans van subadulten en de leeftijd waarop Lepelaars voor het eerst beginnen met broeden. Het totale aantal jongen dat in een bepaald jaar wordt grootgebracht is het aantal broedparen vermenigvuldigd met het aantal jongen dat in dat jaar gemiddeld per broedpaar uitvliegt. Hieronder wordt aan de hand van de veldwaarnemingen achterhaald welke waarden we voor deze parameters in het populatiemodel moeten invullen.

Adulte overleving

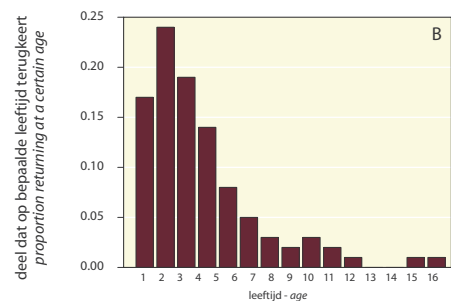
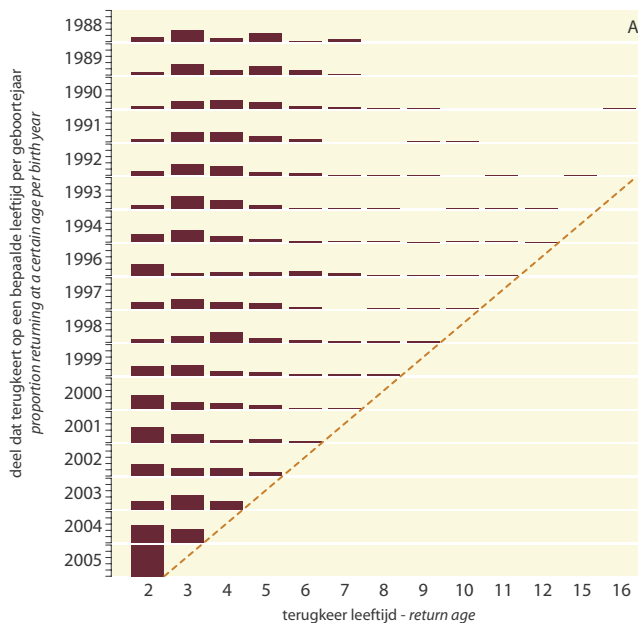
Vanaf het moment dat Lepelaars als adult zijn teruggekeerd naar hun broedgebied kan hun jaarlijkse overleving worden geschat met de 'vangst-terugvangstmethode', met behulp van het computerprogramma MARK (White & Burnham 1999). Elke gekleurringde vogel krijgt vanaf het moment dat deze is teruggekeerd naar Nederland en voor het eerst wordt afgelezen een persoonlijke *capture history* waarin staat of hij in een bepaald jaar wel of niet is gezien. Aan de



Figuur 3. Voorspelde jaarlijkse overlevingskansen (met 95%-betrouwbaarheidsinterval) van volwassen Lepelaars volgens het model waar overleving afhangt van de totale Nederlandse populatiegrootte. (a) Overlevingskans over de jaren, (b) overlevingskans als functie van populatiegrootte. *Predicted annual survival probabilities of adult Spoonbills according to the model with survival depending on the total Dutch population size. (a) Survival probability (\pm 95% confidence interval) over the years; (b) Survival probability as a function of population size.*

hand van de *capture histories* van alle geringde Lepelaars uit alle jaren is een schatting gemaakt van de waarneem- en overlevingskansen in elk jaar en gekeken welke factoren hierop van invloed zijn geweest. Het schatten van de waarneemkans is van belang omdat niet alle overlevende vogels elk jaar daadwerkelijk worden afgelezen, en als hiermee geen rekening wordt gehouden er dus vogels onterecht

dood worden verondersteld. De waarneemkans kan afhangen van jaar (in het ene jaar zijn er meer ringaflezers actief dan in het andere), broedkolonie (in sommige broedkolonies zijn Lepelaars beter af te lezen dan in andere) en geslacht (mannetjes foerageren mogelijk op verschillende plekken of op andere tijdstippen dan vrouwtjes). Voor het populatiemodel zijn we geïnteresseerd in de vraag of en hoe



Figuur 4. (a) Verdeling van terugkeerleeftijden (aandeel van alle teruggekeerde jongen dat terugkeert op een bepaalde leeftijd) van jonge Lepelaars per geboortjaar. De diagonale stippellijn geeft de leeftijd in 2007 (het laatst gebruikte observatiejaar voor de analyses) weer van jongen geboren in elk jaar. Hogere terugkeerleeftijden dan de lijn aangeeft kunnen dus niet voorkomen. (b) Gemiddelde verdeling van terugkeerleeftijden, gecorrigeerd voor jaarlijkse overlevingskans van subadulten. *(a) Distribution of return ages over cohorts (hatching years). The diagonal line represents the age in 2007 (last observation year used in analyses) of young born in each year; no birds can be observed to first return when older than these. (b) Average distribution of return ages (corrected for annual survival probability of subadults)*

overleving is veranderd over de jaren of in samenhang met de populatiegrootte. Zo ontstaat een groot aantal mogelijke overlevingsmodellen die verschillen in de manier waarop overlevingskansen en waarneemkansen variëren in relatie tot de hiervoor genoemde factoren. Hieruit selecteerden wij het meest spaarzame model: het model dat het beste past op de waarnemingen met zo min mogelijk parameters. Lepelaars geboren vanaf 1988 zijn gebruikt in de analyse, omdat vanaf dat jaar jaarlijks een voldoende aantal jongen is geringd om eventuele variatie in overleving tussen jaren nauwkeurig te kunnen schatten.

In het beste model hangt de overlevingskans af van de populatiegrootte van de totale Nederlandse populatie. Overleving neemt af van 90% naar 78% bij een toename van de populatiegrootte van 800 naar 3600 broedvogels (figuur 3). De modellen waarin overleving afneemt met toenemende koloniegrootte of populatiegrootte van alle kolonies op de Waddeneilanden samen passen ongeveer even goed op de waarnemingen als het beste model. Deze drie modellen beschrijven de afleesgegevens significant beter dan de modellen waarin overleving constant is, afneemt over de jaren of per jaar apart wordt geschat.

Terugkeerleeftijd, overleving en rekrutering van subadulten

Uit ringaflezingen van broedvogels blijkt dat Lepelaars op zijn vroegst in hun vierde levensjaar beginnen met broeden. De meeste Lepelaars blijven voor die tijd in hun overwinteringsgebied. Een deel keert echter al eerder terug naar hun broedgebied. Op Schiermonnikoog worden bijvoorbeeld dikwijls onvolwassen dieren in de kolonie waargenomen die geen nest hebben, maar mogelijk het gebied verkennen voor toekomstige broedpogingen.

De verdeling van terugkeerleeftijden over de jaren is te zien in figuur 4a. Daarin is ook te zien dat voor het berekenen van gemiddelde terugkeerleeftijd, en voor analyse van eventuele veranderingen hierin in de tijd, de recente jaren niet kunnen worden meegenomen. Het lijkt alsof de dieren in recente jaren op vroegere leeftijd terugkomen (zie ook Bauchau *et al.* 1998), maar dit wordt veroorzaakt doordat de Lepelaars die op latere leeftijd zullen terugkeren deze leeftijd simpelweg nog niet hebben bereikt. De diagonale lijn geeft de leeftijd weer van de jongen uit verschillende jaren in 2007 (laatst gebruikte observatiejaar voor analyses). Daarom zijn de analyses beperkt tot de periode 1988-2000. In deze periode blijken Lepelaars op steeds jongere leeftijd terug te keren (lineaire regressie, $P=0.004$). Zoals eerder genoemd beginnen Lepelaars echter op zijn vroegst in hun vierde levensjaar met broeden. Dieren die in hun derde levensjaar al terugkeren doen dus nog niet mee aan de reproductie en verschillen voor de populatiemodellen daarom niet van dieren die pas in hun vierde levensjaar terugkeren. De leeftijd van de eerste broedpoging blijkt niet te zijn ver-

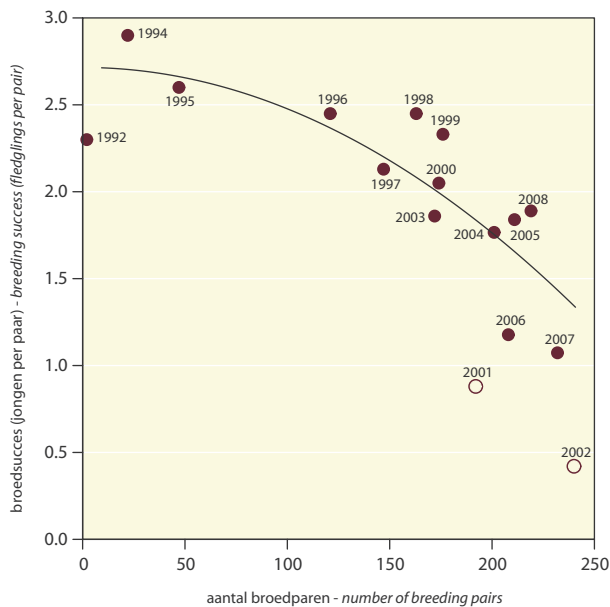
anderd over de jaren ($P=0.09$) of in relatie tot populatiegrootte ($P=0.57$), als we aannemen dat de dieren die in hun derde levensjaar zijn teruggekeerd, in hun vierde levensjaar beginnen met broeden en dat alle oudere dieren beginnen met broeden in het jaar waarin ze voor het eerst zijn waargenomen. De over de jaren gemiddelde verdeling van terugkeerleeftijden is daarom gebruikt in het model (proportie per leeftijd; figuur 4b).

Slechts een deel van de uitgevlogen Lepelaars overleeft en keert na een aantal jaren terug naar Nederland. De terugkeer kans per jaar hebben we berekend als het percentage van het totaal aantal geringde dieren in een bepaald jaar dat na minimaal twee jaar is teruggezien in het broedgebied. Deze kans blijkt niet te zijn veranderd over de jaren ($P=0.10$) of in relatie tot de populatiegrootte ($P=0.86$). In het model hebben we daarom de gemiddelde terugkeer kans (42%) gebruikt. Met een gemiddelde terugkeerleeftijd van 4.0 jaar betekent dit dat de jaarlijkse overlevingskans van subadulte dieren 80.5% is ($0.805^{4.0}=0.42$). Omdat waarschijnlijk niet alle teruggekeerde dieren ook zijn waargenomen zal de werkelijke overlevingskans nog iets hoger liggen.



Harvey van Diek

Gemiddeld wordt 42% van de als nestjong geringde Lepelaars later teruggezien in Nederland. *On average 42% of all ringed juvenile Spoonbills is resighted in The Netherlands.*



Figuur 5. Broedsucces (aantal vliegvlugge jongen per broedpaar) als functie van het aantal broedparen in de kolonie op Schiermonnikoog. De open punten geven jaren met catastrofale overstromingen weer. *Breeding success (number of fledglings per breeding pair) as a function of number of breeding pairs in the colony on Schiermonnikoog. Open dots represent years with catastrophic floodings.*

Broedsucces

Schattingen van broedsucces zijn gemaakt door het aantal vliegvlugge jongen in (een representatief deel van) de kolonie te tellen en te delen door het aantal nesten (voor een uitgebreide beschrijving van de methode zie Overdijk & Horn 2005). In het Waddengebied is dit alleen consequent bijgehouden voor de kolonie op Schiermonnikoog, vanaf het ontstaan ervan in 1992. Daar bleek het broedsucces sterk samen te hangen met de koloniegrootte, ook als jaren met desastreuze overstromingen (2001 en 2002) niet werden meegenomen (Overdijk & Horn 2005; lineaire regressie, $P < 0.001$; figuur 5). Helaas ontbreken betrouwbare jaarschattingen van broedsucces voor de andere eilanden. Aangezien de draagkracht voor broedvogels mogelijk verschilt tussen eilanden hebben we er daarom voor gekozen om geen dichtheidsafhankelijkheid van broedsucces in het model op te nemen. Het broedsucces varieerde over de jaren tussen 0.5 en 2.6 vliegvlugge jongen per broedpaar. In het model is het geometrisch gemiddelde hiervan gebruikt: 1.67 vliegvlugge jongen per broedpaar.

Voorspelling van het model

Het model voorspelt dat de lepelaarpopulatie op de Waddeneilanden nog zal doorgroeien tot ongeveer 2750 broedvogels (1375 paren; figuur 6). De afvlakking wordt veroorzaakt doordat de overleving dichtheidsafhankelijk is, namelijk afhankelijk van de grootte van de totale Nederlandse broedpopulatie.

DISCUSSIE

Model versus werkelijkheid

De waargenomen groei van de lepelaarpopulatie op de Wadden komt tot 1995 heel goed overeen met de voorspelde populatiegroei aan de hand van de berekende waarden voor overleving en broedsucces (figuur 6). Van 1995 op 1996 groeide de populatie echter ineens veel sneller dan voorspeld. Op grond van kleurringaflezingen kon worden vastgesteld dat dit grotendeels werd veroorzaakt door een grootschalige immigratie van broedvogels uit de Oostvaardersplassen, die deze kolonie in 1996 verlieten in reactie op verstoring door vossen, die de kolonie konden bereiken door een gewijzigd waterbeheer. De kolonie van de Oostvaardersplassen bestond in 1995 uit 660 broedvogels. Hoewel een deel hiervan in 1997 weer terugkeerde naar de Oostvaardersplassen zijn veel Lepelaars op de Waddeneilanden gebleven. In figuur 6 is te zien dat de toevoeging van een immigratie van 400 broedvogels in 1996 aan het model leidt tot een veel betere overeenkomst tussen voorspelling en werkelijkheid. De uiteindelijke populatiegrootte zal er niet door veranderen, omdat de overleving afhankelijk blijft van de totale populatiegrootte en het broedsucces niet verandert. Het evenwicht zal alleen sneller worden bereikt wanneer er veel immigratie is.

Dichtheidsafhankelijke overleving

De modellen waarin de jaarlijkse overleving van volwassen Lepelaars afhangt van de grootte van de totale Nederlandse populatie, de waddenpopulatie of de broedkolonie, passen significant beter op de gegevens van de kleurringaflezingen dan de modellen waarin overleving constant is of zonder patroon tussen jaren varieert. Dichtheidsafhankelijkheid van de overleving is daarmee aangetoond, maar we kunnen niet onderscheiden op welke schaal dit plaatsvindt.

Om te beginnen is het belangrijk ons te realiseren dat we hier de lokale overleving hebben geschat: we hebben alleen aflezingen uit Nederland gebruikt om overleving te bepalen. Wanneer dieren permanent uit Nederland zijn weggetrokken (bijvoorbeeld om elders te gaan broeden) lijkt het voor deze analyse of ze dood zijn. Sinds 1994 is de broedpopulatie in Duitsland en Denemarken gegroeid van 0 tot 244 broedparen. Door kleurringaflezingen is vastgesteld dat in ieder geval een deel van deze Lepelaars afkomstig was van de Waddeneilanden. Het is echter onwaarschijnlijk dat alle 244 Duitse broedparen uit Nederlandse Lepelaars bestaan: een groot deel hiervan zullen uitgevlogen jongen van Duitse Waddeneilanden zijn die naar hun geboorteplek zijn teruggekeerd om te gaan broeden.

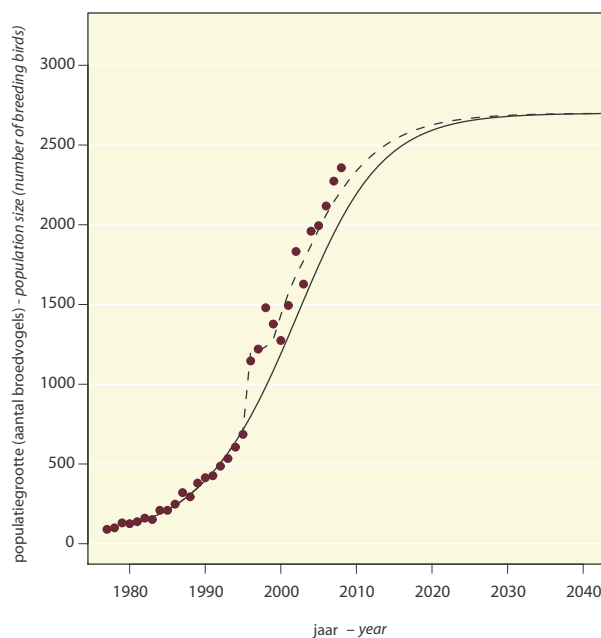
In een eerdere overlevingsanalyse over de periode 1986-1996 werd een constante overlevingskans geschat van 83% (Bauchau *et al.* 1998). Dit is een stuk lager dan de overle-

vingkansens die het dichtheidsafhankelijke model schat voor de jaren 1990-1996 (tussen 87% en 90%). De reden dat we gekozen hebben om de periode 1986-1989 niet mee te nemen in de analyses voor dit artikel is dat er in deze jaren nog heel weinig aflezingsen waren, waardoor de overlevings-schattingen een stuk minder nauwkeurig zijn. Wanneer we deze jaren toch meenemen worden de overlevingskansens in die periode weliswaar laag geschat (61%-74%), maar komt het dichtheidsafhankelijke model nog steeds als beste uit de bus. Op de lange termijn bestaat er dus een afnemende trend in overleving die het beste wordt verklaard door de groei van de populatie. Door jaarlijkse variatie in weers- en voedselomstandigheden varieert de overleving echter ook onafhankelijk van de populatiegrootte.

De vraag is dan hoe en wanneer de dichtheidsafhankelij-heid in de sterfte van volwassen Lepelaars tot stand komt. Verschillende mechanismen kunnen hieraan ten grondslag liggen, waaronder predatie, ziekteoverdracht en voedsel-competitie. Predatie lijkt van weinig belang als oorzaak van sterfte onder volwassen Lepelaars. Bij een hogere dichtheid aan vogels is de kans op ziekteoverdracht per vogel mogelijk groter (zie Newton 1998), maar het voorkomen van ziekte-verwekkers en hun rol in de sterfte van Lepelaars zijn voor-alsnog onbekend. Daarnaast is voedselcompetitie een voor de hand liggend mechanisme voor dichtheidsafhankelijke adulte overleving. De aantallen vogels zijn het grootst tegen het einde van het broedseizoen, wanneer volwassen Lepelaars en uitgevlogen jongen in groten getale samen-komen op nazomerpleisterplaatsen. Het voedselaanbod in het Waddengebied, in deze periode voornamelijk bestaande uit garnalen, is in deze periode echter heel groot (Boddeke 1996). Aannemelijker lijkt dat het voedselaanbod in het vroege voorjaar, wanneer Lepelaars vooral afhankelijk zijn van stekelbaarsjes, meer beperkend is. Ook tijdens het grootbrengen van de jongen, wanneer de energiebehoefte zijn piek bereikt, zou het voedselaanbod beperkend kunnen zijn. Dit zou ook het afnemende broedsucces met toene-mende koloniegrootte op Schiermonnikoog kunnen verklar-en. Meer informatie over de relatie tussen behoefte, aanbod en bereikbaarheid van voedsel vóór, tijdens en na het broed-seizoen is nodig om een beter inzicht te krijgen wanneer voedsel het meest beperkend is.

Als de voedselcompetitie onder Lepelaars zo sterk is, waarom vinden we dan niet veel meer dode volwassen Lepelaars in Nederland? Een slechte conditie hoeft niet di-rect tot sterfte te leiden; mogelijk gebeurt dat pas als de vog-el in een fase van de jaarlijkse cyclus terecht komt waarin voldoende lichaamsreserves van levensbelang zijn, zoals tij-dens de trek. Het is daarom goed mogelijk dat de meeste sterfte pas tijdens de trek plaatsvindt.

Daarnaast zou de dichtheidsafhankelijkheid van overle-ving ook op nog grotere ruimtelijke schaal tot stand kunnen



Figuur 6. Waargenomen (punten) en voorspelde (lijnen) populatiegroei van Lepelaars op de Waddeneilanden. De doorgetrokken lijn geeft de voorspelde populatiegroei weer zonder immigratie. De gestreepte lijn geeft hetzelfde weer, met een toegevoegde immigratie van 400 broedvogels in 1996. *Observed (dots) and predicted (lines) population size of Spoonbill on the Wadden Sea islands. The solid line represents the predicted population growth without immigration. The dotted line represents the same, with an immigration added of 400 breeding birds (displaced from the Oostvaardersplassen colony in the central Netherlands) in 1996.*

komen, namelijk tijdens de trek of in de overwinteringsge-bieden waar Lepelaars uit verschillende broedgebieden sa-menkomen. Om dit te onderzoeken zou de overleving gere-lateerd moeten worden aan de grootte van de totale Westeuropese lepelaarpopulatie. Helaas zijn alleen tellingen van het aantal nesten (en dus het aantal broedvogels) nauw-keurig over de jaren gedaan. Dit zijn geen schattingen van de totale populatiegrootte: daar moeten namelijk ook de sub-adulte vogels bij worden opgeteld en de adulte vogels die om welke reden ook niet tot broeden kwamen. Dit laatste is in Spanje geen ongewone gebeurtenis; daar kunnen Lepe-laars massaal een broedseizoen overslaan wanneer het voor-jaar erg droog is (de le Court & Delgado 2006). Herhaalde tel-lingen in de belangrijkste overwinteringsgebieden zijn gewenst om een beter beeld te krijgen van de veranderingen in de totale grootte van de Westeuropese populatie.

Toekomst van de Lepelaars op de Wadden

De overleving van Nederlandse Lepelaars lijkt dus dicht-heidsafhankelijk te zijn. Voedselcompetitie ligt voor de hand als mechanisme, hoewel vooralsnog onduidelijk blijft in wel-ke periode van het jaar voedsel het meest beperkend is. Het voortzetten van het kleurringen van Lepelaars in combinatie met tellingen van populatiegroottes op verschillende schalen en op verschillende momenten in het jaar kan hierover in



Harvey van Diek

Nu de groei van de broedpopulatie op onze Waddeneilanden bijna lijkt gestopt, ligt een verdere uitbreiding naar het Duitse en Deense waddengebied in het verschiet. *It is hypothesized that a levelling off of the spoonbill population in the Dutch Wadden Sea will be followed by a further expansion in the German and Danish Wadden Sea.*

de toekomst meer duidelijkheid geven. Daarnaast is jaarlijkse monitoring van broedsucces gewenst om te achterhalen of de dichtheidsafhankelijkheid van broedsucces zoals waargenomen op Schiermonnikoog ook in andere broedkolonies optreedt.

De waddenpopulatie is nog steeds groeiende, maar ons model voorspelt dat binnenkort een evenwicht bereikt zal worden, waarbij zo'n 2750 broedvogels (1375 paren) op de eilanden zullen broeden. Het Waddengebied stopt echter niet bij de Nederlandse grens. Veel Duitse waddeneilanden zijn inmiddels ook door Lepelaars ontdekt als geschikte broedplekken, en de groei lijkt er daar voorlopig nog niet uit te zijn.

DANKWOORD

Dit stuk had niet geschreven kunnen worden zonder de inspanning van honderden enthousiaste ringaflezers. Ook willen we iedereen bedanken die zijn steentje heeft bijgedragen aan het kleurringen van Lepelaars en het verzamelen van gegevens van aantallen broedvogels en broedsucces

over de jaren. Verder danken we het Vogeltrekstation voor het verstrekken van vergunningen voor het ringen van Lepelaars. Het werk van de eerste auteur wordt gefinancierd door de RuG en NWO-ALW.

LITERATUUR

- Bauchau V., H. Horn & O. Overdijk 1998. Survival of Spoonbills on Wadden Sea islands. *Journal of Avian Biology* 29:177-182.
- Boddeke R. 1996. Changes in the brown shrimp (*Crangon crangon* L) population off the Dutch coast in relation to fisheries and phosphate discharge. *ICES Journal of Marine Science* 53:995-1002.
- de le Court C. & E.F. Delgado 2006. Breeding of Spoonbill *Platalea leucorodia* in Andalusia, South Spain, in 2005. *Eurosite Spoonbill network Newsletter* 4:45-47.
- Jager Z. 1999. Visintrek Noord-Nederlandse kustzone. Rijksinstituut voor Kust en Zee, Den Haag.
- van der Hut R.M.G. 1992. Biologie en bescherming van de Lepelaar *Platalea leucorodia*. Technisch rapport Vogelbescherming, Zeist.
- Kemper J.H. 1995. Role of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. in the food ecology of the spoonbill *Platalea leucorodia*. *Behaviour* 132:1285-1299.
- Mulder J.L. 1992. *Vos Vulpes Vulpes* (L., 1758). In: S. Broekhuizen, B. Hoekstra, V. Van Laar, C. Smeenk & J.B.M. Thissen (red), *Atlas van de Nederlandse zoogdieren*, p. 126-132. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.

- Newton I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London.
- de Nie H.W. 1997. Bedreigde en kwetsbare zoetwatervissen in Nederland: voorstel voor een Rode Lijst. Stichting Atlas Verspreiding Nederlandse Zoetwatervissen, Nieuwegein.
- Overdijk O. 1999. De ontwikkeling van het aantal broedparen van de Lepelaar *Platalea leucorodia* in Nederland in de periode 1994-1998. *Limosa* 72:41-48.
- Overdijk O. & H. Horn 2005. Broedende Lepelaars in Nederland in 1999-2004. *Limosa* 78:97-102.
- Schutte H. & T. den Boer 1999. Lang leve de Lepelaar. Vogelbescherming Nederland, Zeist.
- Stubbe M. 1999. *Vulpes vulpes*. In: A.J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P.J.H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralík & J. Zima (red), The Atlas of European Mammals, p. 318-319. Academic Press, London.
- Voslamber B. 1994. De ontwikkeling van de broedvogelaantallen van de Lepelaar *Platalea leucorodia* in Nederland in de periode 1961-93. *Limosa* 67:89-94.
- White G. C. & K.P. Burnham 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 Suppl.:120-138.
- Wintermans G. 1998. De hevelvispassage op Texel. Effecten op visfauna en Lepelaars in de sloten van Polder Eijerland (eindrapportage biologische monitoring). W.E.B.-Rapport 97-4, Texel.

Tamar Lok en Theunis Piersma, Afdeling Dierecologie, Centre for Ecological and Evolutionary Studies (CEES), Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren en Afdeling Mariene Ecologie, Koninklijk Nederlands Instituut voor Zeeonderzoek, t.lok@rug.nl

Otto Overdijk, Knuppeldam 4, 9166 NZ Schiermonnikoog

Harry Horn, Burgemeester Van Heusdenweg 15, 8881 EC West Terschelling

The Spoonbill *Platalea leucorodia* population of the Wadden Sea islands: does population growth level off?

After a minimum of c. 150 breeding pairs in 1968, the Dutch breeding population of Spoonbills has increased steadily. In 2008, 1907 breeding pairs were counted, of which 1179 (2358 breeding birds) on the Wadden Sea Islands. Here we investigate the population growth on the Wadden islands in more detail, and try to predict to what size the population will eventually grow. The population growth since 1985 appears to fit best to a logistic growth curve with an asymptotic population size of 2780 breeding birds. To understand the underlying processes in more detail, we developed a population model based on our data on survival probabilities and recruitment ages of colour-marked birds and on breeding success. We investigated whether these parameters depend on population size, which could explain the observed reduction in population growth. Adult survival was related to the size of the total Dutch population, and decreased from 90% to 78% when population size increased from

800 to 3600 breeding birds between 1990 and 2007. On Schiermonnikoog, breeding success was negatively related to colony size. However, due to lack of data, we could not verify this observation for the other islands. Therefore, we used the mean breeding success of 1.67 young per breeding pair as a model parameter. Neither survival nor return age of subadults were density dependent: 42% of the colour-ringed juveniles were resighted in the breeding area as adult. The average age at which Spoonbills returned to the breeding area was 4.0 years, and the annual survival probability of subadult birds was 80.5%. The model predicts that the population on the Wadden Sea islands will grow to a population size of 2750 breeding adults (1375 breeding pairs), a number closely resembling the prediction of the logistic growth curve. Further research is needed to investigate whether the density dependent effect on adult survival arises in the breeding or wintering areas.