Broedbiologie van het Paapje in Drenthe in 2020-2022

Herman van Oosten
& Willem van Manen

Sovon-rapport 2023/018

Oenanthe ecologie
Herman van Oosten

Sovon

Broedbiologie van het Paapje in Drenthe in 2020-2022

Herman van Oosten en Willem van Manen

Sovon-rapport 2023/018
Dit rapport is samengesteld met subsidie van het Elise Mathilde Fonds, in samenspraak met SBNL Natuurfonds, provincie Drenthe en Vogelbescherming Nederland.

Colofon

© Sovon Vogelonderzoek Nederland 2023

Dit rapport is samengesteld met subsidie van het Elise Mathilde Fonds, in samenspraak met SBNL Natuurfonds, provincie Drenthe en Vogelbescherming Nederland.

Wijze van citeren: van Oosten H. & van Manen W. 2023. Broedbiologie van het Paapje in Drenthe in 2020-2022. Sovon-rapport 2023/018. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

ISSN-nummer: 2212 5027

Inhoud

Samenvatting....4

1. Aanleiding, probleemstelling....5

2. Studiegebieden en methode....6
   2.1 Studiegebieden....6
   2.2 Methode....8
      2.2.1. Inventarisatie en nesten zoeken....8
      2.2.2. Broedbiologie....9
      2.2.3. Biometrie en kleurringen....10
      2.2.4. Inzet van camera's voor predatie- en dieetonderzoek....10

3. Resultaten....11
   3.1. Verspreiding en aantallen....11
   3.2. Broedbiologie....12
   3.3. Broedsucces....14
   3.4. Kleurringen....14
   3.5. Dieet nestjongen en voerfrequentie....16

4. Discussie....19

5. Literatuur....24

Samenvatting

In 2020-2022 hebben we verspreiding, broedbiologie en voedselkeus van het Paapje onderzocht in vier gebieden in Drenthe. We vonden een sterk geclusterde verspreiding binnen deze gebieden, waarbij de gemiddelde afstand tussen territoria 150 m bedroeg. Legsels werden gestart tussen 4 mei en 17 juni en gemiddelde legselgrootte bedroeg 6.0 eieren. Gemiddeld vlogen 5.5 jongen uit per succesvol nest en was 68% van de begonnen broedpogingen succesvol. Na mislukken van een legsel deed een deel van de paren een vervolgpoging en uiteindelijk bracht 75% van de aanwezige paren paren jongen groot. Vergeleken met andere studies is dit broedsucces hoog.
Echter een aanzienlijk deel (34%) van de territoria bestond uit ongepaarde mannetjes, die niet in bovenstaande berekening zijn verdisconteerd. Doen we dat wel dan zakt de reproductie onder een waarde die voldoende is voor het instandhouden van een populatie. De oorzaak voor dit mannenoverschot, dat bij Paapjes recentelijk ook elders in Europa en bij andere zangvogels werd vastgesteld, is onbekend. Het kan worden veroorzaakt door een scheve sex-ratio onder uitvliegende jongen, geringere overleving van vrouwen of een ander dispersiepatroon onder vrouwen. We hopen hiervover meer te weten te komen door in de komende jaren het geslacht van nestjongen te bepalen en de in de afgelopen jaren gekleurringde en terugkerende jongen nauwkeurig te volgen.
In de onderzoeksgebieden aten Paapjes vooral kevers en rupsen. We vermoeden dat, gedurende de drie jaren van onderzoek, voldoende voedsel vinden voor aanmaak van eieren en het grootbrengen van jongen geen probleem vormde voor de door ons gevolgde Paapjes.

Vers legsel van Paapje, Focheloërveen, 24 juni 2021, Willem van Manen.

1. Aanleiding, probleemstelling

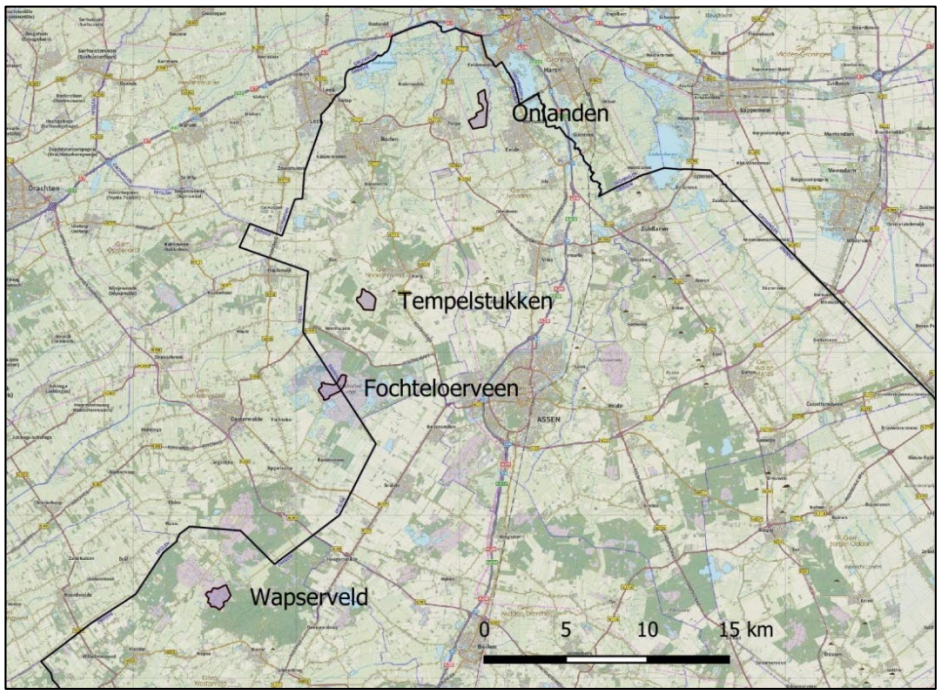
Het mooie Paapje is een zeldzame broedvogel in Nederland die met de status 'bedreigd' op de Rode Lijst staat met ongeveer 200-300 broedparen. Paapjes kwamen tot het midden van de 20e eeuw nog algemeen voor: het was een soort van het extensief benutte agrarische gebied, zoals bloemrijke hooilanden die laat in het seizoen gemaaid werden. Met de intensivering van de landbouw verdween het Paapje uit grote delen van Nederland. Deze achteruitgang is goed te begrijpen, maar intrigerender is de achteruitgang die recenter plaatsvindt in natuurgebieden waar Paapjes nog voorkomen, of tot recent voorkwamen: in grote lijnen lijken deze beschermde gebieden niet te veranderen, en toch neemt het Paapje er af. Tegenwoordig zijn er nog maar drie bolwerken in ons land: het Fochteloërveen, het Dwingelderveld en het Nationaal Park Drents Friese Wold, waar het aantal broedparen van het Paapje sterk fluctueert. Het heeft er, kortom, alle schijn van dat het Paapje bezig is Nederland de rug toe te keren, zonder dat we begrijpen waarom dit gebeurt.
Mogelijk zijn beperkende factoren habitatspecifiek, getuige de belangrijke verklarende rol die vegetatiesuccessie langs de Vledder Aa lijkt te spelen bij het voorkomen van paapjes (Van Dijk 2019), waarbij verschralingsbeheer mogelijk tot nestverliezen en een afname van insectenaantallen leidt. Over de oorzaken van sterke aantalsschommelingen op heidevelden zoals het Wapserveld (Van Dijk & Bijlsma 2006), waar vegetatiesuccessie minder een rol speelt, tasten we nog in het duister.
Helaas is de benodigde kennis over het doen en laten van het Paapje nagenoeg geheel afwezig: we weten niets van het broedsucces, van uitwisseling tussen de resterende populaties en in feite ook niets van de broedbiologie, afgezien van buitenlandse publicaties en kennis van decennia geleden. Hierdoor zijn we niet in staat om eventuele knelpunten voor het Paapje in onze natuurgebieden aan te wijzen, laat staan ze te verhelpen.
Om deze soort niet in een sfeer van onverschilligheid te laten verdwijnen en wie weet zelfs het tij te keren voor het Paapje, willen Sovon Vogelonderzoek Nederland en Oenanthe Ecologie kennis opdoen over de problemen waar Paapjes blijkbaar mee geconfronteerd worden in de broedgebieden. Hiertoe is in dit project de broedbiologie (broedlocatie, aantal eieren en jongen, dieet nestjongen) en broedsucces (aantal uitgevlogen jongen, mate van nestpredatie) onderzocht in de nog resterende populaties. Door bovendien jonge en volwassen vogels te kleurringen, wordt inzicht verworven in overleving en dispersie.
Het doel van dit onderzoek is de broedbiologie van het Paapje te ontrafelen, teneinde de huidige knelpunten te ontdekken die wellicht door (beheer-)maatregelen op te lossen zijn.

Wij danken de volgende personen: Stef Waasdorp en Arend van Dijk voor het delen van hun waarnemingen, Natuurmonumenten in de personen van Roos Veeneklaas, Jacob de Bruin, Ronald Popken en Warner Reinink voor de toestemming tot het betreden van hun terreinen en het meedenken over het veldwerk, Marije Kuiper van Vogelbescherming voor inhoudelijke betrokkenheid, Karin Uilhoorn en Hans Dekker van Provincie Drenthe voor het meedenken over financiering en tenslotte Pauline Alefs, Jacintha van Dijk en Chris van Turnhout voor begeleiding van het project vanuit Sovon.
Het onderzoek werd financieel ondersteund door een bijdrage van het Elise Mathilde Fonds, in samenspraak met SBNL Natuurfonds, Provincie Drenthe, Vogelbescherming Nederland en Sovon Vogelonderzoek Nederland. Marije Kuiper, Jacintha van Dijk en Cris van Turnhout lazen het concept kritisch door, waarvoor dank.

2. Studiegebieden en methode

2.1 Studiegebieden

Onderzoeksgebieden zijn geselecteerd op basis van aanwezigheid van populaties van Paapje. Twee van deze gebieden (Onlanden en Tempelstukken) liggen in beekdalen, de twee andere (Fochteloërveen en Wapserveld) zijn een menging van natte heide en hoogveen (figuur 1). Alle zijn in eigendom van Vereniging Natuurmonumenten. De begrenzing van met name het onderzoeksgebied in het Fochteloërveen hangt samen met de aldaar broedende Kraanvogels, waarbij geen Paapjes werden onderzocht in de buurt van actieve kraanvogelnesten.
In 2020-2021 zijn drie van deze vier gebieden onderzocht, in 2022 kwam daar het gebied in de Onlanden bij.



Figuur 1. Ligging van de onderzochte paapjesgebieden in Drenthe en een stukje Friesland.

De Onlanden (131.2 ha)
De Onlanden liggen in Noord-Drenthe en zijn in 2008-2012 ingericht als permanente waterberging. Voorheen was het een open landbouwgebied, tegenwoordig een gebied met drogere open natuur op de hogere delen en permanent moeras in de lager gelegen delen. Het aantal territoria van Paapjes in de Onlanden varieerde in 2012-2022 tussen 8 en 25, zonder dat sprake was van een duidelijke trend (Wijnhold *et al.* 2022). Ze komen er voor in globaal twee clusters, waarvan de meest zuidelijke in het onderzoek werd betrokken. Dit is een hoger deel van het gebied, dat grotendeels permanent wordt begraasd met runderen en/of paarden. Enkele percelen worden beheerd als hooiland, waarbij er laat wordt gemaaid, niet in de laatste plaats vanwege de aanwezige Paapjes. De begraasde delen zijn rommelig, met ligplekken van vee en een heterogene vegetatie van hoog opschietende planten als brandnetel, ridderzuring, akkerdistel en soms kale jonker. De hogere vegetaties worden afgewisseld met lagere, waarin diverse grassen overheersen, waaronder witbol. De smalle percelen worden van elkaar gescheiden door sloten met een hoog waterpeil en een begroeiing van riet, pitrus of wilgen. Twee percelen worden niet begraasd en zijn bijna dekkend begroeid met fluitenkruid. In dit sterk afwijkende habitat kwamen in 2022 twee paren Paapjes tot broeden.

Tempelstukken (98.3 ha)
In deze eeuw werden tot 2009 3-15 territoria geteld in de Tempelstukken met aangrenzende Eenerstukken (Lok 2009). In 2015 werden 15 territoria geteld, in 2016 nog acht territoria, maar in 2017 nog maar 3 territoria (Boele *et al.* 2019). De Tempelstukken bestaan uit voormalige agrarische gronden. Langs de Slokkert zijn de graslanden weelderig begroeid, waar de vegetatie werd gekenmerkt door de aanwezigheid van kruiden als akkerdistel, kale jonker, koninginnekruid en brandnetels, naast verschillende grassen en pollen pitrus. In het wat drogere deel van de Tempelstukken is de vegetatie minder weelderig en grassiger. Een wandelroute loopt door het gebied, ook langs de weelderige uiterwaarden waar de Paapjes zitten. Jaarrond zijn hier koeien ingeschaard (Lok 2009).

Paapjeshabitat in de Onlanden, met extensieve jaarrondbegrazing en grote diversiteit in hoogte en openheid van de vegetatie (21 juni 2022, Willem van Manen).

Fochteloërveen (116.8 ha)
Het Fochteloërveen heeft zich de laatste decennia bewezen als één van de laatste bolwerken van het Paapje in Nederland. Tussen 1994 en 2010 groeide de populatie naar maximaal 118 broedpaar. Daarna nam de populatie weer af, maar met 50 tot 60 broedparen betreft het nog steeds een belangrijk broedgebied. Het Natura2000 instandhoudingsdoel is gesteld op 60 paar. In 2022 is een deel van het veen onderzocht op Paapjes, waarbij 11 territoria zijn gevolgd. Het betreft een groot, open veenrestant waar door vernatting gewerkt wordt aan herstel van actief groeiend hoogveen in de kern. Naar de randen van het gebied komen overgangen van vochtige naar droge heide met verspreide boompjes en extensieve graslanden met overstaande vegetatie voor als leefgebied voor de paapjes. De heide wordt met een mobiele schaapskudde begraasd. Het grote terrein is vrij moeilijk toegankelijk en grote delen zijn in het broedseizoen afgesloten vanwege broedende Kraanvogels, waardoor de verstoring gering is.

Wapserveld (138.6 ha)
In 1999 broedden er geen Paapjes op het Wapserveld (Nationaal Park Drents-Friese Wold) na een piek van 21 paar in 1990. Vervolgens wisselde het aantal tussen de nul en de zes territoria (Van Dijk & Bijlsma 2006). In het hele Nationaal Park werden in 2016-2021 22-28 territoria vastgesteld, terwijl het Natura2000 instandhoudingsdoel is gesteld op 18 paar.
In het Wapserveld bestaat de vegetatie “voor eenderde uit struikheide op zandige ruggen, eenderde uit vergraste droge tot natte pijpenstrootje-heide en voor het overige uit venige laagten met vennen.” (Van Dijk & Bijlsma 2006). Het is een open landschap met een wandelroute langs de zuidkant. Begrazingsbeheer vindt plaats met een gescheperde schaapskudde (Schoonebeker heideschapen) en enkele tientallen Sayaguesa-runderen.

Broedhabitat van Paapje in het Fochteloërveen (14 juni 2021, Willem van Manen).

2.2 Methode

2.2.1. Inventarisatie en nesten zoeken

Vanaf eind april werden wekelijks bezoeken gebracht aan de gebieden, waarbij het hele gebied werd doorkruist en waarnemingen van Paapjes ingetekend op een kaart. Aan de hand van uitsluitende waarnemingen is het aantal territoria bepaald, waarbij deze alleen zijn gehonoreerd wanneer twee of meer waarnemingen in elkanders nabijheid zijn gedaan. In het algemeen vallen mannetjes vanwege hun gedrag veel meer op dan vrouwtjes, vandaar dat bij waarneming van een mannetje veel tijd is gestoken in het vinden van een vrouwtje, om aan de hand daarvan vast te stellen of een mannetje al dan niet gepaard was. Hulpmiddel daarbij vormde de zangactiviteit: mannen in gezelschap van een vrouwtje zongen zelden, terwijl ongepaarde mannetjes vaak ononderbroken zongen, tot laat op de dag en tot diep in het seizoen.
Paapjesnesten zitten doorgaans goed verstopt tussen -maar vaker half onder- pollen vegetatie. In de ei- en vroege jongenfase bereiken de ouders het nest doorgaans via een weinig opvallend gaatje in het vegetatiegordijn. Later in de jongenfase raakt dit gat steeds meer uitgelubberd en zitten de jongen soms duidelijk in het zicht.
Bij alle paren binnen de onderzoeksgebieden is gezocht naar nesten. Dit deden we door foeragerende vrouwtjes te volgen tijdens broedpauzes. Deze vinden ongeveer om het half uur plaats en duren ongeveer vijf minuten. Het vrouwtje foerageert dan onrustig tot op maximaal 50 m van het nest, meestal op enige afstand gevolgd door het mannetje. Aan het eind van de fourageerperiode keert ze vaak met een wat langere vlucht rechtstreeks terug naar het nest. De nesten kunnen vervolgens worden ontdekt door naar de invalplek te lopen en daar met een takje op de vegetatie te tikken, tot het vrouwtje afvliegt.
Een andere manier is het volgen van ouders met voer naar een nest met jongen. Hierbij is het noodzakelijk dat de nestplek zeer nauwkeurig (liefst op een halve meter) gelokaliseerd is alvorens kan worden begonnen met het voorzichtig zoeken naar het nest.
Om de nesten te vinden is het dus eerst zaak om het broedstadium vast te stellen. Dat is lastiger dan het aan de hand van bovenstaande beschrijvingen lijkt, deels omdat Paapjes niet gek zijn en hun bezigheden

onderbreken wanneer de waarnemer te dichtbij komt. Het duurt dan enige tijd tot deze worden hervat en er een nieuwe kans is een nest te vinden.
We hebben ons best gedaan om alle broedpogingen vast te leggen. Echter, omdat we de gebieden slechts eenmaal per week bezochten, bestaat er een grote kans dat we broedpogingen hebben gemist, met name wanneer mislukken in een vroeg stadium plaatsvond. Van veel vastgelegde broedpogingen kunnen we dus niet met zekerheid zeggen of het eerste dan wel vervolgbroedpogingen betrof. De kans echter dat we succesvolle broedpogingen over het hoofd hebben gezien, is nihil.

Nest met legsel een een vaag zichtbaar toegangspaadje. De meeste nesten zijn van boven minder goed zichtbaar (Onlanden, 14 juni 2022, Willem van Manen)

2.2.2. Broedbiologie

Nesten werden gevolgd totdat de eieren of jongen verdwenen waren, hetzij door nestpredatie, hetzij door succesvol uitvliegen. Vanwege de kleine steekproef is het nestsucces 'klassiek' berekend, dus als het percentage van de gevonden nesten waar ten minste één jong uitvloog.
Legselgrootte is alleen bepaald bij nesten die gedurende de eifase zijn gecontroleerd op een moment dat het legsel compleet moet zijn geweest. Broedselgrootte (aantal jongen) is alleen berekend wanneer legselgrootte bekend was. Wanneer er minder jongen in een nest werden aangetroffen dan legsel + niet-uitgekomen eieren, is er vanuit gegaan dat er jongen zijn verdwenen. Als aantal uitgevlogen jongen is het aantal jongen aangehouden dat aanwezig was in het nest tijdens de laatste controle. Van paren waarbij na het uitvliegen geen jongen of alarmerende ouders zijn teruggezien, is verondersteld dat het legsel was mislukt.
Het legbegin is bepaald door terug te rekenen bij incomplete legsels en daarbij uit te gaan van een interval van één dag tussen het leggen van eieren. Dit kon in slechts enkele gevallen en veel vaker is gebruik gemaakt van de vleugellengte van de jongen, die sterk correleert met leeftijd. We gebruikten daarbij de formule: Leeftijd (dagen)= -0.0012 x vleugellengte2 + 0.3143 x vleugellengte + 0.208. Bij het berekenen van het legbegin zijn we uitgegaan van 16 dagen tussen de leg van het eerste ei en het uitkomen van het eerste jong. Wanneer we geen metingen van de jongen of incomplete legsels hadden, hebben we een legbegin bepaald door bij een gevonden compleet legsel uit te gaan van een legbegin 10 dagen eerder en bij pas uitgevlogen jongen van een legbegin 40 dagen eerder. Deze werkwijze is minder nauwkeurig en in de resultaten zijn de verschillen in rekenwijze apart weergegeven.

2.2.3. Biometrie en kleurringen

Jongen zijn op een leeftijd van 5-10 dagen gemeten (vleugel- en soms tarsuslengte), gewogen en voorzien van een aluminium ring van het Vogeltrekstation. In 2021 zijn we gestart met kleurringen, waarbij naast de aluminium ring drie kleurringen zijn aangelegd, zodanig dat aan elke poot twee ringen kwamen te zitten. Hierdoor hopen we inzicht te krijgen in overleving en uitwisseling tussen de populaties.

2.2.4. Inzet van camera's voor predatie- en dieetonderzoek

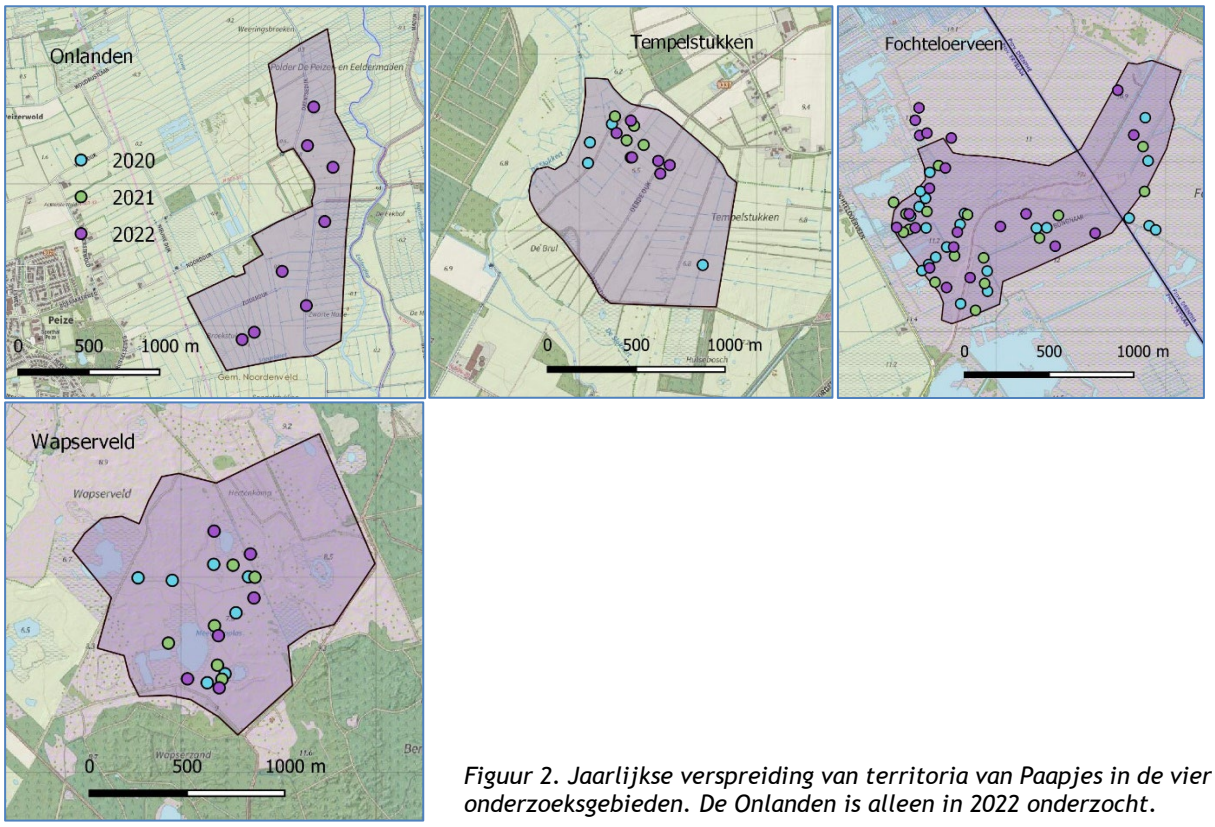
Om te bepalen welke dieren de nesten van Paapjes prederen, worden per gebied een drietal cameravallen opgesteld bij nesten, waarmee eventuele nestpredatoren vastgelegd en geïdentificeerd kunnen worden. Althans, dat was het plan! Helaas bleken de gevonden nesten dusdanig omringd te zijn door vegetatie, dat het niet mogelijk was een cameraval zinvol op enkele meters van het nest te zetten, zonder de vegetatie te verwijderen. Hier is van afgezien. Ad hoc is toen besloten om bij drie nesten filmopnames te maken van voerende ouders om een indruk te krijgen van het nestjongendieet (Tempelstukken en Wapserveld). Hiertoe werden videocamera's bij de nesten opgesteld (<1 m van nest), waarmee zes tot acht uur per nest gefilmd werd bij jongen van 7 tot 9 dagen oud, in 2022. Uiteraard werd na plaatsing van de camera's gecontroleerd of de oudervogels binnen een half uur terugkwamen en verder gingen met voeren. Na het veldseizoen zijn de videobeelden bekeken en de gevoerde prooien, indien mogelijk, gedetermineerd tot op orde of een lager taxonomisch niveau. Ook werd genoteerd hoevaak er werd gevoerd per nest per uur, wat omgerekend is naar aantal voederingen per jong per uur (door het aantal voederingen te delen door het aantal nestjongen).

Jonge Paapjes van een dag of 3 oud, met gesloten ogen en nog zonder doorkomende veren (Fochteloërveen, 1 juni 2021).

3. Resultaten

3.1. Verspreiding en aantallen

Voor deze paragraaf zijn alleen gegevens gebruikt die zijn verzameld binnen de begrenzing van de in figuur 2 aangegeven onderzoeksgebieden (n=91 territoria).
De onderzoeksgebieden zijn uitgekozen en begrensd op de aanwezigheid van Paapjes, vandaar dat het lastig is om dichtheden te berekenen. Met uitzondering van het Fochteloërveen, waar een veel grotere populatie huist, worden de onderzoeksgebieden omgeven door uitgestrekte gebieden zonder Paapjes. Globaal kwamen Paapjes ieder jaar voor in dezelfde delen van de onderzoeksgebieden, maar in detail was er sprake van jaarlijkse verschillen (figuur 2).

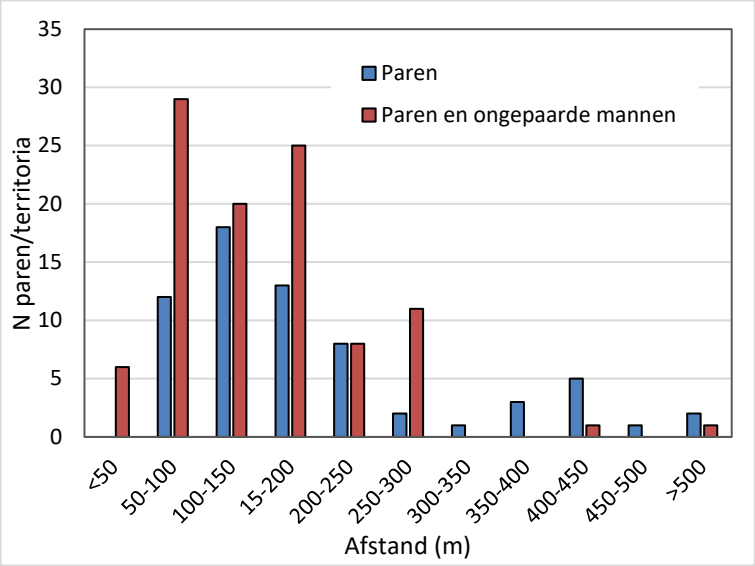


Figuur 2. Jaarlijkse verspreiding van territoria van Paapjes in de vier onderzoeksgebieden. De Onlanden is alleen in 2022 onderzocht.

In de drie onderzoeksgebieden die in drie jaren werden bekeken, was het aantal vastgestelde territoria tamelijk stabiel, met uitzondering van het Fochteloërveen, waar het aantal territoria aanmerkelijk hoger was in 2020 (tabel 1). In dit gebied is het echter mogelijk dat territoria het ene jaar binnen en het andere jaar buiten de begrenzing vallen.
Het aandeel van de territoria met gepaarde en ongepaarde mannetjes gaf jaarlijks sterke variaties te zien, behalve op het Fochteloërveen, waar het aandeel ongepaarde mannetjes altijd groter was dan in de andere gebieden (tabel 1).
De geclusterde verspreiding, zoals te zien in figuur 2, vertaalde zich in kleine afstanden tussen de territoria (figuur 3). Deze bedroeg gemiddeld over alle territoria 150 m (38-866 m, n=101). In het Fochteloërveen was ze met 132 m het kleinst, in de Onlanden met 250 m het grootst.
Ongepaarde mannen zaten onderling vaak regelmatig verspreid, maar sommige hadden zangposten op zeer korte afstand van een nestelend paar, soms minder dan 50 m (zes mannetjes in figuur 2), zonder dat dit overigens leidde tot (door ons waargenomen) conflicten. Ongepaarde mannen zaten vaak wekenlang te zingen vanaf één of enkele favoriete zangposten in een klein gebied. Echter bij consternatie in een naburig territorium, bijvoorbeeld wanneer wij jongen ringden, kwamen ze niet zelden over behoorlijke afstand aangevlogen om druk te gaan zingen in de nabijheid.

Tabel 1. Aantal vastgestelde paren en ongepaarde mannetjes van het Paapje in de onderzoeksgebieden.

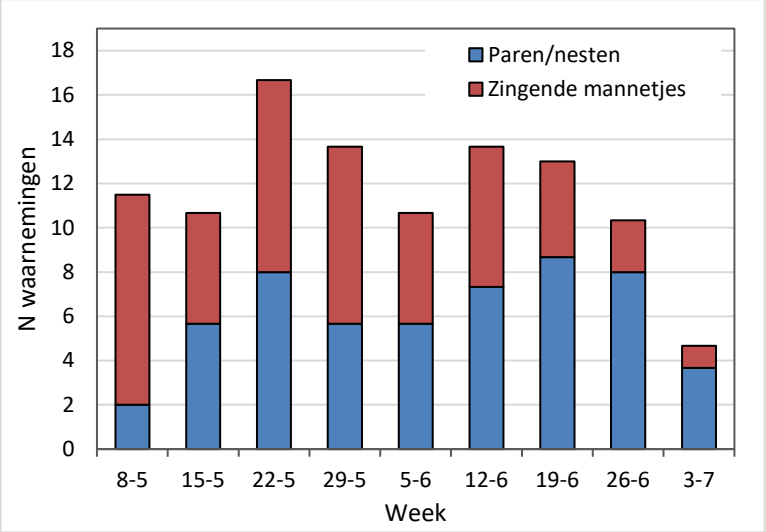
Gebied	Jaar	Paren	Ongepaarde mannen	Totaal
Onlanden	2022	6	2	8
Tempelstukken	2020	4	0	4
	2021	5	0	5
	2022	3	3	6
	Totaal	12	3	15
Fochteloerveen	2020	11	8	19
	2021	8	6	14
	2022	8	8	16
	Totaal	27	22	49
Wapserveld	2020	7	0	7
	2021	3	3	6
	2022	5	1	6
	Totaal	15	4	19
Totaal		**60**	**31**	**91**



Figuur 3. Afstanden tussen paren (meest nesten) en tussen territoria (paren en ongepaarde mannetjes) in de vier onderzoeksgebieden in 2020-2022.

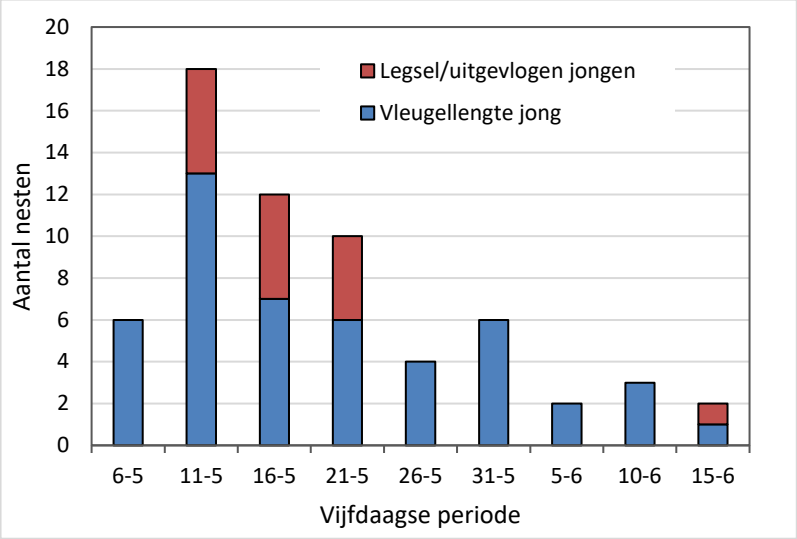
3.2. Broedbiologie

Voor deze paragraaf zijn ook gegevens gebruikt van territoria in het Fochteloërveen die net buiten de gebiedsgrens vielen. Het totaal aantal territoria is daardoor met 101 iets groter dan dat in de vorige paragraaf (91).
De exacte aankomst van Paapjes in de onderzoeksgebieden kennen we niet, omdat ons onderzoek daarvoor te laat in het seizoen startte. Bij ons eerste bezoek in de eerste week van mei was al een groot deel van de vogels aanwezig (figuur 4), maar had de meerderheid van de waarnemingen betrekking op (waarschijnlijk) ongepaarde mannetjes. Het aantal waarnemingen van paren nam toe tot ongeveer 20 mei en bleef vervolgens tot ongeveer 20 juni constant. Dat was het moment waarop de eerste families uit elkaar vielen. Iets daarvoor begon het aantal waarnemingen van ongepaarde mannetjes te dalen totdat deze begin juli nauwelijks nog werden waargenomen.



Figuur 4. Wekelijks aantal waarnemingen van Paapjes in het Fochteloërveen, gemiddeld over 2020, 2021 en 2022 met onderscheid tussen zingende mannetjes en paren (n=303 waarnemingen). De datum geeft steeds de middelste dag van de week weer.

Eileg vond plaats tussen 4 mei (2020) en 17 juni (2022). De meeste paren startten globaal tussen 10 en 20 mei (figuur 4) en waarschijnlijk betreft dit eerste legsels. Zekere vervolglegsels zijn gestart op 2, 9 en 17 juni, maar waarschijnlijk hebben de meeste legsels die zijn gestart na 25 mei betrekking op vervolglegsels.



Figuur 5. Aantal gestarte legsels van Paapje per vijfdaagse periode (6 mei =4-8 mei). Bij de meeste legsels is het legbegin gebaseerd op de vleuggellengte van het oudste jong (nauwkeurig), een minderheid is gebaseerd op een controle op een willekeurig moment in de eifase of op de eerste waarneming van uitgevlogen jongen (minder nauwkeurig).

In totaal stelden we in 25 nesten de legselgrootte vast: 4x5, 17x6 en 4x7 eieren. Gemiddeld komt dit neer op 6.0 eieren. Voor verschillen tussen gebieden was de steekproef te klein. Per afzonderlijk jaar bedroeg het gemiddelde in 2020 5.8 (n=8), in 2021 6.0 (n=9) en 2022 6.3 (n=8).
Het aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest bedroeg 1x2, 2x3, 4x4, 9x5, 21x6 en 5x 7 jongen. Bij drie zekere vervolglegsels vlogen 1x5 en 2x6 jongen uit, wat niet minder is dan bij eerste legsels. In de nesten met 2 en 3 jongen hadden partiële verliezen plaatsgevonden (dode jongen in de buurt van het nest in twee gevallen, zonder bekende oorzaak) en in één geval zat een deel van de jongen niet meer in het nest, maar was onvindbaar in de nestomgeving. Het laatste nest uitgezonderd bedroeg het gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest in 2020 en 2021 5.2 en in 2022 5.8, gemiddeld over alle jaren vlogen 5.5 jongen per succesvol nest uit. De aantallen zijn te klein voor een betrouwbare vergelijking tussen gebieden. Oorzaak van het mislukken van legsels en broedsels was waarschijnlijk in veel gevallen predatie, omdat steeds lege en intacte nesten zijn aangetroffen. Uitzondering is een nest in de Onlanden, dat werd vernield door grazend vee.

3.3. Broedsucces

Van in totaal 72 gevonden nesten waren er 49 succesvol, 68%. Waarschijnlijk is dit een overschatting doordat bij ons wekelijkse bezoekschema in een vroeg stadium mislukte eerste broedpogingen zijn gemist. Het nestsucces zegt dus weinig over de reproductie van de populatie. Wat dat betreft is het paarsucces een betere maat, omdat het niet aannemelijk is dat we succesvol broeden binnen een territorium over het hoofd hebben gezien. Het paarscuces is het aantal paren ten opzichte van het aantal aanwezige paren dat jongen grootbracht. De cijfers staan vermeld in tabel 2, waarbij onderscheid is gemaakt tussen de populaties in- en exclusief ongepaarde mannetjes.
De Onlanden even buiten beschouwing latend omdat dit slechts één onderzoeksjaar betrof, was het aandeel succesvolle paren het grootst in het Fochteloërveen, gevolgd door het Wapserveld en was het broedsucces het laagst in de Tempelstukken. Wanneer ook de ongepaarde mannetjes worden betrokken, was het aandeel succesvolle territoria het hoogst in het Wapserveld.

Tabel 2. Aantallen paren per gebied per jaar dat al dan niet jongen grootbracht en het aantal ongepaarde mannetjes. Het percentage succesvolle broedgevallen is berekend per aanwezig paar en per aanwezig territorium (inclusief de ongepaarde mannetjes). De aantallen voor het Fochteloërveen wijken af van tabel 1, omdat gegevens van enkele territoria buiten het gebied zijn meegenomen in de berekening.

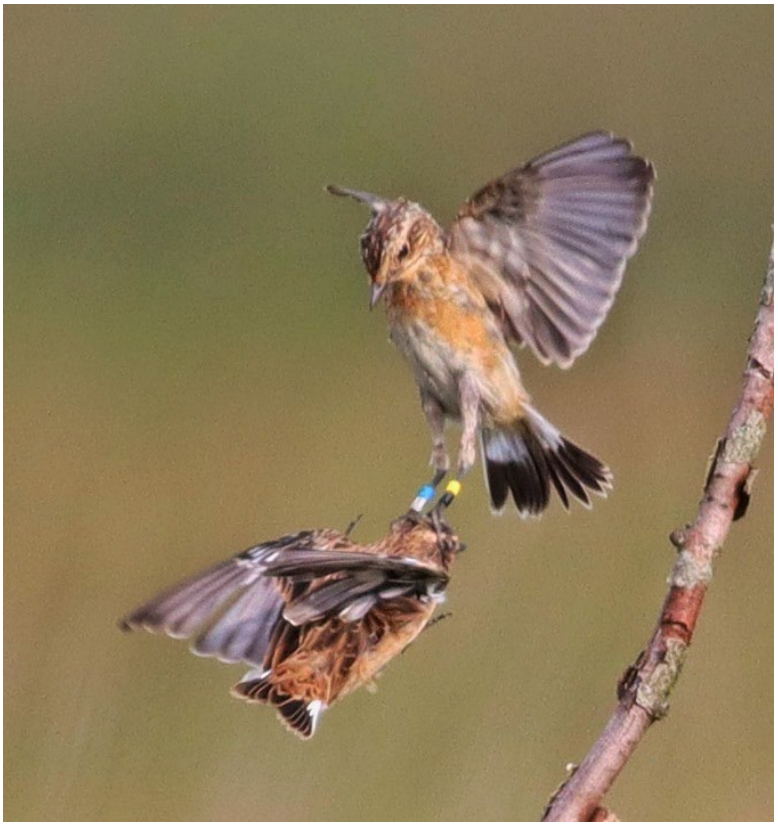
Gebied	Jaar	Succesvol	Mislukt	Ongepaard	% paren succesvol	% territoria succesvol
Onlanden	2022	5	1	2	*83*	*63*
Tempelstukken	2020	2	2	0	*50*	*50*
	2021	2	3	0	*40*	*40*
	2022	2	1	3	*67*	*33*
	Totaal	6	6	3	*50*	*40*
Fochteloerveen	2020	11	1	10	*92*	*50*
	2021	6	3	7	*67*	*38*
	2022	10	1	10	*91*	*48*
	Totaal	27	5	27	*84*	*46*
Wapserveld	2020	4	3	0	*57*	*57*
	2021	2	1	3	*67*	*33*
	2022	5	0	1	*100*	*83*
	Totaal	11	4	4	*73*	*58*
Totaal		**49**	**16**	**36**	***75***	***49***

De reproductie per paar is te berekenen door het aandeel succesvolle paren te vermenigvuldigen met het gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest. Voor gepaarde vogels komt dat neer op 4.13 jongen/paar, inclusief de ongepaarde mannen 2.70. Misschien accurater gezegd, en er van uitgaand dat zich geen ongepaarde vrouwen in de broedgebieden bevonden, produceerden vrouwen gemiddeld 2.07 nakomelingen, mannen 1.33 en individuen ongeacht geslacht 1.62 uitgevlogen jongen.

3.4. Kleurringen

Een groot deel van de jongen is vanaf 2020 voorzien van een aluminium ring van het vogeltrekstation. Vanaf 2020-2022 ging het om respectievelijk 64, 49 en 112 jongen. Vanaf 2021 hebben we ook kleurringen gebruikt, waarbij in 2021 52 jongen en in 2022 108 jongen individueel herkenbaar werden. Dat er in 2021 meer jongen zijn gekleurringd dan geringd klopt, want bij één nest werden door omstandigheden geen aluminium ringen aangebracht.
We beschikken tot dusver over vijf terugmeldingen. Een op het Aekingerzand geringd nestjong uit 2019 werd in 2020 gefilmd als voerende vrouw op het Wapserveld. Een op het Fochteloërveen geringd jong uit 2020 werd in 2021 gefilmd als voerende man, eveneens op het Fochteloërveen, op 550 m van de ringplaats. Eveneens een geringd jong uit de Tempelstukken in 2020, werd in 2022 afgelezen als voerende ouder (vrouwtje) bij een nest in de Tempelstukken, op een afstand van precies 100 m. Mogelijk was dezelfde vogel hier ook in 2021 present, maar kon toen niet worden afgelezen. Van de gekleurringde vogels was een mannetje in 2021 geringd in de Tempelstukken en werd in 2022 succesvol broedend teruggevonden in het Fochteloërveen op 6100 m van de ringplaats. Een vrouwtje werd in het Fochteloërveen geringd in 2021 en broedde het volgende jaar eveneens op het Fochteloërveen, 785 m van haar geboorteplek. Daarnaast zijn tot en met 4 augustus 2022 gekleurringde paapjes gefotografeerd in het Fochteloërveen en ook een keer in De Onlanden. Een welkome bron van informatie dus, waarneming.nl!

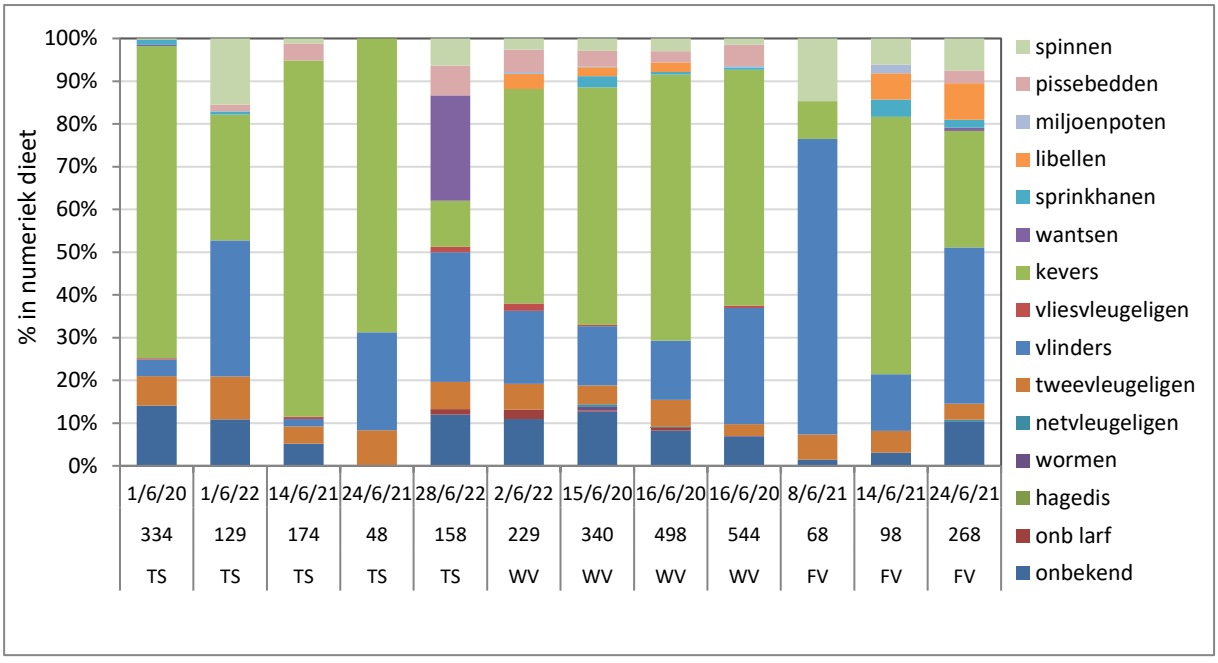
Geringd vrouwtje op de Tempelstukken: uiteindelijk is de ring afgelezen en bleek ze hier in 2020 als nestjong geringd te zijn (28 juni 2022, Herman van Oosten).



Paapje geelzwartblauwmetaal aan het bakkeleien met een ongeringd paapje, Fochteloërveen 4 augustus 2022 (Marchel Stienstra, waarneming.nl).

3.5. Dieet nestjongen en voerfrequentie

In 2022 zijn nesten gefilmd tussen 1 juni en 28 juni: twee nesten in de Tempelstukken en één op het Wapserveld. Hiernaast werd nog een tweede nest gefilmd op het Wapserveld, op 8 juni. Dit nest was niet van nabij te filmen, dus is van verderop alleen gefilmd om te zien hoe vaak de ouders voerden. Per nest per datum werden 99-229 voederingen genoteerd en 129-242 prooien gedetermineerd. In totaal werden prooien gevoerd uit 10 verschillende ordes. Ook in 2020 en 2021 is bij enkele nesten onderzoek gedaan naar het nestjongendieet, deze gegevens staan samen met die van 2022 in figuur 5 (inclusief Fochteloërveen; Van Oosten *et al.* 2022).
In de Tempelstukken vormden kevers met 30% (waarvan 66% rozenkevers en verder enkele soldaatjes, kniptorren en boktorren) en rupsen met 32% de meest gevoerde prooigroepen op 1 juni (fig. 5). Daarnaast werden spinnen (16%) en tweevleugeligen (10%) in noemenswaardige aantallen gevoerd (d.w.z.: >5%). Overige groepen maakten minder dan 5% van het aantalsdieet uit. Vier weken later, op 28 juni, was het aandeel kevers gezakt naar 11%, maar vormden rupsen nog 30% van de gevoerde prooien. Nu werden veel wantsen gevoerd, 25%, grotendeels Grote Bonte Graswantsen (Miriidae; fig. 5). Verder werden pissebedden (7%) en tweevleugeligen (6%) gevoerd, naast andere groepen die <5% van het dieet uitmaakten.
Bij het gefilmde nest op het Wapserveld (2 juni) vormden kevers 50% (waarvan 76% rozenkevers en 7% kniptorren) van de aangevoerde prooien en rupsen 17%. Ook hier werden pissebedden (5%) en tweevleugeligen (6%) gevoerd, naast enkele andere groepen.
Vergeleken met eerder onderzoek in 2020 en 2021 vormden kevers in 2022 een kleiner aandeel in het dieet in de Tempelstukken(fig. 5). In 2022 bestond het dieet daar voor 11-30% uit kevers, in 2020 en 2021 73-83%. Het aandeel rupsen was in 2022 juist hoger dan in 2020-2021: 30-32%, tegen 4% respectievelijk 2% in begin en midden juni, en 23% eind juni. Ook vormden wantsen eind juni in 2022 voor het eerst een belangrijke prooigroep (25%).
Op het Wapserveld verschilde het aandeel kevers nauwelijks van 2020: 50% van het totaal aantal prooien in 2022 en tegen 55-62% in 2020, maar in meer detail verschilden de gevoerde keverfamilies wel: in 2022 werden vooral bladsprietkevers gevoerd, in 2020 Smalle Kniptorren (fig. 6). Het aandeel rupsen verschilde ook niet sterk tussen de jaren: 17% respectievelijk 14-27% voor 2022 en 2020.

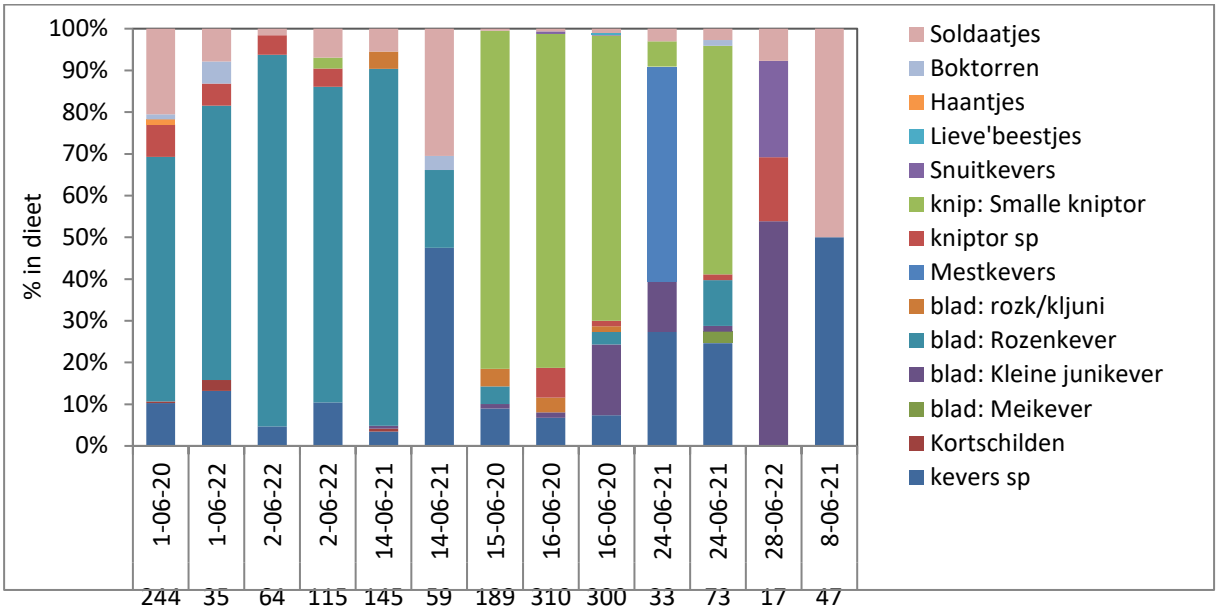


Figuur 5. Aan nestjongen gevoerde prooien bij verschillende nesten op verschillende datums. Onder de kolommen zijn datum, aantal prooien en locatie (TS=Tempelstukken, WV=Wapserveld, FV=Fochteloërveen) weergegeven.

Kevers die vaak gevoerd werden zijn soldaatjes, bladsprietkevers (met name Rozenkevers, maar ook Kleine Junikevers vanaf midden juni) en (Smalle) kniptorren (fig. 6). Zoals ook op de foto's te zien verschillen deze soorten in grootte en gewicht: zo is het drooggewicht van een soldaatje ongeveer 17 mg, een Rozenkever ongeveer 15 mg, een Smalle Kniptor 6 mg en een Kleine Junikever 65 mg. Ook verschilt het percentage (onverteerbaar) chitine: bij Rozenkevers 6% en kniptorren 11% van het versgewicht (Van

Beek & Van Oosten, ongepubliceerde gegevens). Indien gelijkelijk beschikbaar en vangbaar, zullen oudervogels op basis van efficiency waarschijnlijk eerder bladsprietkevers voeren dan kniptorren. Rozenkevers zijn met name algemeen eind mei, begin juni en dat is de tijd waarin ze gevoerd werden (fig. 6), onder andere op het Wapserveld. Midden juni zijn minder beschikbaar en werden Smalle Kniptorren gevoerd, naast Kleine Junikevers (die nooit zo algemeen zijn als Rozenkevers).

Van linksboven met de klok mee: soldaatje sp., twee Rozenkevers, een Kleine Junikever en vier Smalle Kniptorren (Herman van Oosten).



Figuur 6. Keversoorten in de loop van het seizoen in aan nestjonge paapjes gevoerde prooien.

In 2020-2022 varieerde de voerfrequentie per jong per uur tussen 4,0 en 10,1. Op het Wapserveld kreeg een jong (mediaan 8,1 keer per uur, 6 nesten) vaker voedsel dan in de Tempelstukken (5,1 keer per uur, 6 nesten; Wilcoxon tekentoets $Z=2{,}20$, $p<0{,}05$, $r=0{,}64$). De drie gefilmde nesten in het Fochteloërveen zitten daar met een mediane voerfrequentie van 6,3 tussenin. Op het Wapserveld werd midden juni (vooral Smalle Kniptorren) vaker gevoerd dan begin juni (Rozenkevers): vermoedelijk speelt de grootte van de prooien (kevers) hierin een belangrijke rol. Helaas is onbekend welke prooien op 8 juni zijn gevoerd, omdat bij dat nest alleen de voerfrequentie kon worden bepaald en niet het dieet. Jongen werden vaker gevoerd naarmate ze ouder waren, maar dit verband was niet significant (Pearson's rangcorrelatie $r=0.40$, $p=0.17$).

Paapjes met Grote Bonte Graswantsen in de Tempelstukken (28 juni 2022, Herman van Oosten).

Paapjes met, van links naar rechts: rozenkevers, een daas en een dagpauwoog (Tempelstukken, 28 juni 2022, Herman van Oosten)

4. Discussie

Verspreiding en terrein
Onze Paapjes vestigden zich dicht bij elkaar in kleine gebieden met tamelijk scherpe grenzen. Vrijwel zonder uitzondering betrof het extensief jaarrond begraasde half natuurlijke gebieden, bestaand uit grasland of uit natte heide en veen. We vonden het lastig om aan de hand van kenmerken als bijvoorbeeld de vaak genoemde uitzichtpunten de kwaliteit van het gebied voor Paapjes te bepalen. In sommige territoria ontstonden dergelijke punten vooral in de loop van het seizoen in de vorm van toppen van ridderzuring, in heideterreinen waren ze onopvallend aanwezig in de vorm van uitstekende toppen van struikhei.
In het algemeen maakten deze broedterreinen deel uit van veel grotere gebieden zonder Paapjes. In enkele andere Drentse gebieden waar Stef Waasdorp in 2022 naar onder meer Paapjes keek, kwam exact hetzelfde beeld naar voren van een sterk geclusterd voorkomen. Dit geclusterde voorkomen bij Paapjes is ook Schmidt & Hantge al opgevallen in 1954, in hun studiegebied nabij Heidelberg (DE): zij vermoedden dat Paapjes die voor het eerst in het gebied gaan broeden worden aangetrokken door de aanwezigheid van een al gesettelde man. Het viel hen op dat andere delen van het terrein onbezet bleven, ondanks bewezen goede ecologische omstandigheden. Waarschijnlijk speelt in onze studie hetzelfde fenomeen.
Er zijn meer soorten zangvogels met exclusieve territoria en foerageergebieden, maar wel broedend in losse clusters (Stamps 1988, Fletcher & Miller 2006). De clustering kon meestal niet verklaard worden aan de hand van habitatkarakteristieken en/of voedselaanbod (Herremans 1993). Voor de hand liggend is dat er sociale drijfveren achter de clustering zitten, waarbij moet worden gedacht aan voordelen bij het vinden en selecteren van een partner (Tarof & Ratcliffe 2004). Bij Paapjes zou dit extra belangrijk kunnen zijn in geval van mislukken van het broedsel en/of sterfte van een partner. Er is dan immers weinig tijd voor het vinden van een andere partner en geclusterd broeden maakt het voor individuen mogelijk om, nog voordat er sprake is van een werkelijke behoefte, toch al informatie te vergaren over beschikbaarheid en kwaliteit van mogelijk toekomstige partners.

Broedbiologie
De start van de eileg van de door ons onderzochte Paapjes week niet af van andere studies op vergelijkbare breedtegraad en hoogte boven zeeniveau. De legselgrootte van 5-7 eieren en gemiddeld 5.5 jongen per succesvol nest is conform opgaves in buitenlandse studies, ook uit perioden dat het het Paapje nog voor de wind ging, zoals in het Europa van de vorige eeuw (Bastian & Bastian 1996). Dit doet vermoeden dat er in de Drentse broedgebieden voldoende voedsel voor Paapjes aanwezig is om eieren te vormen en jongen groot te brengen. We stelden geen tweede broedsels vast volgend op een eerste succesvol broedsel. Waarschijnlijk zijn die, op een enkele uitzondering na, altijd zeer zeldzaam geweest (Bastian & Bastian 1996) en het is niet aannemelijk dat eventuele extra jongen uit tweede broedsels een effect kunnen sorteren op populatieniveau.

Dieet van de nestjongen
Orłowski en collega's (2016) onderzochten het dieet van Poolse Paapjes in weilanden die uit gebruik zijn genomen en verruigden. Als meest voorkomende prooien vonden zij in keutels van nestjongen kevers, gevolgd door spinnen en wantsen (tabel 3). In Tsjechië vormden vliesvleugeligen, spinnen, kevers en vlinders de hoofdmoot van het dieet (Pudil & Exnerová 2015), en in Zwitserland vormden tweevleugeligen, kevers en vliesvleugeligen de hoofdmoot van het dieet, met een flink aandeel sprinkhanen, in graslanden (Britschgi *et al.* 2006).
Een 86 jaar oude studie van Otto Steinfatt (1937) is het expliciete vermelden waard: hij bestudeerde Paapjes in de 'Rominter Heide' (tot 1945 Oost-Pruisen, tegenwoordig het bos van Romincka in uiterst Noordoost-Polen, tegen de grens met Kaliningrad, Rusland) door zich op één meter van het nest te verbergen in een schuiltentje. Zo zat hij daar vanaf 3 uur 's ochtends tot soms na 8 uur 's avonds, en dat drie dagen op rij, van 30 juli 1937 tot en met 1 augustus! Hij zag dat met name vlinders (rupsen) en tweevleugeligen werden gevoerd, met daarnaast spinnen, sprinkhanen en wantsen (meer dan 5%). Paapjes gebruiken dus een waaier aan prooisoorten als voedsel voor hun jongen, waarbij lokale omstandigheden bepalen welke groepen het meest frequent worden gevoerd.

Tabel 3. Dieetdata Tempelstukken (TS), Wapserveld (WV) en Fochteloërveen (FV), vergeleken met Polen, Tsjechië en Zwitserland. 1 Orłowski et al. 2016, 2 Pudil & Exnerová 2015, 3 Britschgi et al. 2006, 4 Steinfatt 1937.

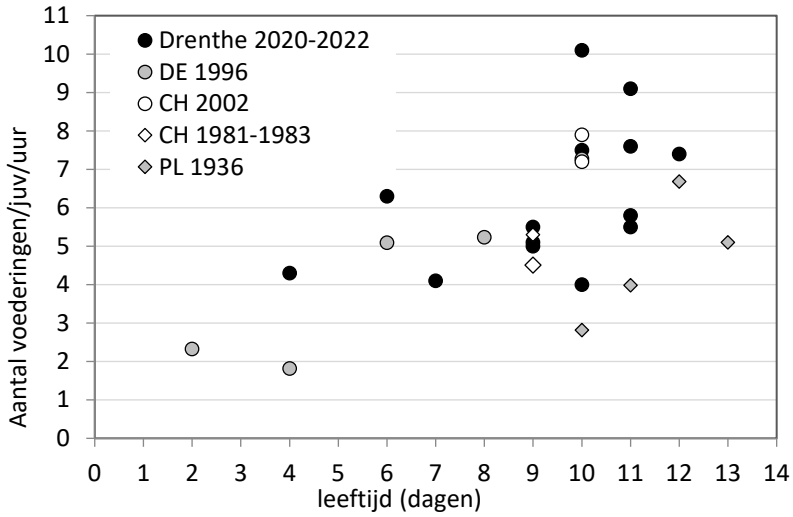
Orde	TS	WV	FV	PL[1]	Cz[2]	CH[3 (int)]	CH[3 (ext)]	PL[4]
Aranea	3,9	2,4	8,3	13,4	16,9	1,8	3,4	6,0
Isopoda	2,4	4,0	1,8					
Diplopoda		0,2	0,5	2,3				
Odonata		1,6	6,7					0,3
Orthoptera	0,6	0,9	2,1	6,5		10,8	7,5	7,9
Heteroptera	4,0		0,5	10,2				6,5
Coleoptera	56,6	56,7	31,8	47,6	16,7	20,0	10,5	2,2
Hymenoptera	0,5	0,5		10,2	24,9	10,9	19,2	0,1
Lepidoptera	13,8	18,8	36,4	2,8	15,6	2,5	10,7	25,0
Diptera	6,8	4,7	4,4	5,9		33,3	24,5	12,4
Neuroptera		0,1	0,2					
Crassiclitellata		0,3						
Vertebrata		0,1						
Larf spec.	0,2	0,6						
Onbekend	10,6	9,1	7,4		15,3	15,1		38,7

De percentages gevoerde rupsen en kevers schommelden tussen jaren en dat is van belang, omdat kevers en rupsen verschillen in de verhouding tussen bruikbare nutriënten niet-verteerbaar chitine. Kevers bevatten ongeveer 8% chitine (versgewicht) en rupsen ongeveer 3% (Van Oosten & Van der Beek, ongepubliceerde gegevens). Daarnaast geldt dat hoe kleiner een kever is, hoe meer chitine hij verhoudingsgewijs bevat. Wanneer een jonge vogel voor een groot deel wordt gevoerd met kleine kevers, zal zijn maag snel vol raken met een flink aantal onverteerbare dekschildjes. Hoewel de door ons gevolgde jongen soms behoorlijk eenzijdig met kleine kevers als Smalle Kniptorren (tot 50% van het dieet) werden gevoerd, werd hun dat niet fataal, want later bleken deze jongen gewoon uitgevlogen. Ook hun gewicht week niet wezenlijk af van dat van andere jongen van vergelijkbare leeftijd.

Voederfrequentie

Gezien de variatie in het dieet, vermoeden we niet dat Paapjes heel kieskeurig zijn wat prooikeus betreft. Of prooikeus doorwerkt in andere zaken, zoals voederfrequentie, weten we niet zeker. Ons materiaal is in dit opzicht nog anekdotisch, maar het leek erop dat de voederfrequentie hoger was wanneer vooral kleine prooien werden aangeleverd. In energetisch opzicht hoeft dit niet per se nadelig te zijn voor de ouders, maar tamelijk zeker is dat zij al te frequent voeren proberen te vermijden om aandacht van predatoren te minimaliseren. In een studie hiernaar door Fontaine & Martin (2006), verwijderden zij alle predatoren uit een deel van de experimentele plots. Zij zagen dat de voerfrequentie toenam in de plots zonder predatoren in vergelijking met de controleplots. Aanvoer van vooral kleine prooien zou er op deze manier toe kunnen leiden dat een nest kwetsbaarder wordt voor predatie.

Ter vergelijking met de Drentse voerfrequentie zijn in figuur 9 voerfrequentiegetallen geplot uit andere landen: Duitsland 1996 (Bastian & Bastian 1996), Zwitserland 2002 (Britschgi et al. 2006), Zwitserland 1981-1983 (Labhardt 1991) en Polen 1936 (Steinfatt 1937), als voeringen per jong per uur. De voerfrequentie in de verschillende gebieden (landen) is nogal variabel, waarbij het opvalt dat vijf Drentse nesten bij de zes meest gevoerde nesten behoren (fig. 7). Dit kan betekenen dat (1) het voedselaanbod bij deze nesten overdadig was, (2) dat er wel veel kleine prooien aanwezig zijn maar weinig grote prooien en de ouders dus vaker moeten vliegen (3) dat er in de resterende broedterreinen weinig dreiging is van predatoren (uiteraard is een combinatie van deze drie factoren mogelijk). Predatoren hebben we niet gekwantificeerd, maar in al onze onderzoeksterreinen waren kraaiachtigen en roofvogels zeer schaars. Tijdens de drie jaren van onderzoek hebben we nooit directe dreiging van deze gevleugelde predatoren bij de Paapjes waargenomen, hoewel een Gaai werd gefotografeerd terwijl die een nest jonge Roodborsttapuiten beëindigde op het Wapserveld-. Over (nachtactieve) grondpredatoren weten we helemaal niets, maar het is minder aannemelijk dat deze de nesten makkelijker vinden bij een hogere voederfrequentie.



Figuur 7. De voederfrequentie in Drenthe vergeleken met andere studies.

Ongepaarde mannen

Ongepaarde mannen zongen bijna onafgebroken tot eind juni, hadden zelden conflicten onderling of met gepaarde mannen en waren bijzonder gretig in het zich mengen in tumult wanneer wij jongen ringden in een naburig nest (wat de Paapjes zonder twijfel ervaren als predatie). Dit doet vermoeden dat de strategie van ongepaarde mannen tweeledig is, namelijk het aantrekken van een vrouwtje in hun vooralsnog lege territorium, of het overnemen van een buurvrouw, waarbij die kans groter is tijdens een risicovolle situatie.

Omdat individuen binnen de door ons gevolgde populaties niet individueel herkenbaar waren, hebben we geen idee hoe succesvol ongepaarde mannen waren in het bemachtigen van een vrouw. De situatie leek echter aan het begin van elk broedseizoen al min of meer in beton gegoten, waarbij de verdeling van vrouwen en de zanglocaties van ongepaarde mannen stabiel bleef tot het einde van de periode waarin nog nieuwe legsels werden begonnen. Maar we weten dus niet of het steeds dezelfde mannen waren op de zangposten.

In onze studiegebieden was ongeveer een derde van de mannen ongepaard. We kunnen niet uitsluiten dat er ook (veel minder opvallende) ongepaarde vrouwen rondvliegen, maar dit is onaannemelijk gezien de geringe jaarlijkse overleving van ongeveer 50% na de eerste winter (Bastian & Bastian 1996, Blackburn & Cresswell 2016, Fay *et al.* 2020). Bij een dergelijke overleving leidt het overslaan van een broedseizoen al snel tot een kinderloos einde.

Voor de oorzaak van een mannenoverschot is bij Paapjes wel gedacht dat dit te maken heeft met een grotere kans voor vrouwtjes om op het nest te worden gepredeerd (Bastian & Bastian 1996) of, bij vogels in het algemeen, door de grotere inspanning die vrouwtjes zouden leveren tijdens de broedcyclus (Donald 2007). Daar is tegenin te brengen dat in zowel de overwinteringsgebieden (Blackburn & Cresswell 2016) als in de broedgebieden (Fay *et al.* 2020) geen lagere overleving onder vrouwtjes dan onder mannetjes werd vastgesteld bij Paapjes. In de broedgebieden werden van jaar op jaar weliswaar minder vrouwtjes teruggezien, maar dat kon goed worden verklaard door een eventueel sterkere neiging tot dispersie onder vrouwtjes vanuit de broedgebieden, met name van jonge vogels. Jonge Paapjes komen (in grote populaties) nauwelijks terug naar hun geboortegrond (Shitikov *et al.* 2012, 2015). Waar de Drentse vrouwtjes blijven is niet bekend, maar dat zou op grote afstand van de geboorteplaats kunnen zijn. Zo werden enkele Bonte Vliegenvangers, ook lange afstandstrekkers, die in Engeland als nestjongen waren geringd, als broedvogel teruggevonden in Nederlandse nestkasten op gemiddeld 628 kilometer van hun geboorteplaats (Both *et al.* 2012). Het is niet heel onwaarschijnlijk dat Drentse Paapjes zich tot ver buiten Nederland kunnen vestigen en dat bewijs daarvoor ontbreekt, kan komen doordat Paapjes veel minder worden onderzocht dan Bonte Vliegenvangers.

Door diverse bronnen is van dispersie *an sich* wel verondersteld dat ze de oorzaak is voor het mannenoverschot bij zangvogels, met de kanttekening dat dit meer optreedt naarmate populaties kleiner en sterker geïsoleerd zijn (Dale 2001, Steifetten & Dale 2006, Morrison *et al.* 2016).

Tekenend hierbij is dat in studies van Paapjes voor 1996 maximaal 15 % ongepaarde mannen werden gevonden(Bastian & Bastian 1996). In publicaties van na 1996 is dat aandeel bijna steeds veel hoger (tabel 4). De hogere percentages ongepaarde mannen vallen in dit geval dus goed samen met sterk afgenomen populaties, niet alleen in Nederland.

Het grote aandeel mannen kan ook voorkomen uit een scheve sexratio onder nestjongen. Zo werden in een tapuitenpopulatie in Noord-Holland structureel meer mannen dan vrouwen geboren en dat was met name zo bij legsels die later in het seizoen werden geproduceerd (Van Oosten & Schekkerman 2021).

Tabel 4. Aandeel ongepaarde mannetjes van Paapje in studies vlak voor- of na 2000. Naar Evers et al. (2017).

Land	% ongepaard	Bron
Polen	37.6	Orłowski (2004)
Polen	37.0	Frankiewicz (2008)
Zwitserland	10.0	Müller et al. (2005)
Zwitserland	8.7	Brunner et al. (2015)
Duitsland	16.7	Luick et al. (2004)
Duitsland	2.0	Fischer et al. (2013)
Duitsland	25.0	Feulner (2016)
Duitsland	22.7-28.4	Evers *et al.* (2017)
Nederland	23	Oosterveld (1999)
Nederland	34	Deze studie

Reproductie
Van in totaal 72 gevonden nesten waren er 49 succesvol, 68%. Dit is hoog vergeleken met nestsucces in andere studies: 23-35% (Fuller & Glue 1977), 42% (36 van 85 nesten succesvol; Bezzel & Stiel 1977), 44% (57/129; Schmidt & Hantge 1954), 46% (16/35; Border et al. 2018). 61% (17/28; Evers *et al.* 2017), 63% (49/78; Feulner 1995), 63% (165/253; Shitikov *et al.* 2015), 68% (28/41; Pudil 2001), 76% (89/117; Frankiewicz 2008).
Doordat veel paren na mislukken een vervolgpoging deden, was het percentage paren dat jongen grootbracht (ongepaarde mannen buiten beschouwing gelaten) hoger, namelijk 75% en per gebied variërend van 50 tot 84%. Met een gemiddelde jongenproductie van 5.5 jongen per succesvol nest zou dat neerkomen op 2.07 jongen per individu. Volgens Bastian & Bastian (1996) is 1.5 jong voldoende om een populatie niet te doen krimpen, zodat de Drentse reproductie zelfs tot een toename zou kunnen leiden.
Echter met inbegrip van de ongepaarde mannen verandert het verhaal. Bij een gelijke sex-ratio onder de jongen zou de reproductie van onze populatie terugvallen tot 1.33 uitgevlogen jong per individu. Dat is mogelijk te weinig om een populatie stabiel te houden.

Synthese
We moeten ons dus een populatie Paapjes voorstellen in verspreide leefgebieden, met binnen de subpopulaties een sterke clustering, omdat ze nu eenmaal graag in gemeenschappen leven. Binnen de Drentse clusters lijkt voedsel en veilige broedgelegenheid geen doorslaggevend probleem: onze Paapjes produceerden immers normale legsels en brachten flinke broedsels groot en een groot aandeel van de paren bracht jongen groot.
De kink in de kabel lijkt momenteel te zitten in een vrouwentekort dat wordt veroorzaakt door hun grotere dispersie ten opzichte van mannen of door een lagere levensverwachting. Dat laatste is niet aannemelijk vanwege het hoge nestsucces en doordat in overwinteringsgebieden van winter op winter niet minder vrouwen dan mannen terugkeerden in hun vaste territoria (Blackburn & Cresswell 2016). Maar hoe moeten we ons het verlies door dispersie voorstellen? Je zou zeggen dat, hoewel deze zeer verspreid liggen, het niet heel moeilijk moet zijn voor een vrouwtje om een subpopulatie en daarmee een partner te vinden. In bijna alle subpopulaties heerste namelijk een mannenoverschot, dat zeer zijn best doet om te worden gevonden. Toch trad een scheve seks-ratio ook op bij Fitissen in Groot-Brittannië, waarbij het mannenoverschot groter was naarmate een subpopulatie kleiner en meer geïsoleerd was (Morrison *et al.* 2016) en bovendien toenam vanaf 1994. Hoewel in aantal afnemend, zijn Fitissen in Groot-Brittannië echt nog veel ruimer verspreid en algemener dan Paapjes in het merendeel van hun Europese verspreidingsgebied (bron: https://ebba2).

Vervolgonderzoek
We kunnen er vrij zeker van zijn dat wanneer er een knelpunt bestaat voor Paapjes in Nederland, dat iets te maken heeft met de ondervertegenwoordiging van vrouwtjes. Het is belangrijk om zekerder te zijn van het mechanisme dat daar achter steekt. We denken nu wel in de richting van dispersie van vrouwen als oorzaak, maar het zou goed zijn te weten dat bijvoorbeeld niet een scheve seks-ratio in jongenproductie hieraan ten grondslag ligt. Dit is te onderzoeken door van ongeveer 100 jongen een dekveertje met bloedspoel te verzamelen om dan met behulp van DNA het geslacht te bepalen. Om een idee te krijgen van disproportionele verliezen van vrouwtjes, kunnen we bij een steekproef van

gekleurringde vrouwtjes in de gaten houden of er sprake is van vervanging van individuen binnen een territorium binnen een broedseizoen. Ook is het zinvol om de dieet-steekproef te vergroten door enkele nesten te filmen. Tenslotte is het zinvol om op meer plekken te kijken naar verspreiding, broedsucces en aandeel ongepaarde mannen binnen subpopulaties, om meer inzicht te krijgen in het functioneren van de metapopulatie (o.a. zoeken gekleurringde Paapjes). Daarbij hoeven niet per se de nesten te worden opgezocht, omdat het bij Paapjes ook zonder nestvondst goed is in te schatten of er al dan niet sprake is van succesvol broeden. Hierdoor zijn de terreinbezoeken korter en kunnen met enig beleid ook gebieden met broedende Kraanvogels worden betrokken in het onderzoek. Omdat we niet uitsluiten dat gevleugelde predatoren een belangrijke rol spelen in de geschiktheid van een broedgebied, is het aan te bevelen om hun aanwezigheid systematisch in kaart te brengen. Het is de moeite waard om met behulp van GIS-analyses uit te zoeken of Paapjes om te broeden gebieden met een lage predatorendichtheid selecteren. Dit is waarschijnlijk mogelijk met behulp van de langjarige broedvogelkarteringen in het Dwingelderveld en het Fochteloërveen.

Zeven jonge Paapjes opgepropt in het nest, dat ze over enkele dagen zullen verlaten (Onlanden, 14 juni 2022).

5. Literatuur

Bastian A. & H.-V. Bastian. 1996. Das Braunkehlchen – Opfer der ausgeräumten Kulturlandschaft. Aula-Verlag, Wiesbaden.

Bezzel E. & K. Stiel. 1977. Zur Biologie des Braunkehlchens *Saxicola rubetra* in den Bayerischen Alpen. Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern 16: 1-9.

Blackburn E. & W. Cresswell. 2016. High within-winter and annual survival rates in a declining Afro-Palaearctic migratory bird suggest that wintering conditions do not limit populations. Ibis 158: 92–105.

Boele A., J. van Bruggen, F. Hustings, K. Koffijberg, J.W. Vergeer & T. van der Meij. 2019. Broedvogels in Nederland in 2017. Sovon-rapport 2019/04. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

Border J.A., L.R. Atkinson, I.G. Henderson & I.R. Hartley 2018. Nest monitoring does not affect nesting success of Whinchats *Saxicola rubetra*. Ibis 160: 624-633.

Both C., R. A. Robinson & H. P. van der Jeugd. 20212. Long-distance dispersal in migratory pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* is relatively common between the UK and the Netherlands. Journal of Avian Biology 43: 193-197.

Britschgi A., R. Spaar & R. Arlettaz. 2006. Impact of grassland farming intensification on the breeding ecology of an indicator insectivorous passerine, the Whinchat *Saxicola rubetra*: Lessons for overall Alpine meadowland management. Biological Conservation 130: 193-205.

Brunner A., R.F. Graf & E. Nicca. 2015. Brutbiologie und Förderung des Braunkehlchens *Saxicola rubetra* in einem ausgewählten Gebiet am Schamserberg (Kanton Graubünden). Der Ornithologische Beobachter 112: 219-232.

Clarke A.L., B.E. Saether & E. Roskaft. 1997. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. Oikos 79: 429-438.

Dale S. 2001. Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. Oikos 92: 344–356.

Donald P.F. 2007. Adult sex ratios in wild bird populations. Ibis 149: 671–692.

Evers A., J. Sohler & H. Hötker. 2017. Populationsökologische Untersuchungen zum Braunkehlchen in Schleswig-Holstein, Untersuchungen 2017. Michael-Otto-Institut im NABU, Bergenhusen.

Fay R., M. Schaub, M.V. Banik, J.A. Border, I.G. Henderson, G. Fahl, J. Feulner, P. Horch, F. Korner, M. Müller, V. Michel, H. Rebstock, D. Shitikov, D. Tome, M. Vögeli & M.U. Grüebler. 2020. Whinchat survival estimates across Europe: can excessive adult mortality explain population declines? Animal Conservation 24: 15-25.

Feulner J. 1995. Faktoren, die den Bruterfolg des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra*) beeinflussen. Jahresbericht Ornithologische Arbeitsgemeinschaft Ostbayern 22: 17-30.

Feulner J. 2016. Untersuchung zu Braunkehlchen im Rotmaintal bei Kulmbach - Erfolgskontrolle der Artmaßnahme "Künstliche Sitz- und Singwarten" im Jahr 2016. Bayrisches Landesamt für Umwelt (LfU).

Fischer K., R. Busch, G. Fahl, M. Kunz & M. Knopf. 2013. Habitat preferences and breeding success of Whinchats (*Saxicola rubetra*) in the Westerwald mountain range. Journal of Ornithology 154: 339-349.

Fletcher R.J. & C.W. Miller. 2006. On the evolution of hidden leks and the implications for reproductive and habitat selection behaviours. Animal Behaviour 71:1247-1251.

Fontaine J.J. & T.E. Martin. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. Ecology Letters 9: 428-434.

Frankiewicz J. 2008. Breeding biology and ecology of Whinchat *Saxicola rubetra* on abandoned farmland of Opole Province (SW Poland). Acta zoologica cracoviensia 51A: 35-47.

Fuller R.J. & D.E. Glue 1977. The Breeding Biology of the Stonechat and Whinchat. Bird Study 24: 215-228.

Greenwood P.J. & P.H. Harvey. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 13: 1-21.

Herremans M. 1993. Clustering of territories in the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*. Bird Study 40: 12-23

Kielanowski J. 1965. Estimates of the energy cost of protein deposition in growing animals. Energy Metabolism, Academic Press, London.

Kluijver H.N. 1950. Daily routines of the Great Tit, Parus m. major L. Ardea 38: 99-135.

Labhardt A. 1991. Zur Biologie des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra*) im Voralpengebied des Westschweiz. Dissertation, Universität Basel.

Lok J. 2009. Broedvogelbevolking van de beekdalgraslanden in de Eeneren Tempelstukken 1994-2009. Drentse Vogels 23: 60-71.

Luick R., J. Bierer & F. Wagner. 2004. Wiesenbrüterschutz in der Kulturlandschaft – mehr als nur Vertragsnaturschutz. Naturschutz und Landschaftsplanung, 36/3.

Morisson C.A., Robinson R.A., Clark J.A. & Gill J.A. 2016. Causes and consequences of spatial variation in seks ratios in a declining bird species. Journal of Animal Ecology 85: 1298-1306.

Müller M., R. Spaar, L. Schifferli & L. Jenni. 2005. Effects of changes in farming of subalpine meadows on a grassland bird, the whinchat (*Saxicola rubetra*). Journal of Ornithology 146: 14-23.

Oosterveld E.B. 1999. Reproductief succes en immigratie bij het Paapje *Saxicola rubetra* in Geelbroek (Drenthe): sleutels tot voor- en achteruitgang? Limosa 72: 143-150.

Orłowski G., J. Frankiewicz & J. Karg. 2016. Nestling diet optimization and condition in relation to prey attributes and breeding patch size in a patch-resident insectivorous passerine: an optimal continuum and habitat constraints. Journal of Ornithology 158: 169-184.

Pudil M. 2001. Breeding biology of the Whinchat (*Saxicola rubetra*). Sylvia 37: 133-140.

Pudil M. & A. Exnerová. 2015. Diet and foraging behaviour of the Whinchat (*Saxicola rubetra*). In: Bastian H.-V. & J. Feulner (Eds.): Living on the Edge of Extinction in Europe. Proc. 1st European Whinchat Symposium: 125-134. LBV Hof, Helmbrechts.

Schmidt K. & E. Hantge. 1954. Studien an einer farbig beringten Population des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra*). Journal für Ornithologie 95: 130-173.

Shitikov D., S. Fedotova, V. Gagieva, D. Fedchuk, E. Dubkova & T. Vaytina. 2012. Breeding-site fidelity and dispersal in isolated populations of three migratory passerines. Ornis Fennica 89: 53-62.

Shitikov D.A., T.M. Vaytina, V.A. Gagieva & V.D. Fedchuk. 2015. Breeding success affects site fidelity in a Whinchat *Saxicola rubetra* population in abandoned fields. Bird Study 62: 96-105.

Stamps J.A. 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. American Naturalist 131: 329-347.

Steifetten Ø. & Dale S. 2006. Viability of an endangered population of ortolan buntings: The effect of a skewed operational sex ratio. Biological Conservation 132: 88–97.

Steinfatt O. 1937. Nestbeobachtungen beim Rotkehlchen (*Erithacus r. rubecula*), Braunkehlchen (*Saxicola rubetra*), Buchfink (*Fringilla c. coelebs*) und Hänfling (*Carduelis c. cannabina*). Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern 21: 139-154.

Tarof S.A. & L.M. Ratcliffe 2004. Habitat characteristics and nest predation do not explain clustered breeding in Least Flycatchers (*Empidonax minimus*). Auk 121: 877-893.

van Dijk A.J. 2019. Paapje *Saxicola rubetra* als broedvogel in het veranderende dal van de Vledder Aa in Drenthe in 1970-2019. Drentse Vogels 33: 1-27.

Van Dijk A.J. & R.G. Bijlsma. 2006. Lange-termijn veranderingen bij broedvogels in Wapserveld-Berkenheuvel. Drentse Vogels 20: 1-25.

van Oosten H., W. van Manen, M. Roodbergen, L. Franssen, G. Jenniskens, C. van Turnhout & P. Alefs. 2022. Een verkenning van habitat en biologie van Paapjes in Noordoost-Nederland 2020-2021. Sovon-rapport 2022/36. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

van Oosten H.H. & H. Schekkerman. 2021. Female-biased adult sex ratio in relation to sex-specific adult and first-year survival, fledgling sex ratio and dispersal in a migratory passerine. Ardea 109: 55–65.

Wijnhold M. , R. Blaauw, W. Reinink, B. Speelman en R. Oosterhuis. 2022. Broedvogels in De Onlanden in 2022. Stichting Natuurbelang De Onlanden, Roderwolde, rapport 2022/02.

H.J.E. van Beuningen Bijdrage

Elise Mathilde

Vogelbescherming NEDERLAND

provincie Drenthe

SBNL Natuurfonds

Oenanthe ecologie
Herman van Oosten

Sovon Vogelonderzoek Nederland

Postbus 6521
6503 GA Nijmegen
Toernooiveld 1
6525 ED Nijmegen
T (024) 7 410 410

E info@sovon.nl
I www.sovon.nl

Sovon

van Oosten H. & van Manen W. 2023. Broedbiologie van het Paapje in Noordoost-Nederland in 2020-2022. Sovon-rapport 2023/018.