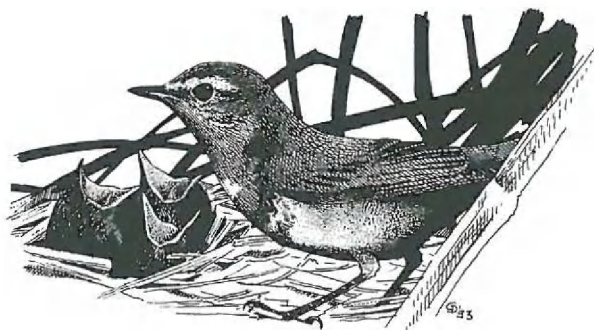


DE KOLONISATIE VAN DE ZWINSTREEK DOOR DE WITGESTERDE BLAUWBORST *Luscinia svecica cyanecula* (1978-'93)

Patrick Lust



INHOUD

INLEIDING

GEBIED & METHODE

1. Het onderzoeksgebied
2. Methode
 - 2.1. Inleiding
 - 2.2. Territoriumkartering
 - 2.3. Turfmethode

RESULTATEN

1. Trefkans
2. Aantalsontwikkeling
 - 2.1. Inleiding
 - 2.2. Telfout
 - 2.3. Evolutie van de aantallen
3. Verspreiding
4. Biotoopkeuze
5. Territoriumgrootte
6. Dichtheden

DISCUSSIE: KOLONISATIE

DANKWOORD/WAARNEMERS

SAMENVATTING

SUMMARY

RESUME

LITERATUUR

NOTEN

INLEIDING

Het areaal van de Witgesterde Blauwborst omvat hoofdzakelijk de laag gelegen delen van West-, Midden en Oost-Europa (Cramp 1988). De totale NW-Europese populatie werd omstreeks 1980 op ca. 2000 broedparen geschat (Osieck 1982). Hiervan situeerde zich ongeveer de helft in Nederland: 900-1200 paar in 1976-1977 (van den Bergh 1979). Andere belangrijke populaties bevonden zich in West-Duitsland: 600-1050 paar (Cramp 1988) en België: 900 paar (Lippens & Wille 1972). In België werd de Blauwborst, ten tijde van het Atlasonderzoek (1974-1977), vooral vastgesteld in de Antwerpse en Limburgse Kempen, het aangrenzende deel van Brabant en de depressie van de Haine. Hierbij werd ook een mogelijk broedgeval in het noorden van West-Vlaanderen opgetekend. Het aantal broedparen werd ditmaal op ruim 600 geschat (Roggeman 1988).

In een groot gedeelte van het verspreidingsgebied werd een, soms aanzienlijke, daling van de aantallen vastgesteld. Dit was ondermeer het geval in West-Duitsland en Zuid- en Oost-Nederland. Als vermoedelijke oorzaken voor deze achteruitgang werd vooral gewezen op het verloren gaan van geschikte biotopen ten gevolge van ontginningen, ontwatering, kanalisatie en het verdwijnen van de griendcultuur (o.a. Schmidt 1987, van Erve et al. 1967, Alleijn et al. 1971, van den Bergh et al. 1979, Van Dijk & van Os 1982, Heijnen 1982, VWG 20-Achterhoek 1985, Osieck 1986).

In enkele andere gebieden werd daarentegen, vooral sinds de jaren '70, een duidelijke kentering waargenomen. In Nederland werd de meest opvallende aantalstoename in de Biesbosch vastgesteld. Na de afsluiting van het Haringvliet nam het aantal Blauwborsten er toe van ca. 100-200 paar omstreeks 1970 tot nagenoeg 2000 paar in 1988 (Meijer & van der Nat 1989). Vanaf 1988-'90 kwam hier evenwel een einde aan de groei. Er werd zelfs een lichte afname opgetekend (Meijer 1991). Ook in Zeeuws-Vlaanderen was er een toename van 15-20 broedparen omstreeks 1970 tot 150-180 paar in 1985 (Buisse & Tombeur 1988). In beide gevallen had deze populatie-aangroei mogelijk een invloed op het ontstaan en/of de groei van de broedpopulatie in onze regio. Rekening houdend met deze aangroei werd het aantal broedparen in Nederland halfweg de jaren tachtig reeds op 2000 à 3000 geschat (Van der Straaten 1987); in 1988 zelfs op ca. 2800-3500 paar (Meijer & van der Nat 1989). Op basis hiervan werd de NW-Europese populatie omstreeks 1987 op 4300-4900 paren geraamd (Meijer & van der Nat 1989).

Ook in België werd, met name in de Antwerpse en Limburgse Kempen, een toename gemeld (Maes et al. 1985, Gabriëls 1988). In het noorden van West-Vlaanderen was de Blauwborst tot het eind van de jaren zeventig slechts een onregelmatige broedvogel: telkens een broedpaar in de Kleiputten van Dujardin te Duinbergen in 1953, in de kleiputten van de Oude Vrede te Knokke van 1965 tot en met 1968 en in de Dievegatkreek te Knokke in 1973 (Lippens 1979). De soort was zo uitgesproken zeldzaam in onze regio dat er bij het vaststellen van de

eerste vaste zangposten (telkens 1 territorium in het Fort Sint-Donaas te Hoeke en in de Zwinbosjes te Knokke in 1978) niet eens met een eventueel broedgeval rekening gehouden werd. Zelfs na de registratie van de eerste zekere broedgevallen te Hoeke in 1979 en in de Kleiputten te Heist (Lust 1983) werd een blijvende vestiging van de soort nog onwaarschijnlijk geacht. Niettemin bleven een aantal waarnemers de verdere ontwikkeling op de voet volgen.

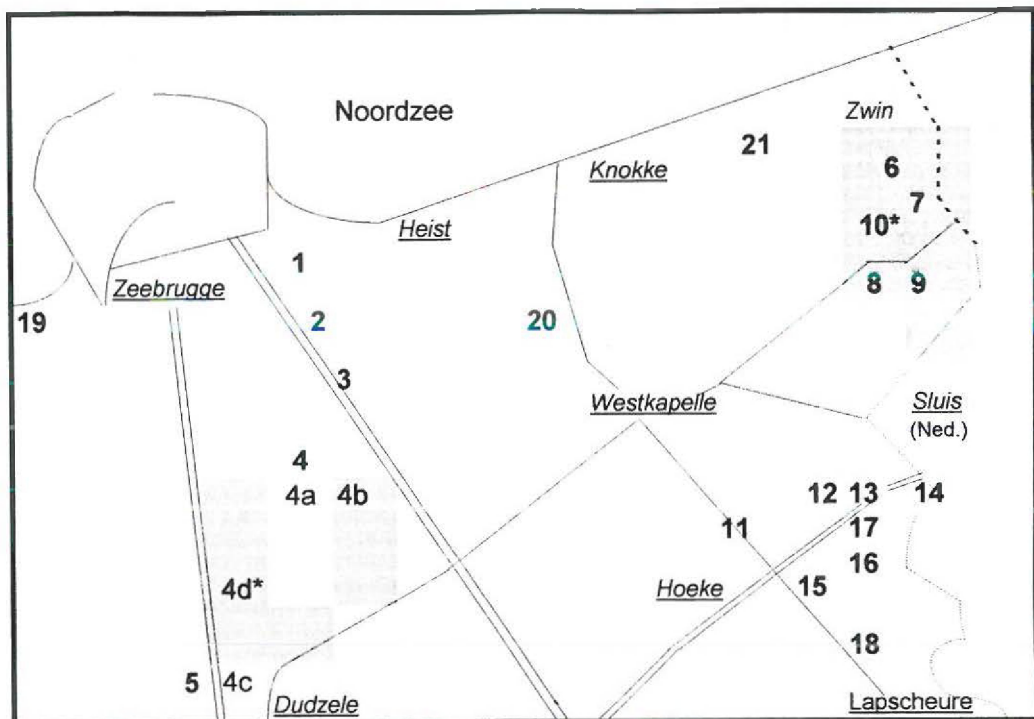
In dit artikel wordt vooreerst een beschrijving gegeven van het onderzoeksgebied en van de gebruikte telmethodes. De gebiedsbeschrijving omvat, naast de situering van het feitelijk onderzochte gebied, ook een beknopt overzicht van de ontstaansgeschiedenis van de Zwinstreek en een korte bespreking van de tot op heden door de Blauwborst gekoloniseerde terreinen binnen het geïnventariseerde gebied. Daarna komen de gebruikte inventarisatiemethodes, met name de territoriumkartering en de turfmethode, uitvoerig aan bod.

De opzet van het onderzoek, bestond erin om een zo volledig en gedetailleerd mogelijk beeld te verkrijgen van de aantalsontwikkeling en van de verspreiding van de Blauwborst in een gedeelte van de Zwinstreek, en dit vanaf de eerste vestigingen in 1978 tot heden (1993). Op basis van de gegevens die volgens de methode van de territoriumkartering verzameld werden, werd vervolgens de trefkans berekend. Zowel de gemiddelde trefkans, als het verloop van de trefkans in de loop van de dag en van het broedseizoen, worden vergeleken met reeds eerder gepubliceerde resultaten. Na een overzicht van de veranderingen in biotoopkeuze, werden tenslotte ook de gemiddelde grootte van het "zangterritorium" en de dichtheden berekend, en met bestaande literatuurgegevens vergeleken. De discussie tenslotte omvat een synthese van de resultaten in het kader van het theoretisch verloop van een kolonisatie als ruimtelijk proces.

GBIED EN METHODE

1. Het onderzoeksgebied

Het onderzoeksgebied valt samen met het op Belgisch grondgebied gelegen deel van de topografische kaart "5/5-6: Heist - Westkapelle" (Figuur 1). Zodoende wordt dit gebied in het noorden begrensd door het Noordzeestrand, in het oosten door de Belgisch-Nederlandse grens, in het zuiden door de lijn Dudzele - Oostkerke - Lapscheure, en in het westen door de lijn Zeebrugge - Lissewege - Dudzele. De Fonteintjes te Zeebrugge - Blankenberge vallen gedeeltelijk buiten dit gebied, maar aangezien daar jaarlijks geteld werd, zijn deze gegevens wel in dit verslag opgenomen. De totale oppervlakte van het getelde gebied bedraagt nagenoeg 140 km². Het onderzoeksgebied omvat het grootste gedeelte van de historische Zwinstreek. In het niet-systematisch onderzochte gedeelte van de Zwinstreek werden tot op heden nog geen territoria van de Blauwborst vastgesteld.



Deelgebied "Zeebrugge"

- 1: Haagje te Heist
- 2: Kleiputten te Heist
- 3: Afleidingskanalen
- 4: Achterhaven
 - 4a: Sliksleuven (O.T.)
 - 4b: O.T. Dstrigas
 - 4c: O.T. Dudzele
 - 4d*: Polders (gestippelde zone)
- 5: Eendekooi te Lissewege

Deelgebied "Zwin"

- 6: Kreek Da Costa
- 7: Dievegat-kreek
- 8: Oude Vrede
- 9: Nieuwe Vrede
- 10*: Nieuwe Hazegras- & Willem-Leopoldpolder (gestippelde zone)

Deelgebied "Hoeke"

- 11: Hoekevaart
- 12: Zwarte Sluis
- 13: Kleiputten Sint-Donaas
- 14: Lapscheurse Gat
- 15: Steenbakkerij te Hoeke
- 16: Lievegeleed
- 17: Blauwe Sluis
- 18: Kreken te Lapscheure

Overige deelgebieden

- 19: Fonteintjes
- 20: Kleiputten "Dujardin"
- 21: Zwinbosjes

Figuur 1 : Situering van de belangrijkste Blauwborst-gebieden binnen het onderzoeksgebied (dit valt samen met het op Belgisch grondgebied gelegen gedeelte van de topografische kaart 5/5-6: Heist-Westkapelle).

Figure 1 : Map of the study area in the north of the province West-Vlaanderen, with indication of the most important breeding areas for Bluethroat *Luscinia svecica cyanecula*.

De historische Zwinstreek wordt globaal begrensd door de lijn Blankenberge (B) - Brugge (B) - Middelburg (B) / Aardenburg (Nl) - Sluis (Nl) - Cadzand (Nl) / Zwin (B). Bij het begin van onze tijdrekening bestond dit gebied nog grotendeels uit een uitgestrekte zoetwaterlagune, die door een brede duinwal van de Noordzee werd afgeschermd, en waarin een dikke laag veen werd afgezet. Reeds vanaf de vroege middeleeuwen werd deze kustwal door verscheidene stormvloed doorbroken. In de loop van de daaropvolgende eeuwen traden meerdere, soms slechts plaatselijke, overstromingen of "transgressies" op. Deze gingen ondermeer gepaard met klei-afzettingen en de vorming van zeearmen (Sincfal). Tijdens periodes van "regressie" werden met wisselend succes dijken aangelegd en inpolderingen uitgevoerd.

In hoger genoemde transgressies kunnen grofweg drie belangrijke periodes onderscheiden worden: de zogenaamde "Duinkerken-I, II & III". Zodoende kan men, op basis van hun geologische voorgeschiedenis, binnen de Zwinstreek een onderscheid maken tussen Oudland-, Middenland- en Nieuwland-polders. Voor een meer uitvoerige beschrijving kan ondermeer verwezen worden naar Ryckaert (1985), J.E.K. (1981), Burggraefe et al. (1990).

Het gebied binnen de driehoek Brugge-Oostkerke-Dudzele behoort tot het Oudland. Ondanks het voorkomen van enkele vochtige komgronden met rijkbegroeide sloten (Ronselaerweiden) en een verland moerasgebied (Stadswallen Damme), werden hier tot op heden nog geen Blauwborst-territoria vastgesteld. Een klein aantal zangpost-gegevens wijzen er echter op dat de soort hier mogelijk over het hoofd gezien werd.

Het Middelland omvat de zone Blankenberge - Dudzele - Oostkerke - Sluis - Westkapelle - Heist. Het gedeelte tussen Ramskapelle en Westkapelle bestaat hoofdzakelijk uit hoger gelegen kreekruggronden, waar overwegend akkerbouw bedreven wordt. Hier werd de Blauwborst slechts sporadisch vastgesteld in de Kleiputten van Dujardin (Figuur 1, nr. 20). De lager gelegen komgronden omvatten o.m. de Kleiputten te Heist en het vroegere weidencomplex van Zeebrugge - Dudzele - Ramskapelle, die samen een eerste belangrijk bolwerk van de Blauwborst in onze regio herbergen. Dit deel van het onderzoeksgebied wordt verder in dit artikel als "deelgebied Zeebrugge" aangeduid.

Het hoger vermeld weilandencomplex te Zeebrugge - Dudzele werd sinds het begin van de jaren '80 grotendeels omgevormd tot de huidige Achterhaven. We vinden er de Blauwborst vooral terug op enkele "onvolledig" opgespoten terreinen (O.T.'s): door dijken omsloten percelen, die slechts gedeeltelijk met nat baggerslib opgevuld werden. Na een pionierfase met Moerasandijvie *Senecio congestus* ontwikkelde zich hier een, meestal heterogene, Riet-ruigte. Enkele voorbeelden zijn het O.T. Distrigaz, het O.T. Dudzele en de "Sliksleuven" nabij het Zuidelijk Insteekdok (Figuur 1, nrs. 4 a, b & c). In het resterende weidegebied werd het afwateringsnet vrij grondig verstoord, wat tot een verhoogde grondwatertafel en een toegenomen oppervlakte aan vochtminnende vegetaties heeft geleid.

In de Kleiputten te Heist (Figuur 1 nr. 2) deden zich eveneens een aantal ontwikkelingen voor, die vermoedelijk een invloed hadden op de explosieve groei van een Blauwborst-populatie. De rietvelden staan er in verbinding met de sterk

verontreinigde Isabellavaart, die dit gebied doorsnijdt. Ten gevolge van een soms dagelijks wisselende waterstand wordt het gebied regelmatig overspoeld met dit organisch verontreinigd afvalwater en -slib. Ook de fluctuaties zelf veroorzaken een versneld afbraakproces. Beide leiden tot een uitgesproken verhoging van de voedselrijkdom en de ontwikkeling van bijhorende ruigte-vegetaties.

Het Nieuwland tenslotte ontstond door inpolderingen in het gebied van de vroegere zee-inham van het "Zwin". Ten noorden van Westkapelle bestaat het gebied vooral uit grootschalig akkerland, maar bevat daarnaast ook enkele mooie kreekrestanten en kleiputten. In de Dievegatkreek (Figuur 1, nr. 7) en de kleiputten van de Oude Vrede (Figuur 1, nr. 8) vinden we nog vrij grote oppervlaktes met Riet *Phragmites australis*. Deze rietvelden bevatten veel overjarig Riet en zijn sinds het begin van de jaren tachtig in versneld tempo aan verruiging onderhevig. Daarnaast komen er vrij veel modderstroken voor, die hooguit met een open zilte pioniervegetatie begroeid zijn. Deze vormen een uitgelezen voedselgebied voor de Blauwborst. Dit is minder het geval in de kreek van Da Costa (Figuur 1, nr. 6), waar de waterstand ook steeds hoger was, en waar de Blauwborst zich pas jaren later zou vestigen. Naar deze gebieden wordt verder in dit artikel verwezen als zijnde het "deelgebied Zwin".

Het Nieuwland in de omgeving van Hoeke - Lapscheure bestaat daarentegen veeleer uit weilanden, en wordt als "brongebied" minder getroffen door mestrijk afvloeiingswater. Niettemin zijn ook de krekken en rietkragen van zowel de Hoekevaart, Zwarte Sluis, Zuid-over-de-Lieve en Blauwe Sluis (Figuur 1, resp. nrs. 11, 12, 16 & 17) onderhevig aan een snel voortschrijdende eutrofiëring. Zo verdwenen in de Zwarte Sluis, destijds een voedselarm veenmos-rietland, vrijwel alle indicatoren van een voedselarm milieu. De Blauwborst verscheen niettemin pas vrij recent in deze minder voedselrijke kreekrestanten. De eerste vestigingen in dit gedeelte van het onderzoeksgebied vonden daarentegen plaats in de Kleiputten van het Fort Sint-Donaas (Figuur 1, nr. 13) en de kleiputten van de Steenbakkerij Hoeke (Figuur 1, nr. 15). Beide bestaan uit een complexe mozaïek van ondiepe vijvers, rietveldjes, dijkes en graslanden met rietopslag, en vooral in het geval van de steenbakkerij Hoeke ook uit diverse verlandingsstadia naar Wilgen-moerasbos. De deelpopulatie van deze gebieden wordt verder "deelgebied Hoeke" genoemd.

Naast het polderlandschap omvat de Zwinstreek ook nog de slikken en schorren van het Zwin en de duinengordel. In dit gedeelte van het onderzoeksgebied werd de Blauwborst enkel broedend in het "duingebied" van de Zwinbosjes en de Fonteintjes vastgesteld. De Fonteintjes (Figuur 1, nr. 19) bestaan uit enkele onderling geïsoleerde, vochtige tot natte duindepressies die elk een verschillend verlandingsstadium vertegenwoordigen. Het Zwinbosjes-gebied (Figuur 1, nr. 21) is daarentegen geen echt duingebied, maar is ontstaan uit een afgesnoerde strandvlakte. Deze is opgebouwd uit diverse zand- en zeeklei-afzettingen met een rijke reeks gradiënten van kleizand, zoet-zilt en nat-droog. De Blauwborst werd er tot op heden vier maal broedend vastgesteld.

2. Methode

2.1. Inleiding

Bij de eerste vestigingen van de Blauwborst in de Zwinstreek werden aanvankelijk alle waarnemingen door diverse waarnemers nauwkeurig bijgehouden. Helaas werden later in deze beginperiode niet alle gebieden systematisch geteld. Pas in 1987 werd het plan opgevat om jaarlijks het gehele onderzoeksgebied gericht op Blauwborsten te inventariseren. Dit impliceert dat de wijze waarop de gegevens verzameld werden, verschillend is voor de periodes 1978 - '86 en 1987 - '93.

2.2 Territoriumkartering

De methode van de territoriumkartering (Hustings et al. 1985) werd vooral toegepast in de periode 1987 - '93. Dit was evenwel niet het geval voor de Achterhaven te Zeebrugge in 1991 - '92, het Haagje en de Afleidingsvaarten te Heist in 1991 - '92 en de Kreeken bij Lapscheure in 1988, '91 en '92. De Achterhaven te Zeebrugge werd anderzijds grondig geteld in 1991 en '92 (De Scheemaeker 1992, De Scheemaeker & Defoort 1992) en de Blauwborst-territoria liggen er grotendeels vrij ver uiteen. Hierdoor mag aangenomen dat de opgegeven aantallen niet veel van de werkelijke aantallen zullen verschillen. Ook voor het Haagje en de afleidingskanalen enerzijds en de kreeken te Lapscheure anderzijds waren nauwkeurige gegevens voorhanden afkomstig van waarnemers die deze gebieden zeer frequent bezoeken en met de methode van de territoriumkartering vertrouwd zijn (resp. gegevens L. Gillis & R. Pillen). Daarenboven gaat het ditmaal om lage aantallen, waardoor eventuele telfouten automatisch een geringe weerslag hebben.

Vóór 1987 werd de territoriumkartering slechts in beperkte mate toegepast. Dit geldt ten eerste voor die gebieden waar een volledige broedvogelcensus verricht werd, met name voor de Kleiputten te Heist in 1978 - '83 (Lust 1983) en in 1985 - '86 (gegevens Demaecker P.), en ten tweede voor enkele gebieden waar een gedeelte van de broedvogelbevolking, meer specifiek de rietbewoners, gericht geïnventariseerd werden: de Kleiputten en kreeken in de omgeving van Hoeke in 1985 en het deelgebied bij het Zwin in 1986 (eigen gegevens). Tenslotte werden ook in een aantal andere gevallen de beschikbare gegevens middels de principes van de territoriumkartering verwerkt, op voorwaarde dat er (1) eigen gegevens voorhanden waren die gebaseerd waren op een voldoende aantal bezoeken tijdens de geldige periode van het jaar en van de optimale periode van de dag, en dat er (2) per gebied niet meer dan twee, ruimtelijk voldoende gescheiden en duidelijk gelokaliseerde, waarnemingsplaatsen waren. In alle andere gevallen werd de turfmethode toegepast (zie 2.3.).

Vóór 1987 werden per telgebied en per teljaar doorgaans drie tot vier karteringsbezoeken verricht; na 1987 waren er dit gemiddeld vijf tot zeven. Daarbij lag de bezoeksfrequentie meestal hoger voor die gebieden waar volledige inventarisaties verricht werden, en/of voor gebieden met hoge populatiedichtheden (Kleiputten te Heist: jaarlijks zeven tot 25 censustel-

lingen). In gebieden met hooguit één of twee territoria werd daarentegen soms volstaan met twee tot vier bezoeken. Vanaf 1987, maar vooral vanaf 1990, toen steeds meer Blauwborst-territoria in marginale biotopen opdoken, werden ook meer verkennde bezoeken gebracht aan ongeschikt lijkende gebieden.

Gedurende het begin van de onderzoeksperiode (1979-'85) werd zowel 's ochtends als 's avonds geteld. Toen duidelijk bleek dat de avondtellingen een beter resultaat opleverden, werd vooral nog bij valavond geteld. Enkel in 1985 - '93 werden nog een reeks vroege- en/of late ochtendtellingen uitgevoerd, met name in de Kleiputten te Heist ('89-'92), de Achterhaven ('90), de krekken nabij het Zwin (1985 en 1989-'91) en de omgeving van Hoeke (1986 en '90). Deze tellingen werden uitgevoerd in de periode (begin) half maart tot begin (half) juli, het merendeel echter in de periode eind maart - eind april en juni.

Bij het noteren van de veldwaarnemingen werd op enkele punten afgeweken van de methode volgens Hustings et al. (1985). Hierbij is slechts één verschilpunt van essentieel belang: gelijktijdige waarnemingen krijgen een bijzondere aanduiding (stippellijn). Niet met elkaar verbonden waarnemingen staan dan voor "mogelijk hetzelfde/mogelijk verschillende individu" (conform Bibby et al. 1992). Hustings et al. (1985) stellen net het tegenovergestelde voor. Dit onderscheid maakt een belangrijk verschil uit wanneer de teller deze verbindingslijn vergeet te noteren. Eigen ervaring heeft geleerd dat deze vergetelheid wel vaker voorkomt. Bij de notatie volgens Hustings et al. leidt dit bijna onherroepelijk tot een onterechte opsplitsing in twee territoria. In het andere geval zou dit kunnen resulteren in het samenvoegen van twee territoria, maar dit kan door de gegevens van elke andere telling nog rechtgezet worden.

De interpretatie van de waarnemingen gebeurde conform Hustings et al. (1985). In een gebied waar in de geldige periode (half maart - eind juni) tot zes bezoeken gebracht werden, werd ofwel één zangpost - mits verricht na begin mei - ofwel minstens twee zangpost-registraties, voldoende geacht om van een geldig territorium te spreken. In praktijk bleek de trefkans van de avondtellingen zo hoog dat de meeste territoria minstens twee tot drie maal, of meer, vastgesteld werden (zie ook verder onder "Trefkans"). Bij een bezoeksfrequentie van zeven tot negen bezoeken waren minstens twee, en voor tien of meer bezoeken minstens drie geldige waarnemingen vereist. Twee registraties dienden steeds met minstens één week tussentijd te zijn verricht. Het scheiden van de territoria gebeurde vrijwel uitsluitend op basis van gelijktijdige zangposten ("uitsluitende waarnemingen"). Enkel in gebieden met zeer lage dichtheden werden voldoende ver uiteen gelegen clusters als verschillende territoria beschouwd. Hierbij werd rekening gehouden met de vaststelling dat zingende Blauwborsten zich, vooral in lijnvormige biotopen, over afstanden van meer dan 500 m kunnen verplaatsen (zie verder onder "Territoriumgrootte").

2.3. Turfmethode.

Voor een aantal gebieden/teljaren waren helaas geen of onvoldoende eigen census-gegevens voorhanden. Dit betreft in hoofdzaak de beginperiode (1978 - '86), of gebieden waar voorheen nog geen Blauwborsten vastgesteld waren. In deze gevallen werd beroep gedaan op zogenaamde "losse" waarnemingen: niet gekarteerde eigen waarnemingen en gegevens van diverse andere waarnemers. Een eerste rijke, en doorgaans zeer nauwkeurige, bron van informatie werd gevormd door de persoonlijke notaboeken en/of mededelingen van enkele actieve ornithologen uit onze regio (Peter Lust: Kleiputten Heist & omgeving Hoeke; wijlen Thierry Deschuyter: Achterhaven, Dievegat & Kleiputten Heist; Lode Gillis: omgeving Heist; Patrick Demaecker: Kleiputten Heist; Dirk Content: omgeving Blankenberg). Meestal betrof het hier nog niet eerder gepubliceerd materiaal. Een tweede belangrijke informatiebron waren de jaarboeken van B.J.N./J.N.M. afdeling Brugge (o.a. Anselin 1980, Idem 1981, Idem 1983, Idem 1991, Maertens 1985, Idem 1989, Seys 1987, Vanpraet 1988) en de databank-gegevens die door diverse actieve waarnemers (zie dankwoord) doorgestuurd en door F. De Scheemaeker en R. Vannieuwenhuyze verwerkt worden.

In deze gevallen werd, per gebied en per teljaar, het maximum aantal, tijdens één telling vastgestelde, zangposten aangehouden. Deze werkwijze stemt overeen met de zogenaamde turfmethode. Deze methode werd overigens ook op grote schaal toegepast in het Biesbosch-onderzoek (Meijer & van der Nat 1989). Ze is vanzelfsprekend heel wat minder nauwkeurig dan de territoriumkartering. Bij hoger genoemd onderzoek in de Biesbosch stelde men een onderschatting van circa 20 tot 30 % ten opzichte van de territoriumkartering vast (Meijer et al. 1989). In dit onderzoek werd evenwel slechts een kleine minderheid van de gegevens op deze wijze verzameld. Daarbij gaat het meestal om gebieden met hooguit enkele territoria, zodat mag aangenomen worden dat deze onderschatting geen wezenlijke invloed op de eindresultaten heeft uitgeoefend. Niettemin werd op basis van genoemde onderschatting toch een foutenmarge berekend (zie verder onder "Telfout").

RESULTATEN

1. Trefkans

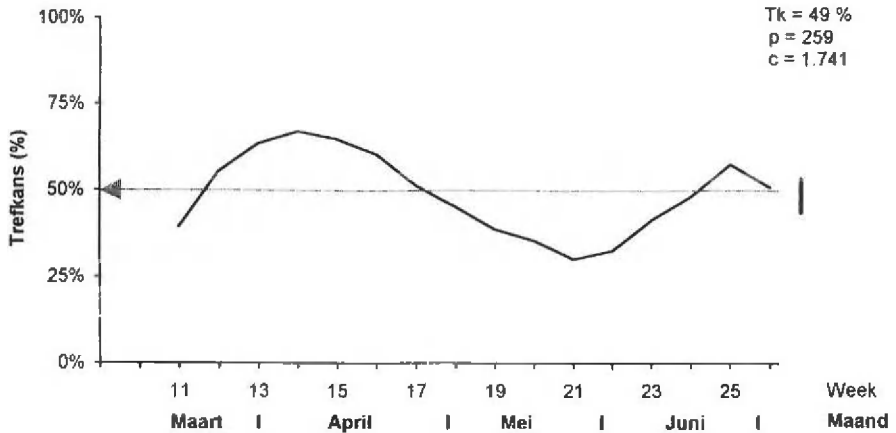
De trefkans is het procentueel gedeelte van de tijdens één karteringsbezoek gecontroleerde territoria waarin een vogel met territorium-indicatief gedrag wordt waargenomen. Zo waren er bijvoorbeeld in 1993 in de Kleiputten te Heist 17 territoria van de Blauwborst. Tijdens een avondtelling op 14/04/93 werd in 15 van die territoria een zingende/baltsende Blauwborst geregistreerd: de trefkans tijdens dit bezoek bedroeg aldus 88%.

De trefkans is afhankelijk van een complex van factoren. Een eerste reeks variabelen hangt samen met de onderzochte

soort: soort-specifiek gedrag, maar ook individuele verschillen in activiteit en plaatselijke dichtheden kunnen de trefkans beïnvloeden. Andere factoren hangen samen met de waarnemingsomstandigheden: tijdstip van de dag, tijd van het jaar, weersomstandigheden en terreingesteldheid kunnen trefkansverhogend of -verlagend werken. Tenslotte spelen ook de ervaring van de waarnemer zelf, de gebruikte teltechniek en de tijdsbesteding per oppervlakte onderzocht gebied een belangrijke rol. Om deze invloeden te minimaliseren werden de waarnemingsomstandigheden zoveel mogelijk constant gehouden. De meeste tellingen gebeurden in de optimale periodes van het jaar en van de dag, bij ideale weersomstandigheden (geen regen, hooguit licht bewolkt en weinig of geen wind) en overwegend door dezelfde waarnemer of een beperkt aantal medewerkers. Zowat alle deelgebieden werden steeds volgens een vaste route (met wisselend beginpunt) en met een constante wandelsnelheid geteld. De tijdsbesteding per bezoek bedroeg gemiddeld 15 minuten per 10 ha. Afhankelijk van het biotoop waren er echter zeer grote verschillen: voor gebieden met hoge dichtheden bedroeg de tijdsbesteding per telling gemiddeld 72 minuten per 10 ha, voor de open gebieden met lage dichtheden was dit gemiddeld slechts 1 minuut per 10 ha.

De trefkans werd per standaardweek (*1: zie bijlage) berekend, op basis van de karteringsgegevens in 1989 - '93. De berekening werd uitgevoerd volgens de methode "Opdam-Reijnen" (Hustings et al. 1985, Kwak & Meijer 1985). Enkel de systematische tellingen werden hierin betrokken. Hierbij werd gebruik gemaakt van de gegevens van 251 verschillende territoria (=p) die samen 1741 maal gecontroleerd (=c) werden. Dit is een veelvoud van de gegevens (p=41, c=295) die ten grondslag lagen aan de aanbevelingen van Hustings et al. (1985), maar ze zijn goed vergelijkbaar met het basismateriaal (p=223, c=1670) van het trefkansonderzoek in de Biesbosch (Meijer & van der Nat 1989). Per standaardweek was het aantal controles steeds groter dan 50. Om de invloed van variabelen, zoals verschillen in dichtheden tussen de verschillende deelgebieden en teljaren, en het ietwat verschillend verloop in de teljaren, wat af te zwakken, werd het voortschrijdend gemiddelde per drie weken berekend.

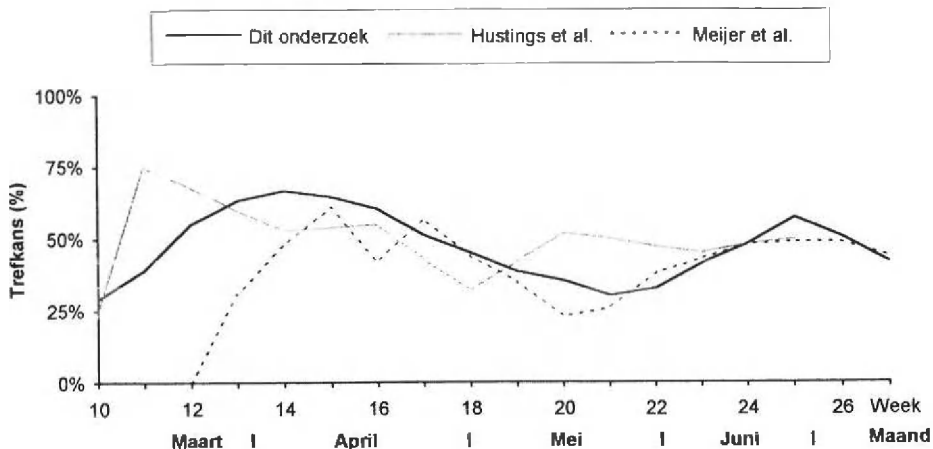
Het resultaat wordt weergegeven in Figuur 2. Op de x-as staan de standaardweken voor de periode begin maart - begin juli (week 10 = 5 tot 11 maart, enz.). De trefkans wordt procentueel op de y-as weergegeven. Het zwarte balkje geeft de kleinste significante afwijking aan (= 10%). De horizontale pijl duidt de gemiddelde trefkans voor de gehele geldige periode aan. De trefkans was het hoogst in de periode eind maart - eind april en daalde vervolgens naar een dieptepunt omstreeks half tot eind mei (periode met jongen). Een nieuwe opleving van de zang werd vastgesteld vanaf begin juni, maar vooral in de periode van half tot eind juni (tweede broedsel). Blijkbaar gaan echter niet alle Blauwborsten tot een tweede broedsel over, want in deze periode werden gemiddeld slechts 77 +/- 17 % (*2) van alle territoria opnieuw geregistreerd. In de Biesbosch werd dit aandeel op circa tweederden geschat (Meijer et al. 1989). Dit betekent tevens dat een te laag aantal tellingen bij het begin van het broedseizoen later niet meer kan worden gecompenseerd (conform Meijer et al. 1989).



Figuur 2 : Veranderingen in de trefkans van de Blauwborst *Luscinia svecica cyanecula* in de loop van het broedseizoen, per standaardweek (curve). De horizontale pijl duidt de gemiddelde trefkans voor de gehele geldige periode aan (49%). Deze gegevens berusten op 1.741 controles (c) van 259 territoria (p). Het verticale zwarte balkje geeft de kleinste significante verandering aan (10%).

Figure 2 : Changes in the registration efficiency for Bluethroat *Luscinia svecica cyanecula* in the course of the breeding season, per standard week. The horizontal arrow indicates the mean registration efficiency for the whole period. These data are based on 1741 control observations (c) of 259 territories (p). The vertical black bar indicates the smallest significant change (10 %).

Het verloop van de trefkans-curve wijkt op het eerste zicht slechts in geringe mate af van de resultaten van Hustings et al. (1985) (Figuur 3). Ten opzichte van beiden treedt er evenwel in de maand maart een kleine verschuiving op voor de eerste zangpiek: in ons onderzoek wordt deze reeds twee weken vroeger genoteerd in vergelijking met de gegevens van Hustings et al. (1985), maar pas een tot drie weken later ten opzichte van de waarnemingen in de Biesbosch (Meijer et al 1989). Een tweede verschuiving doet zich voor in mei: in beide Nederlandse onderzoeken bereikt de trefkans reeds een dieptepunt in de eerste helft van mei, gevolgd door een heropleving vanaf eind mei. In ons onderzoek gebeurt dit telkens circa twee weken later. Deze verschillen zijn evenwel niet statistisch significant. Dit wordt bevestigd door een significante correlatie tussen het verloop van de gemiddelde trefkans in dit onderzoek enerzijds en in het onderzoek van Hustings et al. (1985) anderzijds (Rangcorrelatiecoëfficiënt van Spearman; $r_s = 0,523$; $P < 0,1$; $n = 16$; tweezijdige toetsing). Een vergelijking tussen de trefkanscurven van dit onderzoek en de gegevens van Meijer et al. (1989) toont eveneens een significante correlatie aan (Rangcorrelatiecoëfficiënt van Spearman; $r_s = 0,542$; $P < 0,1$; $n = 15$; tweezijdige toetsing).



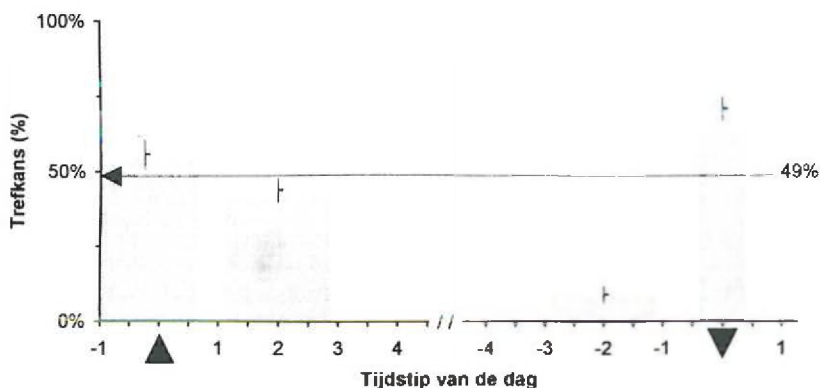
Figuur 3 : Verloop van de trefkans van de Blauwborst *Luscinia svecica cyanecula*, per standaardweek: een vergelijking tussen de trefkanscurve in dit onderzoek (volle lijn), en deze volgens Hustings et al. (1985, gebroken lijn) en volgens Meijer et al. (1989, stippellijn).

Figure 3 : Evolution of the registration efficiency for Bluethroat *Luscinia svecica cyanecula*, per standard week: a comparison between the curve of the registration efficiency in our study (solid line), in Hustings et al. (1985, broken line) and in Meijer et al. (1989, dotted line).

De gemiddelde trefkans, berekend over alle tellingen gedurende de gehele geldige periode, bedraagt $49,3 \pm 2,4 \%$ (*2) voor dit onderzoek, tegenover 48% volgens Hustings et al. (1985) en $48,8 \%$ volgens het onderzoek van Meijer et al. (1989). Dit verschil is vanzelfsprekend niet significant: zowel de opgave voor de gemiddelde trefkans van Hustings et al. (1985) als van Meijer et al. (1989), vallen duidelijk binnen de 95%-waarschijnlijkheidsgrenzen van de gemiddelde trefkans van dit onderzoek ($46,9 - 51,7 \%$). Onze gegevens zijn echter voor ruim een derde op laatavondtellingen gebaseerd, terwijl de Nederlandse trefkanscijfers overwegend uit ochtendtellingen berekend werden. Een nieuwe berekening van de gemiddelde trefkans, ditmaal louter op basis van onze ochtendtellingen, leverde evenwel eenzelfde resultaat op: $48,6 \pm 5 \%$ (*2).

De trefkans werd ook afzonderlijk berekend voor een aantal periodes van de dag (Figuur 4). Gedurende de eerste telronde (vroeg-ochtend-telling: van één uur voor tot circa een half uur na zonsopgang) bedroeg de trefkans gemiddeld $56 \pm 5 \%$ (*2). Deze nam in de loop van de ochtend af tot gemiddeld $44 \pm 6 \%$ (*2) tijdens de tweede telronde (laat-ochtend-telling: van circa één tot drie uur na zonsopgang). Voor de telrondes gedurende de late namiddag en vooravond (circa vier tot één uur voor zonsondergang) bedroeg de trefkans slechts $10 \pm 3 \%$ (*2). De gegevens voor dit laatste cijfer werden wel over een

grotere tijdseenheid genoteerd. De hoge trefkans van de kortdurige zangpiek rond zonsondergang bedroeg gemiddeld over het gehele broedseizoen $71 \pm 5\%$ (*2).

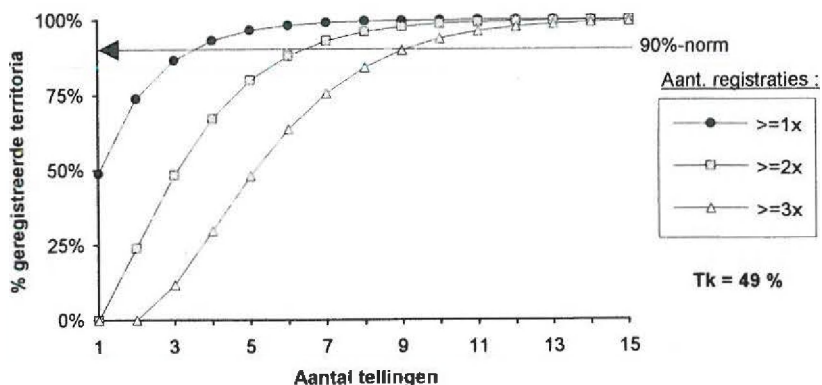


Figuur 4 : Gemiddelde trefkans van de Blauwborst *Luscinia svecica cyanecula* voor vier verschillende telrondes in de loop van de dag. Weergegeven zijn de gemiddelde trefkans per telronde (histogram) met telkens de grenzen van het 95%-waarschijnlijkheids-gebied van deze gemiddelden (= gemiddelde $\pm t * S.E.$; verticale lijnstukjes). X-as: aantal uren voor of na zonsopgang, resp. zonsondergang; horizontale pijl: gemiddelde trefkans voor de vier telrondes samen (49%).

Figure 4 : Mean registration efficiency for Bluethroat *Luscinia svecica cyanecula* on four different observations tours in the course of the day. The mean registration efficiency is given for each observation tour (histogram). X-axis: number of hours before or after sun rise and sun set. Horizontal arrow: mean registration efficiency for all observation tours together.

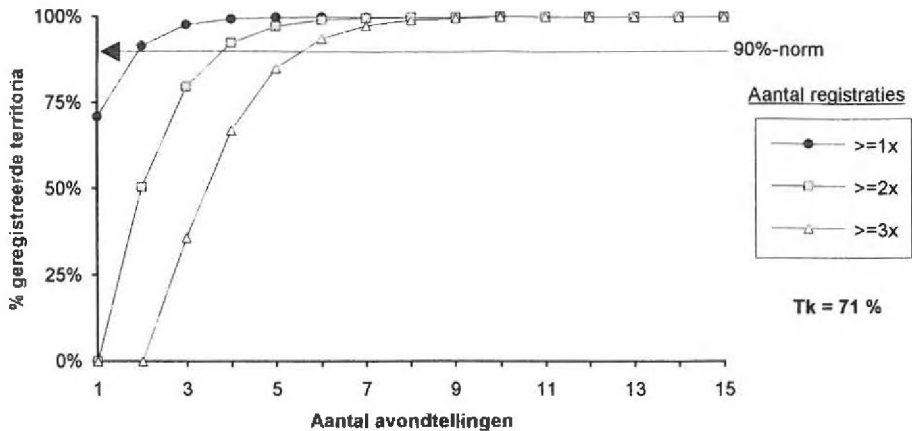
Het verschil tussen deze vier gemiddelden onderling is statistisch significant (one-way-ANOVA; boogsinus data-transformatie; telkens $n=16$; $F_{4,60} = 36,010$; $P < 0,01$). Hierbij is het gemiddelde van de namiddag/vooravond-tellingen significant kleiner dan het gemiddelde van zowel de vroegemorgen-, ochtend- als laatavond-telling (verschil resp. $-34,2$, $-25,5$ & $-42,4$) terwijl ook het gemiddelde van de laatavond- en (late) ochtendtelling statistisch significant van elkaar verschillen (verschil $16,9$). Dit geldt evenwel niet voor de overige twee combinaties (Tukey-test; $T = 11,46$; $P = 0,05$). Hieruit blijkt duidelijk dat de vroege ochtend, en vooral de korte periode rond zonsondergang, de meest geschikte tijdstippen zijn om Blauwborsten te inventariseren. Ook later op de ochtend kunnen nog goede resultaten verkregen worden, maar tellingen op andere tijdstippen van de dag leveren doorgaans geen enkel zinvol resultaat op.

Op basis van de gemiddelde trefkans kan men ook berekenen hoeveel tellingen men dient te verrichten om een bepaald percentage van alle territoria minstens éénmaal te registreren. Figuur 5 toont het aantal territoria dat respectievelijk minstens één, twee en drie maal geregistreerd wordt, naargelang het aantal verrichte tellingen, berekend op basis van de gemiddelde trefkans. Hieruit blijkt dat in principe 93 % van alle territoria minstens éénmaal geregistreerd zijn na vier tellingen. Na zeven tellingen zijn eveneens 93 % van de territoria reeds minimum twee maal geregistreerd en na negen tellingen geeft dit ten minste drie waarnemingen in 90 % van de territoria. In Figuur 6 kan men dezelfde gegevens aflezen voor de gemiddelde trefkans van de laatavondtellingen afzonderlijk. Ditmaal wordt de 90 % - norm reeds overschreden na respectievelijk twee, vier en zes tellingen (voor respectievelijk minimum één, twee en drie registraties per territorium). Deze cijfers stellen de waarnemer in staat om een indruk te krijgen van de volledigheid en de betrouwbaarheid van zijn inventarisatie; ze mogen echter nooit gebruikt worden voor een extrapolatie!



Figuur 5 : Het aantal Blauwborst-territoria, als percentage van het totaal, dat respectievelijk minstens één (volle stippen), twee (gearceerde vierkanten) en drie (open driehoeken) maal geregistreerd wordt, naargelang het aantal verrichte tellingen; dit op basis van een gemiddelde trefkans van 49%. Negentig procent (= de gebruikelijke norm; horizontale pijl) van alle territoria wordt minstens één maal geregistreerd na 4 tellingen, minstens twee maal na 7 tellingen en minstens drie maal na 9 tellingen.

Figure 5 : The number of Bluethroat territories (as a percentage of the total) registered at least once (black dots), twice (shaded squares) or three times (open triangles), according to the number of censuses (based on a mean registration efficiency of 49 %). 90 % of all territories is registered at least once after 4 counts, at least twice after 7 counts, and at least three times after 9 censuses.



Figuur 6 : Het aantal Blauwborst-territoria, als percentage van het totaal, dat respectievelijk minstens één (volle stippen), twee (gearceerde vierkanten) en drie maal (open driehoeken) geregistreerd wordt, naargelang het aantal verrichte avondtellingen, d.i. op basis van een gemiddelde trefkans van 71%. Om 90% van alle territoria (= de gebruikelijke norm; horizontale pijl) minstens één maal te registreren zijn nu slechts twee tellingen vereist, voor twee registraties zijn vier tellingen vereist en voor minimum drie registraties zijn 6 tellingen nodig.

Figure 6 : The number of Bluethroat territories (as a percentage of the total) registered at least once (black dots), twice (shaded squares) or three times (open trianlgers), according to the number of evening censuses (based on a mean registration efficiency of 71 %). 90 % of all territories is registered at least once after 2 counts, at least twice after 4 counts, and at least three times after 6 censuses.

Tot besluit kan men op basis van deze gegevens het interpretatiecriterium bepalen, d.i. het minimum aantal registraties dat men per territorium dient te hebben verricht om van een geldig territorium te kunnen spreken. Dit minimum is afhankelijk van het aantal uitgevoerde tellingen tijdens een inventarisatie. Voor een zomergast als de Blauwborst gaat men eerst na hoeveel geldige bezoeken er verricht zijn, d.i. het aantal tellingen gerekend vanaf die telling waarop voor het eerst een Blauwborst waargenomen werd. Stel dat men bijvoorbeeld in een bepaald moerasgebied tien tellingen uitgevoerd heeft in de periode februari - juli, en dat de eerste Blauwborst tijdens de derde telling geregistreerd werd. Dit betekent dat er voor deze soort acht geldige tellingen verricht zijn. In Figuur 7 kan men dan aflezen (rubriek "aantal waarnemingen") dat er in dit geval telkens minimum twee geldige waarnemingen (d.w.z. zangposten) nodig zijn (per definitie steeds met minstens één week tussentijd) om van een geldig territorium te kunnen spreken. Tot en met zes geldige tellingen is één waarneming voldoende, op voorwaarde dat deze na begin mei verricht werd. Vanaf tien tellingen zijn minstens drie registraties noodzakelijk. Indien aan deze voorwaarden niet is voldaan, kan het vastgestelde territorium niet meegerekend worden.

Hogervermelde interpretatiecriteria zijn van toepassing wanneer in een gebied alle soorten geïnventariseerd werden. Voor het censussen van één bepaalde soort, zoals in dit onderzoek grotendeels het geval was, kan men meer gericht te werk gaan door enkel in de optimale periode tellingen uit te voeren. Op basis van de resultaten van dit onderzoek komt de periode eind maart - eind april en begin juni - begin juli hiervoor het meest in aanmerking. Of meer nauwkeurig: vanaf standaardweek 12 tot en met 17 en vanaf 24 tot en met 26 (27), dit is nagenoeg vanaf 20 maart tot 30 april en van 10 juni tot 10 juli. Voor deze optimale inventarisatie-periode bedraagt de trefkans gemiddeld $61,1 \pm 3,0\%$ (*2). In dit geval zijn de interpretatiecriteria van de rubriek "in de beste tijd" van toepassing, zijnde minstens één geldige registratie voor één tot drie geldige tellingen, minstens twee registraties voor vier tot zes geldige tellingen en minimum drie registraties vanaf zeven geldige tellingen. In beide gevallen zijn de resultaten van dit onderzoek in volkomen overeenstemming met de voorgestelde interpretatiecriteria van Hustings et al. (1985).

Aantal geldige bezoeken	1-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	19-21
Aantal waarnemingen (4)	1	1	2	3	3	3	3
In de beste tijd (3)	1	2	3	3	3	3	3

Figuur 7 : Interpretatiecriteria.

Figure 7 : Criteria for interpretation of observations.

Het cijfer tussen haakjes, na beide rubrieken, heeft betrekking op het minimum aantal tellingen dat men in beide gevallen dient te verrichten om nagenoeg zeker te zijn dat minstens 90% van alle territoria geregistreerd werden (zie ook Figuur 5). Deze gegevens worden niet vermeld bij Hustings et al. (1985). Voor een onderzoek waarbij alle soorten geteld worden, in een gebied waar ook Blauwborsten voorkomen, doet men er dus goed aan om er, bij het opstellen van het bezoekschema, zorg voor te dragen dat de tellingen zo gespreid worden, dat men minstens vier tellingen verricht in de periode half maart - begin juli. Voor een louter op Blauwborsten gericht onderzoek kan worden volstaan met een minimum van drie tellingen in de optimale periode, waarvan, gezien de vastgestelde afname bij het tweede broedsei, minstens twee in de periode eind maart - eind april.

Tijdens dit onderzoek werden, vooral na 1987, in de meeste gebieden jaarlijks gemiddeld vijf tot zeven tellingen uitgevoerd. Op basis van de gemiddelde trefkans betekent dit dat 97 à 99 % van alle territoria minstens één maal geregistreerd werd. In die gebieden waar slechts drie tellingen in de optimale periode verricht werden bedraagt dit aandeel nog steeds 93%. Voor deelgebieden waar zeven tot negen tellingen ver-

richt werden, en het interpretatiecriterium ditmaal minstens twee waarnemingen vereist, mag aangenomen worden dat 93 tot 98 % van alle territoria effectief minstens twee maal vastgesteld werden.

Bijgevolg kan men stellen dat in de gebieden die middels de territoriumkartering onderzocht werden, slechts een gering aantal territoria over het hoofd gezien werd. Het aantal gemiste territoria bedraagt, afhankelijk van de bezoeksfrequentie, tussen de 1 en 7 % van het opgegeven totaal.

2. Aantalsontwikkeling

2.1. Inleiding

Vooreerst is het van belang te benadrukken dat alle opgegeven aantallen, tenzij anders vermeld, steeds betrekking hebben op "territoria". Dus niet op "koppels" (vrouwtjes worden bovendien slechts sporadisch waargenomen), "broedparen" of "broedgevallen". Enkel in 1990 werden, vooral in de kleiputten te Heist, ook systematisch gegevens omtrent de broedzekerheid verzameld. Bij de territoriumkartering bestaat overigens in principe ook de mogelijkheid dat zingende, ongepaarde mannetjes (of mannetjes uit een eventuele "vlottende populatie") als "territorium-houders" gekwalificeerd worden. Nog afgezien van het feit dat er gegronde redenen zijn om te twijfelen aan het verdedigen van een vast territorium door deze mannetjes, heeft dit onderscheid slechts een ondergeschikt belang: ook deze "schijn-territoria" vormen, indien ze bestaan, een duidelijke indicatie inzake de geschiktheid van een biotoop. Tenslotte kunnen bij territoriumkartering ook nog andere afwijkende situaties, die de discrepantie tussen "territorium" en "broedgeval" nog groter maken, onopgemerkt blijven: eventuele polygamie, polyandrie, sterfte van een broedend vrouwtje of territoriumhoudend mannetje (waarbij het territorium reeds een geldig aantal keren kan geregistreerd zijn, of net niet), verschuiving of overname van territoria, enz...

2.2 Telfout

Figuur 25 biedt een overzicht van het aantal vastgestelde territoria, per teljaar en per deelgebied. Gegevens die op het principe van de turfmethode berusten werden aangeduid met een *. In de meeste van deze gevallen gaat het om lage aantallen, zodat de telfout in principe klein is. De enige uitzondering hierop wordt gevormd door de gegevens voor de Achterhaven van Zeebrugge-Dudzele.

Foto 1 -1: Blauwborst *Luscinia svecica cyanecula*

Foto 2 -1: Kleiputten Heist, december 1993, broedplaats
van Blauwborst *Luscinia svecica cyanecula*

Sponsored by :



SWAROVSKI
OPTIK





Voor de periode 1982-'90 werden evenwel nauwkeurige waarnemingen verkregen, niet in het minst vanwege wijlen T. Deschuyter, terwijl dit gebied ook in 1991-'92 vrij nauwkeurig geïnventariseerd werd (De Scheemaeker 1992, De Scheemaeker & Defoort 1992). De "sprong" van 14 naar 34 territoria in 1993 lijkt echter ongewoon groot. Daartegenover staat dat deze toename mogelijk beïnvloed werd door de nabije populatie van de Kleiputten te Heist, waar in datzelfde jaar geen noemenswaardige verdere toename vastgesteld werd. Hierbij komt dat de totale aangroei in het deelgebied van Zeebrugge van dezelfde grootte-orde is als die in de rest van het onderzoeksgebied.

Er werd evenwel rekening gehouden met een mogelijke onderschatting van de vastgestelde aantallen. Steunend op de trefkansgegevens voor territoriumkartering en de te verwachten onderschatting bij de turfmethode, werd voor elk teljaar het aantal territoria berekend, dat potentieel over het hoofd gezien werd. Hierbij werd de relatieve telfout voor de gekarteerde gebieden, afhankelijk van het aantal tellingen, op 2, 5 of 10 % gesteld. Voor de turfmethode werd een marge van 30 % aangehouden. Met een overschatting werd geen rekening gehouden: deze is vrijwel uitgesloten bij een goed uitgevoerde territoriumkartering en zeer onwaarschijnlijk bij de eenmalige turfmethode. Onderaan Figuur 25 wordt, onder het totale aantal geregistreerde territoria, nog een nieuw totaal gegeven: ditmaal met inbegrip van de op deze wijze berekende foutenmarge. Het verschil tussen beide totalen, enerzijds met en anderzijds zonder deze foutenmarge, is in elk geval duidelijk niet significant (Chi-kwadraat-toets; $X^2 = 3,036$; $n = 16$; $P > 0,99$), om niet te zeggen verwaarloosbaar klein.

Een tweede controlemogelijkheid, om de eventuele fout ten gevolge van het gebruik van de turfmethode beter in te schatten, steunt op de berekening van de kettingindex. Dit is overigens de meest gebruikte methode voor het berekenen van de populatietrends van broedvogels in het Britse "Common-Bird-Census monitoring project" (Marchant, Hudson, Carter & Whittington 1990). Voor de berekening van deze kettingindex wordt voor elk teljaar het aantal territoria van elk gebied dat middels de territoriumkartering onderzocht werd, vergeleken met dezelfde gebieden die in het voorgaande jaar eveneens middels de territoriumkartering geteld werden. Voor beide vergeleken teljaren wordt zo een totaal verkregen, waaruit de procentuele groei of afname kan berekend worden; deze wordt dan verrekend op het indexcijfer van het voorafgaande jaar. In dit onderzoek werd het indexcijfer op 100 gesteld in 1990: een jaar met louter territoriumkarteringsgegevens, een relatief hoog aantal territoria en veel bezette gebieden.

Fotos 3 en 4 - : Steenbakkerij te Hoeke, december 1993,
broedplaats van Blauwborst,
Luscinia svecica cyanecula

Sponsored by :

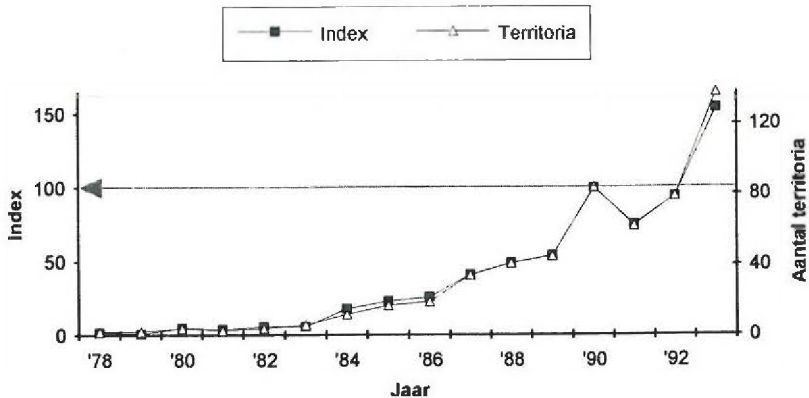


SWAROVSKI

O P T I K

Bij de vergelijking van bijvoorbeeld 1990 en '91 worden de gegevens uit de krekken te Lapscheure, het Haagje en de Kanalen bij Heist, de Achterhaven en de Fonteintjes te Zeebrugge niet meegerekend. Hierdoor komt het aantal territoria dat voor de vergelijking in aanmerking komt op 63 in 1990 en op 47 in 1991: een procentuele afname van ongeveer 25 %. Aangezien het indexcijfer voor 1991 "100" bedraagt, noteren we nu een indexcijfer van "75" voor 1991.

In Figuur 8 wordt de aldus berekende kettingindex vergeleken met het aantal territoria dat middels territoriumkartering én turfmethode samen bepaald werd. Voor een vlotte vergelijking werd de schaalverdeling van beide y-assen zo gekozen, dat elke toename van de kettingindex met eenzelfde relatieve toename van het aantal territoria overeenstemt. De verschillen tussen beide curves zijn miniem, of anders gesteld: de correlatie tussen beide trends is in hoge mate significant (Rangcorrelatiecoëfficiënt van Spearman; $r_s = 0,997$; $P < 0,02$; $n = 16$; tweezijdige toetsing).

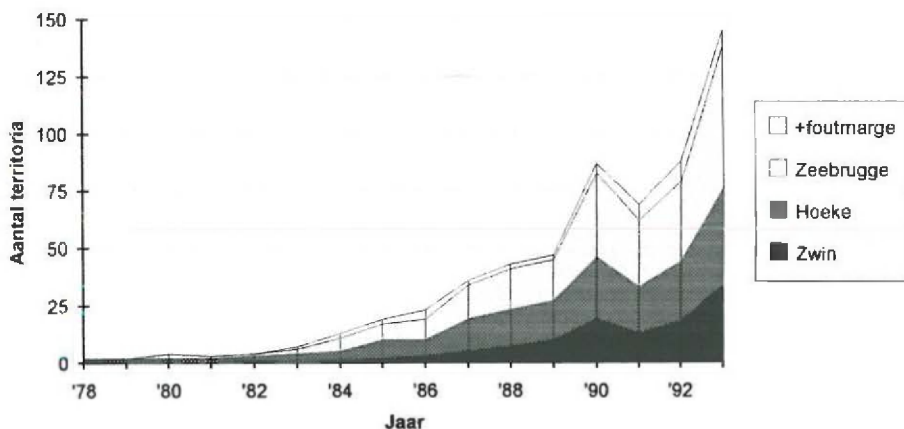


Figuur 8 : Vergelijking tussen het jaarlijks aantal vastgestelde Blauwborst-territoria (gegevens op basis van territoriumkartering én turfmethode) en de kettingindex (berekening uitsluitend op basis van die gebieden, die in beide vergeleken teljaren middels de territoriumkartering geteld werden). De index werd op 100 gesteld voor het aantal territoria dat in 1990 vastgesteld werd. Beide curves zijn opvallend gelijklopend ($r_s = 0,997$; $P < 0,02$). Hieruit mag afgeleid worden dat de eventuele telfout, ten gevolge van het gebruik van de turf-methode, verwaarloosbaar klein is.

Figure 8 : Comparison between the yearly number of Bluethroat territories (based in territory mapping and other observations) and the chain index (based only on those areas that have been censused by territory mapping in two consecutive years). The master year selected was 1990 (index value=100).

2.3. Evolutie van de aantallen

De aantalsontwikkeling van de Blauwborst-populatie wordt grafisch weergegeven in Figuur 9a. Hierbij werd tevens een onderscheid gemaakt tussen de drie min of meer ruimtelijk gescheiden deelpopulaties, zijnde de zone nabij het Zwin, de omgeving van Hoeke en het deelgebied bij Zeebrugge (zie ook 3.3. verspreiding). Ook hogergenoemde foutenmarge werd in deze grafiek opgenomen. De totale toename van 2 territoria in 1978 naar 138 in 1993 is ontegensprekelijk indrukwekkend. De totale aangroei voor de periode 1978 - '93 bedraagt aldus 6.800 %; dit stemt overeen met een gemiddelde jaarlijkse groei van 32,6 %.



Figuur 9a : Aantal territoria van de Blauwborst *Luscinia svecica cyanecula* in het onderzoeksgebied in de periode 1978-1993, per onderscheiden deelgebied, en met inbegrip van de berekende foutmarge (zie tekst).

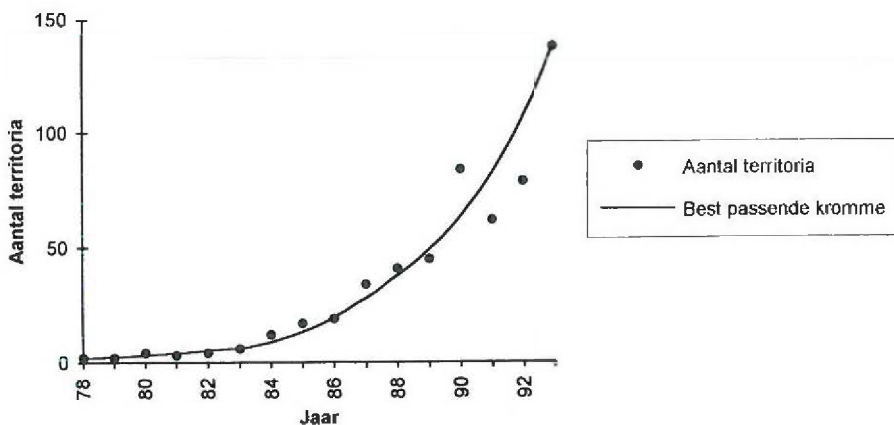
Figure 9a : Number of Bluethroat territories in the study area during the period 1979-1993, given for each sub area (margin of error is given in white).

In 1978 - '79 werden de eerste vestigingen vastgesteld: in 1978 een territorium in de Zwinbosjes, in beide jaren een territorium in het Fort Sint-Donaas en in '79 een bevestigd broedgeval bij de Steenbakkerij te Hoeke. Vanaf 1980 verschijnt de Blauwborst ook, met twee bevestigde broedparen tegelijk, in de kleiputten te Heist (Lust 1983), waardoor het totale aantal territoria in het onderzoeksgebied verdubbelt tot vier. In 1983 is dit totaal evenwel nog niet hoger opgelopen dan zes.

In 1984 wordt opnieuw een verdubbeling van het totale aantal territoria vastgesteld. Deze aangroei vindt overigens vrijwel

uitsluitend in het gebied van de Achterhaven plaats. Uit de Omgeving van Hoeke ontbreken echter karteringsgegevens voor het Fort Sint-Donaas voor 1984. Gezien de nogal ongewoon scherpe toename die hier in 1985 genoteerd werd, tegenover de eerder geringe toename in de twee overige deelgebieden, is een onderschatting van het aantal territoria in 1984 hier niet uitgesloten.

Na een status-quo in 1986, doet zich zowel in '87 als in '90 en '93 telkens opnieuw zo'n opmerkelijke groeipeik voor. Daarbij neemt de totale populatie toe tot respectievelijk 34-35, 84-88 en 138-145 territoria. In de tussenliggende jaren is de toename eerder gering. In 1991 wordt zelfs een afname waargenomen. Deze fluctuaties geven de indruk van een cyclisch verloop van de populatie-aangroei. Dit aantalsverloop, met vastgestelde groeipeiken, verschilt significant van een theoretische aantalsontwikkeling, op basis van een vaste gemiddelde jaarlijkse aangroei van 32,6% (Chi-kwadraat-toets; $X^2 = 27,22$; $n = 16$; $P < 0,05$). Daartegenover staat echter dat geen enkele van deze groeipeiken significant afwijkt van de gemiddelde groei (95%-waarschijnlijkheidsgebied voor individuele uitkomsten = $32,6 \pm 69\%$).

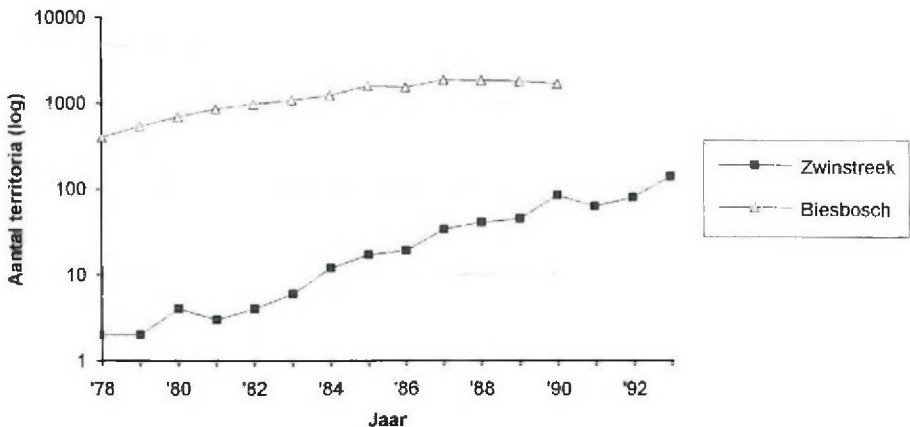


Figuur 9b : Aantal territoria van de Blauwborst *Luscinia svecica cyaneola* in het onderzoeksgebied in de periode 1978-1993 (volle stippen). Het verband met de tijd wordt weergegeven door de best passende kromme, een zogenaamde groei- of 'J-curve'.

Figure 9b : Number of Bluethroat territories in the study area during the period 1979-1993 (solid dots). The relationship with time is given by the best fitting curve (a growth curve).

Afgaande op het verloop van de curve in Figuur 9b lijkt de toename van de populatie, vooral sinds 1990, bijna spectaculaire vormen aan te nemen. Deze "J-curve" vormt enerzijds wel

een goed beeld voor wat de evolutie van de absolute aantallen betreft, maar veroorzaakt anderzijds een wat vertekend beeld inzake de groei. De indrukwekkend ogende toename van 79 territoria in '92 naar 138 in '93 verschilt fundamenteel immers in geen enkel opzicht van de toename van 19 naar 34 territoria in 1986/'87. In beide gevallen betreft het een nagenoeg gelijkwaardige aangroei van de populatie: 75% in '93 tegenover 79 % in '87. Figuur 10 biedt in dit opzicht een betere weergave van de aangroei van de populatie. Ditmaal worden de aantallen op de verticale as logaritmisch weergegeven. Deze schaal biedt het voordeel dat elke toename van de aantallen door een evenwaardige stijging in de groeicurve wordt weergegeven. Afgezien van de schommelingen in de beginjaren, eigen aan de nog lage en sterk fluctuerende aantallen, tekent zich ditmaal een vrij rechtlijnige groei af. De groeisprongen in 1980, '84, '87, '90 & '93 blijven evenwel waarneembaar. Berekend over de gehele onderzoeksperiode vertoont deze populatie-groei een stijgende trend die statistisch zeer significant is (Rangcorrelatie-coëfficiënt van Spearman; $r_s = 0,988$; $P < 0,01$; $n=16$; tweezijdige toets).

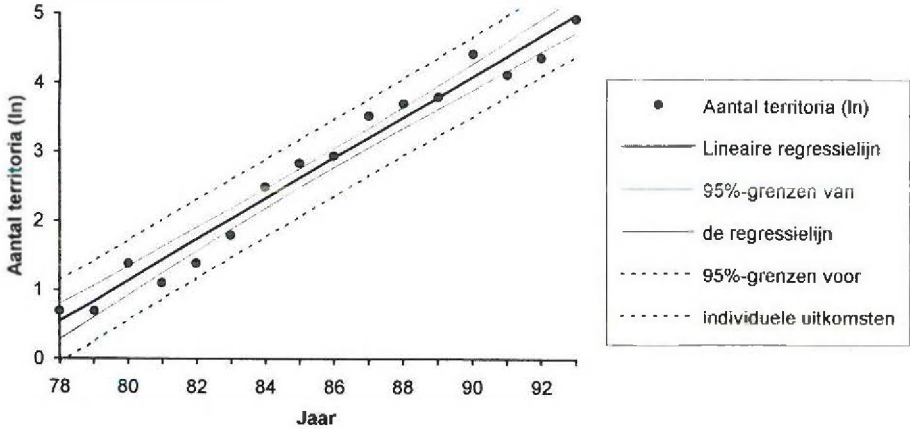


Figuur 10 : Aantalsontwikkeling van de Blauwborst *Luscinia svecica cyanecula* in het onderzoeksgebied (Zwinstreek), vergeleken met de aantalsontwikkeling in de Biesbosch (naar Meijer 1991). Het aantal territoria wordt weergegeven op logaritmische schaal, waardoor het rechtlijnig karakter beter tot uiting komt. Deze curve verloopt steiler voor de Zwinstreek dan voor de Biesbosch, hetgeen een hoger groeitempo aangeeft.

Figure 10 : Population trend of the Bluethroat *Luscinia svecica cyanecula* in the study area, compared with the trend in the Biesbosch (The Netherlands) (after Meijer et al. 1991). A logarithmic scale is used. The curve of the Zwin area is steeper than the one of the Biesbosch, indicating a higher growing rate.

Deze trend wordt, berekend door middel van lineaire regressie, weergegeven in Figuur 11. Hierbij wordt (de natuurlijke logaritme van) het aantal territoria weergegeven op de y-as.

De lineaire regressie-lijn ($y = 0,25 + 0,32 \cdot x$) toont een zeer significant verband tussen de toename van het aantal territoria en de tijd (methode van de kleinste kwadraten; $t = 21,569$; $vg = 14$; $P < 0,01$). Ook nu blijkt dat geen enkele individuele uitkomst buiten het 95%-waarschijnlijkheidsgebied valt.

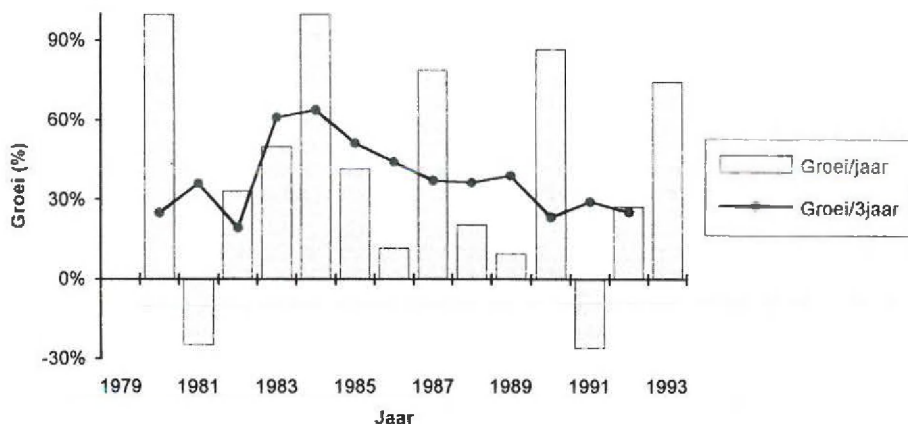


Figuur 11 : Het verband tussen de evolutie van het aantal Blauwborst-territoria (natuurlijke logaritme) in de Zwinstreek en de tijd (volle cirkels), berekend door middel van de lineaire regressielijn (dikke volle lijn; $y = 0,25 + 0,32 \cdot x$), met aanduiding van de grenzen van het 95%-waarschijnlijkheidsgebied van de regressielijn (dunne volle lijnen) en deze voor de individuele uitkomsten (gebroken lijnen). Dit rechtlijnige verband is hoog significant (methode van de kleinste kwadraten; $t = 21,569$; $vg = 14$; $P < 0,01$).

Figure 11 : Relationship between the evolution of Bluethroat territories in the Zwin area and time (solid circles), calculated by a linear regression line (thick solid line; $y = 0.25 + 0.32 \cdot x$), with indication of the 95 % confidence zone for the regression line (thin solid lines) and for the individual estimates (broken lines). This relationship is very significant (method of least squares; $t = 21.569$, $vg = 14$; $P < 0.01$).

In Figuur 10 wordt eveneens het aantalsverloop in de Biesbosch weergegeven (naar Meijer 1991). We merken hier een zelfde rechtlijnige groei. Deze groeicurve vertoont evenwel een minder steil verloop, wat betekent dat de gemiddelde jaarlijkse aangroei er kleiner was dan in onze regio. Deze bedroeg in de Biesbosch gemiddeld ca. 15% per jaar, wat dus amper de helft is van de gemiddelde jaarlijkse groei in ons

onderzoeksg gebied. Dit verschil hoeft niet te verbazen: in de Biesbosch was de aangroei reeds bezig sinds het begin van de jaren zeventig, waarbij de populatie (en de dichtheid) bij het begin van de jaren tachtig een stilaan indrukwekkende proportie had aangenomen. Bovendien blijkt ook de oppervlakte aan geschikt broedbiotoop er sinds halfweg de jaren tachtig terug te lopen (Meijer 1991): vanaf 1987 werd zelfs een daling van de populatie vastgesteld. Reeds vanaf het begin van de jaren tachtig deed er zich een afname voor van de gemiddelde jaarlijkse aangroei (voortschrijdend gemiddelde over 3 jaar).



Figuur 12 : De jaarlijkse aangroei van het aantal territoria van de Blauwborst *Luscinia svecica cyaneocula* in het onderzoeksg gebied. Deze werd berekend als percentage van het aantal territoria in het voorgaande jaar (histogram) en op basis van het driejaarlijks voortschrijdend gemiddelde (curve). De jaarlijkse groei vertoont regelmatig fikse uitschieters. De trend van het voortschrijdende gemiddelde verloopt aanvankelijk in stijgende lijn, maar neemt vervolgens geleidelijk af na 1984.

Figure 12 : The yearly growth of the number of Bluethroat territories in the study area. This growth was calculated as a percentage of the number of territories in the previous year (histogram), and also based on the mean value of three successive years (line curve).

Ditzelfde fenomeen doet zich nu ook in de Zwinstreek voor. Figuur 12 toont naast de jaarlijkse procentuele aangroei, als percentage van het aantal territoria in het voorgaande jaar (histogram), ook het voortschrijdend gemiddelde van deze groei, telkens berekend over drie opeenvolgende jaren (curve). Afgaande op de jaarlijkse aangroei enerzijds, met de duidelijke recente uitschieters, lijkt er weinig of niets aan de hand. De trend van de jaarlijkse groei is dan wel in lichte mate negatief, deze is echter statistisch niet significant (rangcorrelatie-toets van Spearman; $r_s = -0,195$; $P > 0,1$; $n=14$).

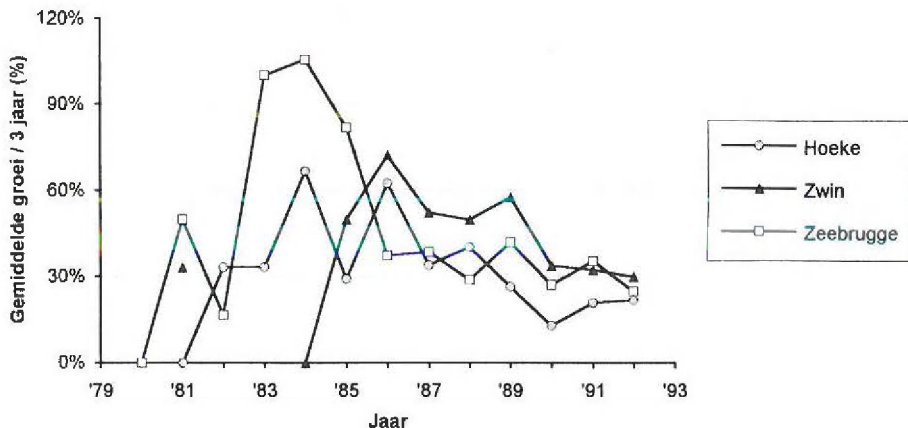
Het voortschrijdend gemiddelde biedt daarentegen het voordeel dat toevallige uitschieters min of meer gemaskeerd worden, waardoor de algemene trend duidelijker tot uiting komt. Deze curve toont in eerste instantie een duidelijke toename tot 1984. Sindsdien is er evenwel sprake van een duidelijk dalende trend. Berekend over de gehele onderzoeksperiode is deze negatieve trend niet statistisch significant (Rangcorrelatiecoëfficiënt van Spearman; $r_s = -0,104$; $P > 0,1$; $n=13$); vanaf 1984 vertoont de gemiddelde jaarlijkse aangroei echter een zeer significant dalende trend (idem; $r_s = -0,900$; $P < 0,02$; $n = 9$). Dit betekent, voor alle duidelijkheid, dat er tot op heden wel degelijk nog sprake is van een aangroei van de populatie, maar dat de mate van aangroei gemiddeld steeds verder afneemt. Indien deze trend zich verder doorzet, zal dit op vrij korte termijn tot een stabilisatie, of eventueel een afname, van de Blauwborst-populatie leiden.

Figuur 13 toont eveneens het voortschrijdende gemiddelde van de populatie-aangroei, ditmaal voor de drie deelgebieden afzonderlijk. In het deelgebied Zeebrugge-Dudzele bereikt de gemiddelde aangroei reeds een hoogtepunt omstreeks 1983-'84. In de omgeving van het Zwin is dit pas in 1986 het geval. In het krekengebied rond Hoeke tenslotte, verloopt de gemiddelde aangroei schijnbaar wat rustiger, zij het met eveneens een hoogtepunt in de periode 1984-'86. Daarna volgt in alle deelgebieden een sterke daling van de gemiddelde groei. Vanaf 1988-'90 zijn de drie curves min of meer gelijklopend. In het gebied te Zeebrugge-Dudzele, en mogelijk ook te Hoeke, lijkt het erop dat de gemiddelde groei zich de laatste jaren stabiliseert, eerder dan verder af te nemen. Een bevestiging hiervan zal slechts op basis van verdere tellingen gedurende de komende jaren kunnen verkregen worden.

3. Verspreiding

Niet alleen de aantalsontwikkeling verliep soms in grote sprongen, ook het verspreidingspatroon onderging enkele opmerkelijke veranderingen. Deze ontwikkelingen vielen bovendien grotendeels samen. De verspreidingskaartjes (Figuur 14 A - F) tonen dan ook net die jaren waarin zowel een duidelijke aangroei van de populatie, alsook een opvallende uitbreiding van het verspreidingsgebied werd vastgesteld. In de tussenliggende jaren werden doorgaans geen noemenswaardige veranderingen opgemerkt.

In de beginperiode (1979-'83) deden zich, gezien de nog lage aantallen, geen in het oog springende ontwikkelingen voor. Zoals reeds aangehaald situeren de eerste blijvende vestigingen zich in de omgeving van Hoeke, meer bepaald in de kleiputten van het Oud Fort Sint-Donaas (Figuur 14: 1978) en van de Steenbakkerij (1979). Dat zowel de eerste kolonisatie als de meest regelmatige aangroei in de omgeving van Hoeke vastgesteld werden, kan mogelijk in verband gebracht worden met de nabijheid van het krekengebied in Noord-Oost-Vlaanderen en West-Zeeuws-Vlaanderen. Hier werden in 1980 immers reeds respectievelijk 8-10 en 9-11 koppels (-zangposten) vastgesteld (Anselin 1980).

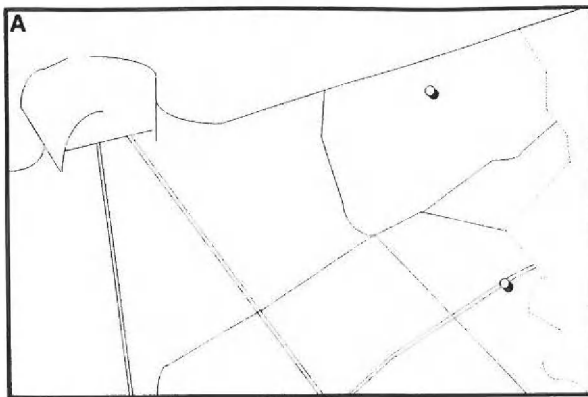


Figuur 13 : Driejaarlijks gemiddelde aangroei van de Blauwborst-populatie voor de drie onderscheiden deelgebieden. In de omgeving van Hoeke verloopt de groei vrij regelmatig, terwijl de hoogste uitschieters in de omgeving van Zeebrugge vastgesteld werden. Vanaf 1987 is de dalende aangroeitrend in elk deelgebied waar te nemen.

Figure 13 : The growth of the Bluethroat population in three different sub areas (mean growth in three successive years).

In de omgeving van Zeebrugge boden de kleiputten te Heist blijkbaar het meest geschikte biotoop: in 1980 (Figuur 14) vestigde de Blauwborst er zich met twee broedparen tegelijk. Bij de aanleg van een nieuwe spoorlijn dwars doorheen het gebied, in 1983, verdween de soort er echter opnieuw. Tegelijk verscheen de Blauwborst nu voor het eerst in de Achterhaven van Zeebrugge. In de omgeving van het Zwin tenslotte, werden enkel twee occasionele vestigingen in de Zwinbosjes genoteerd.

De groeipeik in 1984 (Figuur 14) verliep ongelijkmatig voor de drie onderscheiden deelgebieden. In de omgeving van Hoeke leek alles nog min of meer bij het oude te blijven. Hier werd evenwel reeds in 1983 een nieuw gebied, met name de Blauwe Sluis-kreek, gekoloniseerd. In de omgeving van Zeebrugge werd niet alleen de terugkeer van de Blauwborst in de Kleiputten te Heist vastgesteld, ook in de Achterhaven werd wat terreinwinst geboekt. Bovendien werden nieuwe vestigingen vastgesteld in de Fonteintjes te Zeebrugge en in de Dievegatkreek te Knokke. In dit laatste geval betekende dit de definitieve kolonisatie van het deelgebied in de omgeving van het Zwin. De lichte aangroei van de populatie in 1985 en '86 uitte zich enkel in een plaatselijke verhoging van de dichtheden: een verdere gebiedsuitbreiding bleef achterwege.

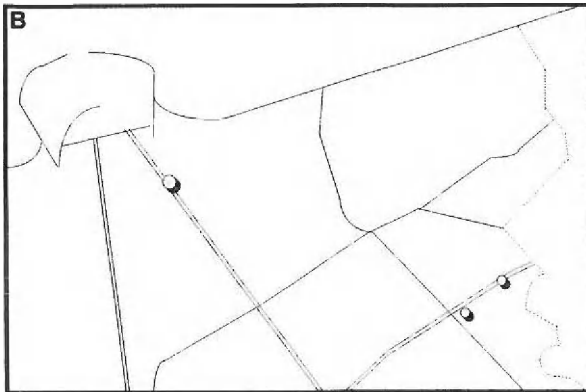


1978

Legende :

Aantal territoria / km-hok

1 ○

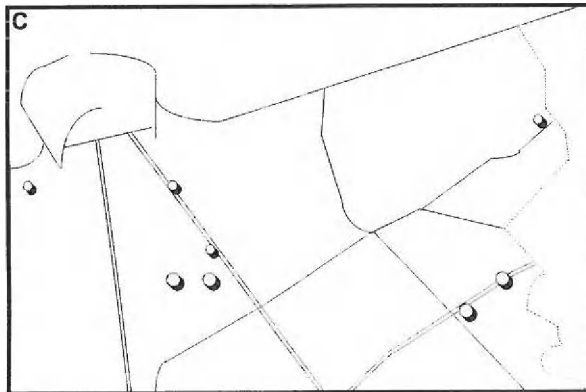


1980

Legende :

Aantal territoria / km-hok

1 ○
2 ●



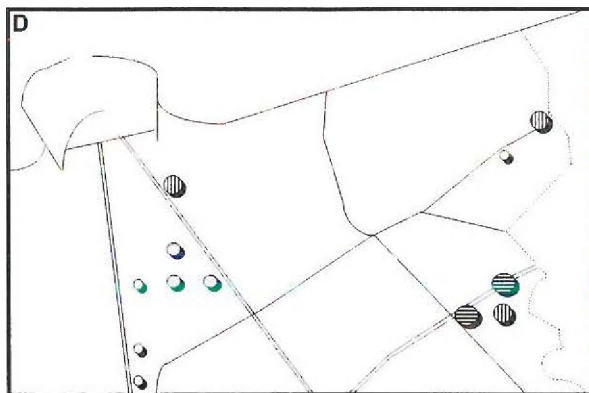
1984

Legende :

Aantal territoria / km-hok

1 ○
2 ●

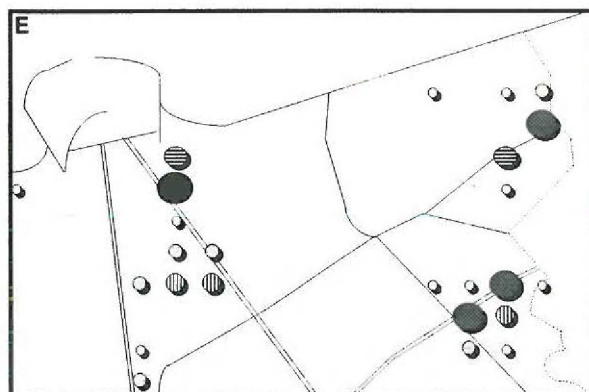
Figuur 14 : Verspreiding van de Blauwborst *Luscinia svecica cyaneacula* in 1978, 1980, 1984, 1987, 1990 en 1993. Weergegeven zijn het aantal territoria per kilometerhok. Vanaf 1984 zijn de voorkeurbiotopen in elk deelgebied gekoloniseerd. De kaarten voor 1987, 1990 en 1993 tonen duidelijk de olievlekachtige uitbreiding rondom deze kolonisatiehaarden. In de tussenvolgende jaren (geen kaarten) vindt vooral een verhoging van de dichtheden in de reeds bezette gebieden plaats.



1987

Legende :

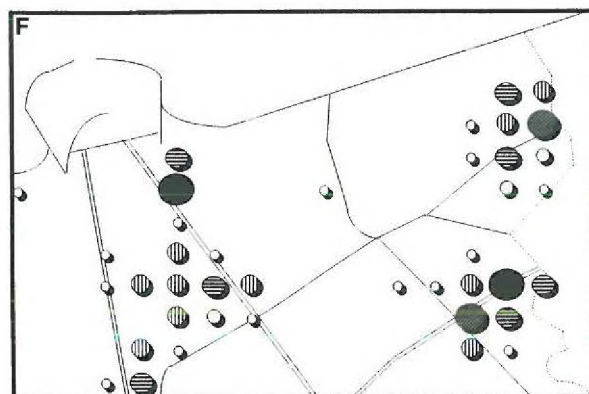
Aantal territoria / km-hok



1990

Legende :

Aantal territoria / km-hok



1993

Legende :

Aantal territoria / km-hok



Figure 14 : Distribution of Bluethroat *Luscinia svecica cyaneacula* in 1978, 1980, 1984, 1987, 1990 and 1993. The number of territories in each 1 km square is given. Since 1984, the favourite habitat types are colonized in each sub area. The maps of 1987, 1990 and 1993 show a clear expansion from these colonised areas. In the years between (no maps), there is mainly an increase of densities in the colonized areas.

De volgende groeipiek, in 1987, werd grotendeels gekenmerkt door een plaatselijke verhoging van de dichtheden in vrijwel alle reeds bezette gebieden (Figuur 14). Vooral in de Achterhaven namen de aantallen fors toe dankzij een toename van geschikt geworden opgespoten terreinen. Daarnaast werden hier nu ook enkele territoria in de poldersloten van waterzieke weilanden vastgesteld. Ten slotte werd in elk deelgebied nog een nieuw terrein ingenomen: de Blauwborst verscheen voor het eerst in de Eendekooi te Lissewege, de kleiputten van de Oude Vrede te Knokke en de krekken bij Lapscheure. Daarna volgde, in 1988 en '89, opnieuw een periode waarin de aantallen globaal genomen slechts met mondjesmaat verder toenamen. Het groeitempo bleef evenwel vrij hoog in een aantal gebieden, die pas recent (her)bezet werden: de Blauwe Sluis-kreek te Hoeke, de kleiputten te Heist, de Oude Vrede en de Dievegatkreek te Knokke.

De groeipiek van 1990 werd, afgezien van een verdere stijging van de dichtheden, tevens gekenmerkt door een belangrijke gebiedsuitbreiding en habitatwijziging. Ditmaal werden ook een aantal minder geschikt ogende biotopen gekoloniseerd (Figuur 14). In de omgeving van Hoeke werd de Blauwborst voor het eerst broedend aangetroffen in een aantal oorspronkelijk voedselarme kreekjes zoals het Lapscheurse Gat, de Zwarte Sluis en de Hoekevaart. In de omgeving van het Zwin werden nu ook een kreek met eerder hoge waterstand (Da Costa) en een drainagesloot in het open akkerlandschap bezet. In de omgeving van Zeebrugge tenslotte werd een welhaast spectaculaire verhoging van de aantallen vastgesteld in de omgeving van de kleiputten te Heist. Dit was slechts ten dele het gevolg van een toename in de rietvelden zelf. De meeste nieuwe territoria bleken zich te situeren in de sloten van het omliggende weidegebied en op de berm van zowel de spoordijk als van het stapelterrein ("Haagje"). Verder werden ook langsheen de berm van de afleidingskanalen twee nieuwe territoria vastgesteld.

Een lichte daling van de aantallen in 1991, gevolgd door een nagenoeg evenwaardige toename in '92, resulteerden in een vrijwel stabiel blijvende populatie. Met uitzondering van de Zwinbosjes bleef de Blauwborst in alle reeds gekoloniseerde gebieden aanwezig. In 1992 werd als belangrijkste wapenfeit, ditmaal in de omgeving van Hoeke, opnieuw een broedgeval opgetekend in een drainagesloot, temidden van vrijwel open akkerland. Vóór het broedseizoen van 1993 zag het er even naar uit dat er mogelijk een einde aan de groei gekomen was: in de meeste geschikte gebieden waren de dichtheden dermate gestegen dat een verdere aangroei hier uitgesloten leek. Ook de vestigingen, vooral sinds 1990, in "tweederangsbiotopen" leken erop te wijzen dat de geschikte biotopen stilaan volzet raakten.

Tijdens de tellingen in '93 bleek al spoedig dat deze veronderstellingen slechts gedeeltelijk juist waren (Figuur 14). In de "eerstekerus-biotopen" bleef een verdere toename inderdaad grotendeels uit. Er werd wel een toename met 50% gerealiseerd in het gebied van de steenbakkerij en Blauwe Sluis-kreek te Hoeke, maar dit was eigenlijk weinig meer dan een herstel van de populatie ten opzichte van de aantallen in '90. De

belangrijkste aangroei in de omgeving van Hoeke vond dan ook plaats in die gebieden die pas sinds '90 voor het eerst bezet werden: het Lapscheurse Gat, de Hoekevaart en de Zwarte Sluis. Daarnaast bleken er zich hier ditmaal twee broedparen in de sloten van het open akkerland op te houden.

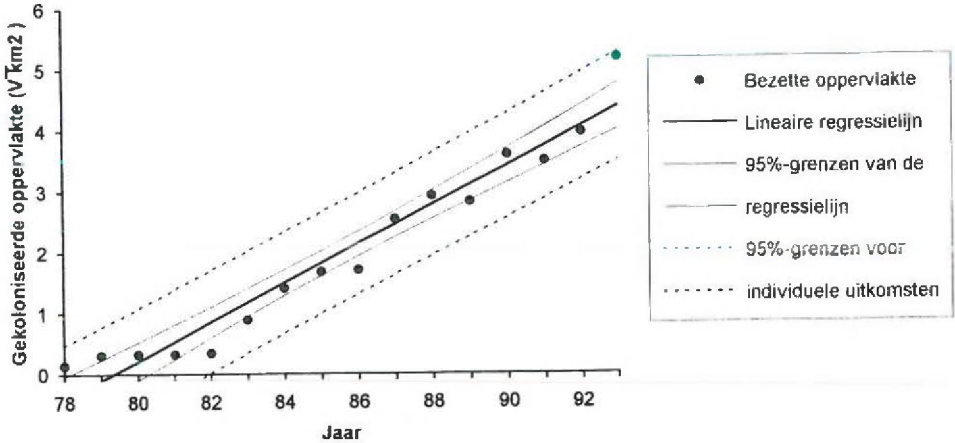
In de kleiputten te Heist en omgeving werd in '93 eveneens weinig meer dan een herstel ten opzichte van de broedpopulatie van '90 vastgesteld. In de Achterhaven van Zeebrugge deed zich daarentegen een opmerkelijke verandering voor: het aantal territoria bleek er meer dan verdubbeld. In het vroegere bolwerk, op en om het opgespoten terrein en de vijver bij Distrigas, nam het aantal territoria af. Dit was vermoedelijk ten dele het gevolg van een verhoogde waterstand binnen het opgespoten terrein. Niettemin werden hier toch nog drie territoria genoteerd. Anderzijds was de vijver, met haar met Riet *Phragmites australis* en ruigte begroeide uithoekjes, nu nagenoeg volledig gedempt. Maar zelfs op dit ruderaal terrein bleef nog één broedpaar aanwezig. Daarnaast werden, zowel in deze omgeving, als elders in het nog resterende weilanden-gebied, een opmerkelijk groot aantal territoria in poldersloten vastgesteld.

De meest opvallende ontwikkeling deed zich evenwel voor in de polders in de omgeving van het Zwin. Analooq met de overige deelgebieden bleven de aantallen nagenoeg ongewijzigd in de voorkeursbiotopen van het Dievegat en de Oude Vrede, terwijl de kreek van Da Costa nu eveneens volzet leek. In de ongeschikt lijkende drainagesloten van het open akkerlandschap nam het aantal territoria daarentegen toe van een tweetal in 1990-'92 tot liefst tien in '93.

Globaal gezien kunnen we in deze evolutie een duidelijk patroon vaststellen. Vooreerst zijn er slechts een tweetal gebieden waar het optreden van de Blauwborst als broedvogel een erratisch karakter heeft: de Zwinbosjes en de Fonteintjes. In deze gevallen is het bovendien aannemelijk dat hier, wegens wisselende factoren zoals beheerswerkzaamheden en waterstand, slechts tijdelijke vestigingen mogelijk zijn. In alle andere gebieden hadden de vestigingen een blijvend karakter. In de beginfase werden hierbij in elk deelgebied één à twee terreinen gekoloniseerd waar de aantallen vervolgens gestaag toenamen. Anno 1993 herbergen deze "voorkeursgebieden" overigens nog steeds de hoogste dichtheden (zie verder onder "6. Dichtheden"). Het gaat hier met name om de kleiputten van de Steenbakkerij en van het Fort Sint-Donaas te Hoeke, de kleiputten te Heist en de omgeving van O.T.Distrigas te Zeebrugge, en - zij het pas sinds 1984 - de Dievegatkreek en de kleiputten van de Oude Vrede te Knokke. Op de verspreidingskaartjes is tenslotte duidelijk vast te stellen dat deze kolonisatiehaarden vervolgens gefungeerd hebben als kernen waaromheen de verdere uitbreiding, als het ware met een "olievlekachtig" karakter, plaatsvond.

De toename van de totale bezette oppervlakte, berekend als de som van de bezette oppervlakte binnen de drie deelpopulaties, vertoont net als de aantal-evolutie een J-vormige groei-curve. Transformatie van deze oppervlakten, door middel van de vierkantswortels, toont ons ook hier een rechtlijnig verband tussen de uitbreiding van het gekoloniseerde gebied en de

tijd. Uit berekening van de lineaire regressie (Figuur 15) blijkt dat dit verband zeer significant is ($y = -0,75 + 0,32 \cdot x$; $t = 15,763$; $vg = 14$; $P < 0,01$)^{(*)3}). Dit rechtlijnige verband wijst op een regelmatig diffusie-proces vanuit de reeds bezette gebieden naar het omliggende nog niet-gekoloniseerde gebied (Hengeveld 1993), wat het eerder geschetste verspreidingspatroon bevestigt.



Figuur 15 : Verband tussen de toename van de door de Blauwborst *Luscinia svecica cyaneocula* gekoloniseerde oppervlakte (som van de bezette oppervlakte van de drie deelgebieden; vierkantswortel van het aantal km²) en de tijd. De lineaire regressielijn (dikke volle lijn; $y = -0,75 + 0,32 \cdot x$), met aanduiding van de grenzen van het 95%-waarschijnlijkheidsgebied voor de regressielijn (dunne volle lijn) en voor de individuele uitkomsten (stippellijn), toont een zeer significant rechtlijnig verband tussen beide variabelen ($t = 15,763$; $vg = 14$; $P < 0,01$). Dit wijst op een regelmatig diffusie-proces.

Figure 15 : Relationship between the surface of colonised areas (square root of the number of km²) and time. This relationship is highly significant ($t = 15.763$; $vg = 14$; $P < 0.01$).

4. Biotoopkeuze

Tenslotte vertoonde ook de biotoopkeuze in de loop van het kolonisatieproces enkele opvallende aanpassingen. De terreinen die het eerst gekoloniseerd werden, of in elk geval de lokaties van de eerste territoria, vertoonden alvast enkele gemeenschappelijke kenmerken, die in de overige gebieden minder op de voorgrond treden of zelfs ontbreken. Zo vertegenwoordigen deze voorkeurbiotopen alvast de meest uitgestrekte rietvelden of breedste rietkragen van het onderzoeksgebied. Deze bevinden zich overwegend op matig vochtige tot dikwijls

zelfs droge, maar zelden op natte bodem. Naast, veelal overjarig, Riet *Phragmites australis* vinden we er ook frequent vochtige ruigtekruidvegetaties waarin hoog opgaande soorten als Harig Wilgeroosje *Epilobium hirsutum* en Koninginnekruid *Eupatorium cannabinum* het aspect bepalen. De onderste zone van de begroeiing is meestal half-open van opbouw, hoewel plaatselijk dichte vegetaties met Grote Brandnetel *Urtica dioica* voorkomen. Elementen die niet in al deze gebieden een even belangrijke rol spelen zijn verder een doorgaans lage of fluctuerende waterstand, de aanwezigheid van relatief grote oppervlakten met open modderige bodem en een snel voortschrijdende eutrofiëring en bijgevolg verzuuring. De aanwezigheid van struiken lijkt daarentegen niet zo belangrijk. Enkel in de kleiputten te Hoeke komen plaatselijk goed ontwikkelde verlandingsstadia met opslag van Wilgen *Salix spec.* en Zwarte Els *Alnus glutinosa* voor. In de overige van deze gebieden is de inbreng van de houtige gewassen doorgaans beperkt tot hooguit enkele solitaire struiken of heggen op de meer ruderaale terreingedeelten of langs de periferie van het gebied.



Daarnaast werd reeds in 1978 een broedgeval in de Zwinbosjes genoteerd. Zoals reeds aangehaald betrof dit geen blijvende vestiging. Dit fenomeen herhaalde zich in de loop van de onderzoeksperiode nog een drietal keren. Opmerkelijk genoeg werden deze territoria steeds vastgesteld op plaatsen waar zich, ten gevolge van beheerswerken, tijdelijk een half-open, kruidenrijke riet-ruigte op vochtige slibrijke bodem ontwikkeld had. Tot en met 1989 werden vervolgens nauwelijks nieuwe biotopen ingenomen. Enerzijds was er wel de kolonisatie van

de Blauwe Sluis en het Lievegeleed, een eerder smalle en ondiepe kreek met veel slibrijke plaatsen. Afgaande op de vegetatie, waarin nog steeds veel kensoorten van de Waterkers-vlotgras-orde *Nasturtio-Glycerietalia* vertegenwoordigd zijn, is dit gebied bovendien ook nog niet zo sterk door de eutrofiëring getroffen. Anderzijds verscheen de Blauwborst in deze periode ook af en toe als broedvogel in enkele verlandde poldersloten en riet-ruigtevegetaties van geïnundeerde weilanden in het gebied van de Achterhaven te Zeebrugge.

Pas in 1990 deed zich voor het eerst een belangrijke uitbreiding van de habitatkeuze voor. Vooreerst werden nu ook alle kleinere krekken gekoloniseerd, die om uiteenlopende redenen minder geschikt leken dan de reeds bezette gebieden. Deze kreekjes worden gekenmerkt door een geringere voedselrijkdom, een hogere waterstand, smalle rietkragen en weinig slibrijke gedeelten. Deze kenmerken bleken plots ook aan de habitateisen van de Blauwborst te voldoen. Deze evolutie vond plaats in het deelgebied van Hoeke en van het Zwin. Bij gebrek aan krekken in het deelgebied van Zeebrugge, waren het hier de poldersloten die nu definitief een kwantitatief belangrijk onderdeel van de biotoopkeuze vormden. Tenslotte vestigden zich ook twee broedparen langsheen de bermen van de afleidingskanalen, in een dichte begroeiing met veel opslag van Bramen *Rubus sp.* en relatief weinig (overjarig) Riet. Het aspect van dit habitat wordt overwegend bepaald door ruigtekruiden zoals Bereklauw *Heracleum sphondylium*, Pastinaak *Pastinaca sativa*, Koninginnekruid en Valeriaan *Valeriana repens*, en door hoge grassen als Frans Raaigras *Arrhenaterum elatius* en Rietgras *Phalaris arundinacea*. Dit habitat werd er voorheen vrijwel exclusief door de Bosrietzanger *Acrocephalus palustris* ingenomen.

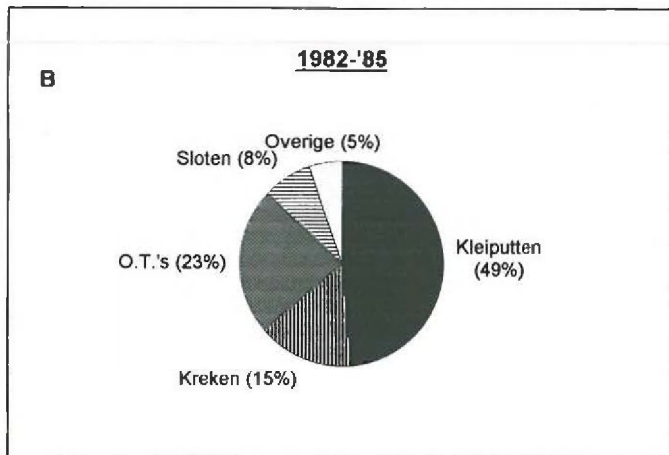
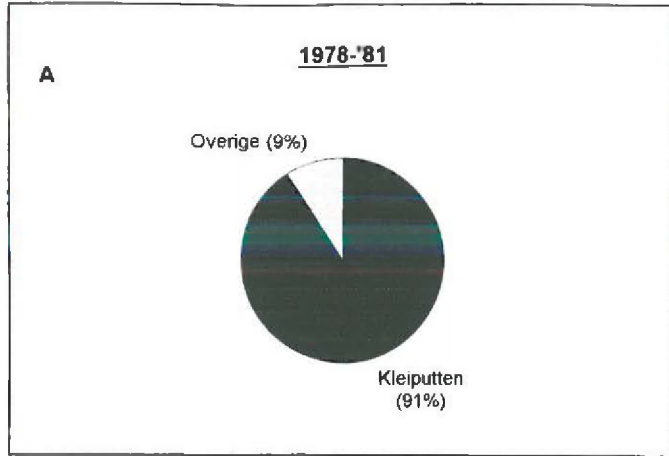
De afname van de populatie in 1991 leidde tot enkele eerder tegenstrijdige vaststellingen inzake biotoopkeuze. In principe zouden dergelijke fluctuaties zich het duidelijkst in de tweede-keus biotopen moeten manifesteren. Dit was effectief zo in de omgeving van Zeebrugge, waar de afname zich vooral in de pas bezette sloot-complexen voordeed. Te Hoeke werd de afname vrijwel uitsluitend in het gebied van de Blauwe Sluis en het Lievegeleed vastgesteld, maar dit was nog voor enige verklaring vatbaar: enerzijds was dit nu ook niet het eigenlijke voorkeursbiotoop, en anderzijds werden hier in '90, bij "saneringswerken" gedurende het broedseizoen, een groot gedeelte van de vegetatie en meerdere tweede broedsels onder een dikke laag bagger bedolven. In de omgeving van het Zwin namen de aantallen echter uitsluitend af in de eerst gekoloniseerde gebieden. Gewoon toeval? Men zou eventueel ook kunnen stellen dat dit deelgebied, dat pas in de periode 1984 - '87 gekoloniseerd werd, nog gevoeliger is voor groeiremmende factoren en/of geen echte voorkeurbiotopen bevat.

De ontwikkelingen die in '90 een aanzet genomen hadden, deden zich, zij het kwantitatief meer grootschalig, opnieuw voor in '93. Zo werden in het deelgebied van Zeebrugge ruim 60% van alle territoria langsheen sloten vastgesteld. Meestal betrof het hier relatief brede en ondiepe, min of meer verlandde sloten, met een vrij dichte vegetatie van Riet en/of Oeverzegge *Carex riparia*. De meeste van deze sloten werden

voorheen zowel door Kleine Karekieten *Acrocephalus scirpaceus* als, in mindere mate, ook door Rietzangers *Acrocephalus schoenobanus* en Rietgorzen *Emberiza schoeniclus* bewoond. Ook de bermen van de opgespoten terreinen en spoordijken bleken, meer dan voorheen, een groot aantal territoria te herbergen. Langsheen de meeste van deze bermen vinden we een brede sloot, waar plaatselijk wat slibrijke oevergedeelten kunnen droogvallen. Ook de aangrenzende gedeeltes van de opgespoten terreinen bieden hier en daar, waar nog een half-open mesofiele pioniervegetatie voorkomt, enkele foerageermogelijkheden voor de Blauwborst. De bermen zelf zijn vrij monotoon met Frans Raaigras, Brandnetel- en (jonge) Riet-of ruigtevegetaties begroeid.

Ook de uitbreiding van het aantal territoria in de drainage-sloten van de Nieuwe Hazegras- en Willem-Leopold-polder te Knokke kan op z'n minst onverwacht genoemd worden. In dit biotoop werden voorheen vrijwel uitsluitend verspreide semi-kolonies van Kleine Karekieten genoteerd. Deze smalle sloten hebben meestal steile oevers en zijn slechts vrij spaarzaam met riet begroeid. Ze bevatten doorgaans zeer weinig water, maar vallen ook zelden echt droog. De modderige bodem vormt zodoende misschien een potentieel geschikt voedselgebied voor de Blauwborst. Verder vinden we hier, zowel in als langsheen deze sloten, vrijwel alle ken- en differentiërende plantensoorten uit de Mesthoopganzevoet-associatie *Chenopodietum glauco-rubri* terug. Dit zegt dan ook zowat alles over de hoge graad van voedselrijkdom van dit habitat. In elk geval bleek de Blauwborst er succesvol te kunnen broeden: tijdens controlebezoeken werden hier op meerdere plaatsen pas uitgevlogen, bedelende jongen vastgesteld. Het waarnemen van zingende en voedselzoekende Blauwborsten in deze uitgestrekte aardappel-, klaver- en bietenvelden is wel iets waar men toch even moet aan wennen. Maar anderzijds werd deze habitatkeuze reeds eerder vastgesteld als broedbiotoop (van Dijk & van Os 1982) en als voedselgebied tijdens de doortrek (Verheyen 1948).

Figuur 16 (A - D) toont, per periode van vier jaar, de evolutie van de biotoopkeuze in het onderzoeksgebied. Tot 1981 werden vrijwel alle territoria in kleiputgebieden vastgesteld. In de periode 1982-'85 neemt dit aandeel in verhouding reeds af tot circa 50%, om in de tweede helft van de onderzoeksperiode tot nagenoeg één derde terug te vallen. Ook het pro-centuele aandeel van het aantal territoria op de O.T.'s neemt gestaag af. Dit betekent evenwel niet dat het absolute aantal territoria in deze biotopen terugloopt, maar wel dat de aangroei er trager verloopt. Dit houdt op zijn beurt in dat deze biotopen, beperkt in oppervlakte beschikbaar terrein, stilaan verzadigd raken. Dit verschil in aantalsontwikkeling is duidelijk waar te nemen in Figuur 17. Hierbij blijkt de aangroeisnelheid, die in verband staat met de hoek van de regressielijn ten opzichte van de tijd-as, het laagst uit te vallen voor de O.T.'s ($y = 0,79 + 0,15 \cdot x$; $t = 6,948$; $P < 0,01$; $n = 11$) en de kleiputten ($y = 0,12 + 0,23 \cdot x$; $t = 14,927$; $P < 0,01$; $n = 16$). Deze ligt merkbaar hoger in de kreek- ($y = 0,03 + 0,34 \cdot x$; $t = 10,704$; $P < 0,01$; $n = 11$) en slootgebieden ($y = 0,25 + 0,37 \cdot x$; $t = 9,492$; $P < 0,01$; $n = 9$).



Figuur 16 : Evolutie van de biotoopkeus van de Blauwborst *Luscinia svecica cyanecula* in de zwinstreek. Voor elke periode van vier jaar wordt het procentuele aandeel van het aantal territoria per biotooptype weergegeven. Aanvankelijk (Figuur 16 A: 1978-'81) werden vooral de kleiputgebieden gekoloniseerd. Reeds in de periode 1982-'85 (Figuur 16 B) worden in alle biotooptypes territoria aangetroffen. Vanaf 1986 neemt het relatieve aandeel van kleiputten en opgespoten terreinen verder af. Een gevoelige toename tekent zich eerst af in de kreeken en vervolgens in de sloten.

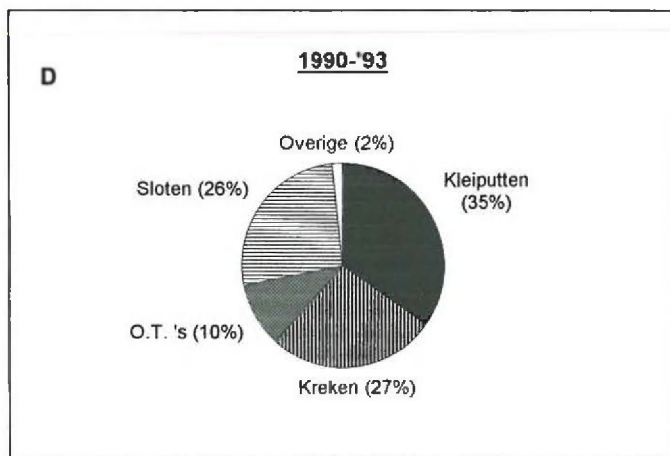
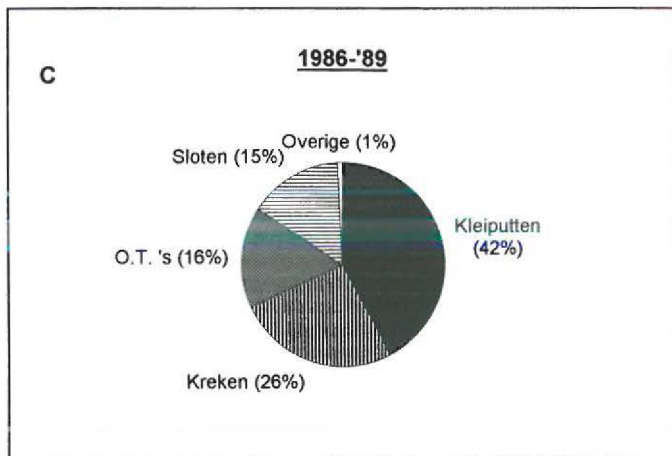
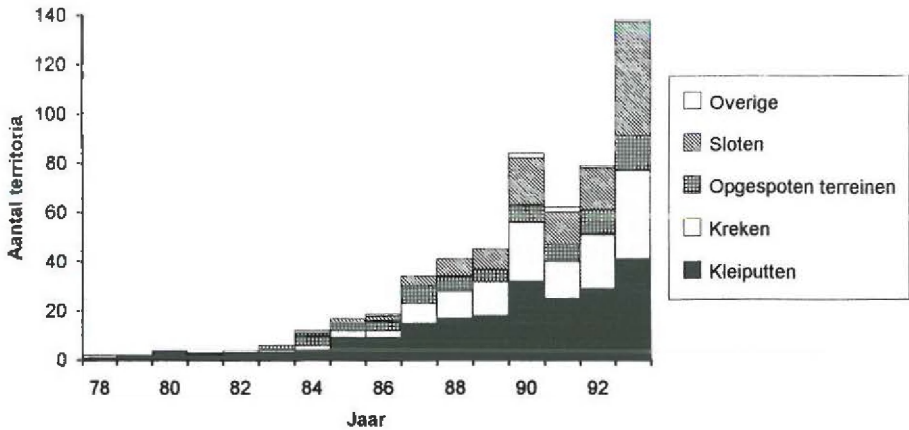


Figure 16 : Evolution of the habitat choice of the Bluethroat *Luscinia svecica cyaneacula* in the Zwin area. For each period of four years, the proportion of territories is given per habitat type. In the beginning (1978-1981), mainly clay exploitation areas (black) were colonised. In the period 1982-1985, the species spread over all other habitats (creeks, ditches, artificial areas raised with sand). Since 1986 the proportion of clay exploitation areas and raised areas is decreasing. An increase is observed in the creek areas and along the ditches.

Het procentuele aandeel van de krekten speelt pas een rol vanaf de kolonisatie van het Dievegat en de Blauwe Sluis in 1983-'84. Door een verdere stijging van de dichtheden, neemt het aantal territoria hier in de periode 1986-'89 toe tot circa een kwart van het totaal. Vooral door de nieuwe kolonisatie van de kleinere kreekgebieden blijft dit aandeel constant gedurende de periode 1990-'93. Het aantal territoria in sloten vormt in de periode 1982-'85 nog geen twaalfde van het totaal, maar neemt vervolgens, vooral na 1990, gevoelig toe tot 35,5 % in 1993.

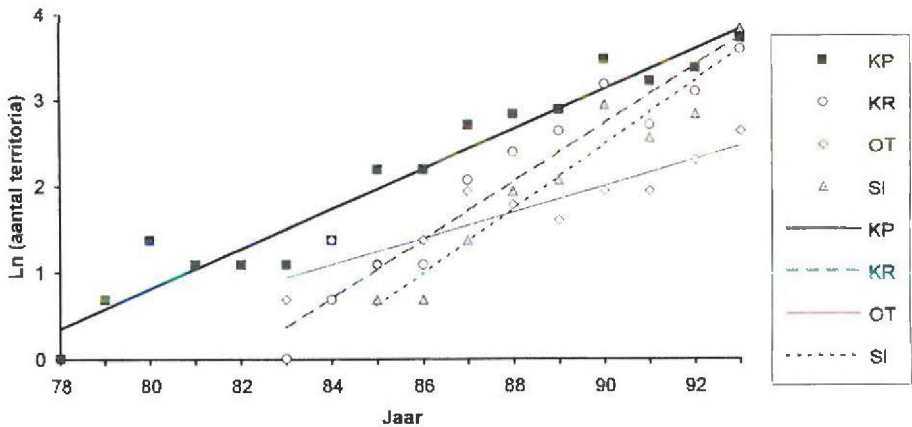


Figuur 17a : Evolutie van het absolute aantal Blauwborst-territoria in de vier belangrijkste biotooptypes van het onderzoeksgebied.
 Figure 17a : Evolution of the number of Bluethroat territories in the four most important habitat types.

5. Territoriumgrootte

De territoriumkartering biedt niet alleen het voordeel dat men over absolute aantalsopgaven kan beschikken. Vooral bij een hoog aantal tellingen kan men zich ook een vrij goed beeld vormen van de ligging en oppervlakte van de territoria. Althans inzake de "zangterritoria", want voor een aantal soorten werd reeds vastgesteld dat ze zich, bijvoorbeeld tijdens het foerageren, soms vrij ver buiten dit zangterritorium kunnen begeven (o.a. Lack 1985, Snow 1956, East & Hofer 1986, Hanski & Haila 1988, Birkhead 1991).

In de Kleiputten te Heist werden in 1989-'92, naast de op Blauwborst gerichte laatavondtellingen, jaarlijks nog eens een 15-tal ochtendtellingen uitgevoerd. Dit leverde voldoende gegevens op om de ligging van de zangterritoria vrij nauwkeurig te bepalen: hiervoor werden alle waargenomen zangposten van elk afzonderlijk territorium door de kleinste regelmatige polygoon omsloten. In totaal kon zo de oppervlakte van 54 zangterritoria berekend worden.



Figuur 17b : Evolutie van de natuurlijke logaritme van het aantal territoria: waarnemingen en lineaire regressielijn. Het groeitempo is het laagst voor de opgespoten terreinen (open ruiten, dunne volle lijn; $y = xxx + 0,15*x$). Ook in de kleiput-gebieden (volle vierkanten, dikke volle lijn) neemt het aantal territoria nog verder toe ($y = 0,12 + 0,23*x$), maar de scherpste toename tekent zich af in de kreeken (open cirkels; gebroken lijn; $y = 0,03 + 0,34*x$) en vooral in de slootgebieden (gearceerde driehoeken, stippellijn; $y = 0,25 + 0,37*x$).

Figure 17b : Relationship between the number of territories (logarithmic scale) and time in different habitat types. The lowest growth rate is seen in the artificial raised areas, the highest growth rate occurs in the creeks and ditches.

In dit gebied bedroeg de gemiddelde oppervlakte van de zangterritoria $0,43 \text{ ha} \pm 0,05 \text{ ha}^{(*2)}$ ($s = 0,17 \text{ ha}$; spreiding = $0,20 - 0,95 \text{ ha}$; $n = 54$). Als "maximale diameter" van deze territoria werd een gemiddelde van $101 \pm 12 \text{ m}$ berekend $(^{*2})$ ($s = 44 \text{ m}$; $Me = 90 \text{ m}$; spreiding = $50 - 239 \text{ m}$; $n = 54$). Ter vergelijking: in de literatuur vermelden diverse auteurs "geschatte" zangterritoria van $0,45$ tot 25 ha en "home-ranges" (niet nader gedefinieerd, dus niet noodzakelijk overeenstemmend met zangterritoria) van 40×60 (50×70) m tot zelfs $700 \times 30 - 150 \text{ m}$, zijnde "territoria" van circa $0,25$ tot $10,5 \text{ ha}$ (Cramp 1988). In vergelijking met deze literatuurgegevens lijkt de gemiddelde oppervlakte van de zangterritoria in de Kleiputten te Heist dus veeleer bij een benedengrens aan te sluiten. Deze "lage" waarden blijken alvast geen verband te houden met de huidige hoge dichtheden in de kleiputten te Heist. Zo bedroeg de gemiddelde oppervlakte van de zangterritoria er $0,44 \pm 0,13^{(*2)}$ ha in 1989 voor een dichtheid van amper $0,18$ territoria/ha. In 1990 nam de dichtheid er duidelijk toe tot $0,52$ territoria/ha, terwijl de gemiddelde oppervlakte van de zangterritoria vrijwel constant bleef: $0,43 \pm 0,10 \text{ ha}^{(*2)}$. Het verschil tussen beide gemiddelden is duidelijk niet significant (t-test; $F = 1,6054$; $t = 0,143$; $P > 0,1$;

n = 23; tweezijdige toetsing).

Daarnaast zijn deze gegevens ook geschikt om een eventueel biotoopafhankelijk verschil in de grootte van het zangterritorium te onderzoeken. Het gebied van de Kleiputten te Heist kan immers grofweg in twee verschillende biotopen opgedeeld worden. Enerzijds zijn er de aaneengesloten rietvelden van de kleiputten zelf. Deze werden reeds in de beginperiode door de Blauwborst gekoloniseerd en herbergen heden de hoogste dichtheden (maximaal 1,64 territoria/ha). Anderzijds zijn er de omliggende weilanden met een relatief dicht netwerk van sloten, bermen en overhoekjes met vochtige riet-ruigtevegetatie. Dit gedeelte van het gebied werd pas vanaf 1987, maar vooral sinds 1990, gekoloniseerd terwijl de gemiddelde dichtheid er slechts 0,29 territoria/ha bedraagt. Niettemin blijkt de gemiddelde oppervlakte van het zangterritorium in beide biotopen niet significant van elkaar te verschillen: gemiddeld 0,41 +/- 0,05 ha (^{*2}) (s = 0,15; n = 31) voor de rietvelden, tegenover 0,45 +/- 0,08 ha (^{*2}) (s = 0,20; n = 23) in het slotencomplex (t-toets; F = 1,7889; t = 0,847; P > 0,01; n = 54; tweezijdige toetsing).

De vorm van de zangterritoria is echter wel verschillend voor beide biotopen: in de rietvelden zijn de territoria doorgaans vrij regelmatig van vorm, terwijl deze in het slotencomplex, logischerwijs, meer lineair zijn en grotendeels de loop van de sloten en bermen volgen. Dit uit zich duidelijk in de maximale afstand tussen twee zangposten binnen een territorium. Deze bedraagt voor de rietvelden gemiddeld 86 +/- 10 m (^{*2}) (s = 28; Me = 80; spreiding = 50 - 110; n = 31) tegenover gemiddeld 122 +/- 22 m (^{*2}) (s = 54; Me = 104; spreiding = 55 - 239; n = 23) in het omliggende slotencomplex. Het verschil tussen beide medianen is significant verschillend (Mann-Whitney U-test; U = 191; P < 0,05; n1 = 31, n2 = 23; tweezijdige toetsing).

Voor de andere gebieden zijn er vooralsnog ofwel te weinig resultaten voorhanden om zinvolle vergelijkingen mogelijk te maken, of in andere gevallen te weinig telbezoeken uitgevoerd om de zangterritoria voldoende nauwkeurig te berekenen. Er zijn echter wel reeds duidelijke aanwijzingen voor het voorkomen van aanmerkelijk grotere zangterritoria. Met name in de sloten van het akkerlandschap nabij het Zwin werden enerzijds individuele verplaatsingen tussen zangposten over afstanden van meer dan 500 tot 700 m genoteerd. Tegelijk werden hier ook zangposten vastgesteld in de omliggende aardappel- of bietenakkers, tot op 30 tot 50 m (of meer) van de sloot of kreek verwijderd. In enkele gevallen kon zo een zangterritorium van minimum 2 tot 2,5 ha (n=4) bepaald worden.

6. Dichtheden

De cijfers over broedvogeldichtheden zijn in sterke mate afhankelijk van de wijze waarop ze berekend worden. In dit verslag worden drie verschillende methodes toegepast. (1) per oppervlakte-eenheid geschikt gebied (min of meer "homogeen" biotoop), al dan niet met inbegrip van een "bufferstrook" rondom dit gebied. Een variant hierop is de berekening van

het aantal territoria per afstandsmaat voor de lineaire biotopen; (2) voor de totale oppervlakte bezet gebied van de (deel)populatie(s), of voor de totale oppervlakte van het onderzoeksgebied, dit telkens met inbegrip van de hierbij ingesloten ongeschikte biotopen; (3) per bezet kilometerhok.

Gebied	Minimale dichtheid	Maximale dichtheid	Jaar
A. Kleiputten			
Kleiputten Heist s.s.	0,80 ter./ha	1,64 ter./ha	1980
Oude Vrede	0,74 ter./ha	1,22 ter./ha	1987
Eendekooi Lissewege	0,48 ter./ha	0,83 ter./ha	1987
Kleiputten Sint-Donaas	0,48 ter./ha	0,65 ter./ha	1978
Steenbakkerij Hoeke-Zuid	0,36 ter./ha	0,57 ter./ha	1979
Steenbakkerij Hoeke-Noord	0,08 ter./ha	0,11 ter./ha	1990
Gemiddelde	0,49 ter./ha	0,84 ter./ha	
95%-waarschijnlijkheidsgrenzen	+/- 0,21 ter./ha	+/- 0,43 ter./ha	
B. Kreken			
Dievegat-kreek	0,87 ter./ha	1,92 ter./ha	1984
Blaauwe Sluis	0,85 ter./ha	0,93 ter./ha	1983
Lapscheurse Gat	0,35 ter./ha	1,32 ter./ha	1990
Lievegeleed	0,31 ter./ha	1,02 ter./ha	1987
Kreek Da Costa	0,39 ter./ha	1,85 ter./ha	1987
Zwarte Sluis + Hoekevaart	0,18 ter./ha	0,58 ter./ha	1990
Kreken Lapscheure	0,17 ter./ha	0,67 ter./ha	1987
Gemiddelde	0,45 ter./ha	1,18 ter./ha	
95%-waarschijnlijkheidsgrenzen	+/- 0,22 ter./ha	+/- 0,40 ter./ha	
C. Opgespoten terreinen			
O.T. Distrigas	0,43 ter./ha	0,75 ter./ha	1983
O.T. Dudzele	0,13 ter./ha	0,15 ter./ha	1990
Slik O.T.'s	0,21 ter./ha	0,33 ter./ha	1990
O.T. Spoorlijn	0,08 ter./ha	0,11 ter./ha	1992
Gemiddelde	0,21 ter./ha	0,33 ter./ha	
95%-waarschijnlijkheidsgrenzen	+/- 0,15 ter./ha	+/- 0,29 ter./ha	
D. Sloten			
Sloten bij Kleiputten Heist	0,24 ter./ha	0,29 ter./ha	1989
Sloten Hazegraspolders	0,19 ter./ha	4,54 ter./ha	1990
Haagje te Heist	0,18 ter./ha	0,26 ter./ha	1988
Achterhaven: brede sloten	0,05 ter./ha	0,09 ter./ha	1987
Kanalen te Heist	0,05 ter./ha	0,07 ter./ha	1990
Achterhaven: poldersloten	0,03 ter./ha	1,10 ter./ha	1987
Gemiddelde	0,12 ter./ha	1,09 ter./ha	
95%-waarschijnlijkheidsgrenzen	+/- 0,07 ter./ha	+/- 1,38 ter./ha	
Gemiddelde alle gebieden	0,33 ter./ha	0,92 ter./ha	
95%-waarschijnlijkheidsgrenzen	+/- 0,11 ter./ha	+/- 0,39 ter./ha	

Figuur 18 : Dichtheden per gebied. In de laatste kolom staat het jaar van kolonisatie.

Figure 18 : Densities in different areas. The year of colonisation is given in the right column.

Figuur 18 geeft een overzicht van de dichtheden per telgebied. De "maximale dichtheid" werd bekomen door het hoogste aantal territoria van een bepaald teljaar (vrijwel zonder uitzondering in 1993) te delen door de oppervlakte van het telgebied. Bij de berekening van de "minimale dichtheid" werd bovendien de oppervlakte van een bufferstrook van 35 meter rondom het telgebied meegerkend. Deze arbitrair gekozen afstand stemt nagenoeg overeen met (1) de straal van een gemiddeld territorium van 0,4 ha (zie "5. Territoriumgrootte"), en (2) met de geschatte afstand waarop, langs sloten en krekken, frequent zangposten buiten het "normale" biotoop vastgesteld werden. Deze correctiefactor heeft enerzijds een relatief geringe invloed op de dichtheidsberekening voor uitgestrekte, "tweedimensionale" telgebieden. Ze heeft echter verstrekkende gevolgen voor de oppervlakte- (en dus dichtheids-)bepaling van meer lineaire gebieden. De in rekening genomen oppervlakte van een aantal poldersloten neemt hierdoor toe van bijvoorbeeld 1 ha (5.000 * 2 m) tot 36 ha (5.000 * 72 m).

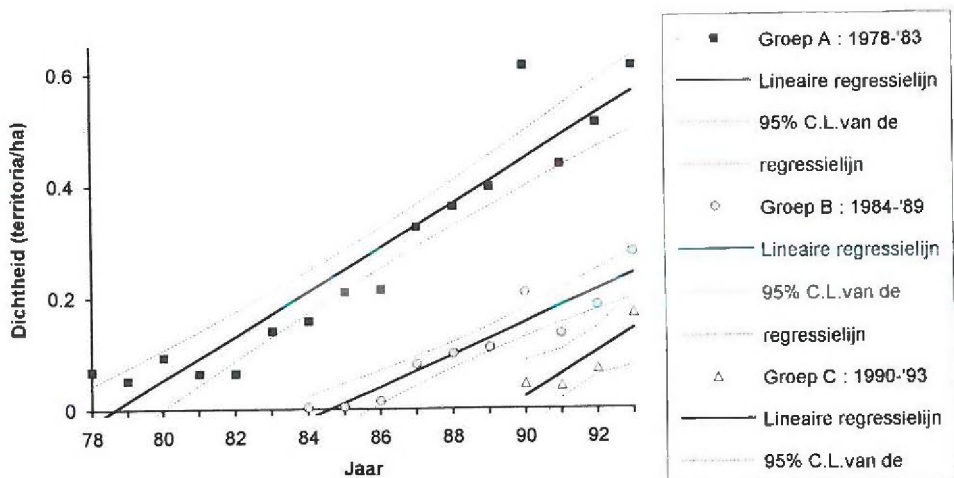
Berekend over alle telgebieden bedraagt de "minimale dichtheid" gemiddeld $0,35 \pm 0,11$ (*2) territoria per ha ($s = 0,26$; $Me = 0,28$; $n = 22$). Voor de "maximale dichtheid" is dit $0,97 \pm 0,40$ (*2) territoria per ha ($s = 0,96$; $Me = 0,71$; $n=22$). Voor de vergelijking van deze resultaten met literatuurgegevens kan, aangezien daarbij nergens sprake is van een correctiefactor, het beste worden uitgegaan van de "maximale dichtheden". Zo werd in de Biesbosch een goed vergelijkbare gemiddelde dichtheid van circa 1 territorium per ha bezet gebied vastgesteld. Plaatselijk liepen de dichtheden evenwel nog hoger op: tot zelfs 3 paar per ha (Meijer et al. 1989). In Drenthe (Ned.) werden daarentegen slechts dichtheden tot maximaal 7,5 paar per 100 ha waargenomen in het Bargerveen (van Dijk & van Os, 1982). In een aantal "bezette gebieden" in de Savoie (F.) en Kilpisjärvi (Finland) tenslotte, werden gemiddelde dichtheden genoteerd die goed overeenstemmen met onze resultaten: respectievelijk tot 80 ± 5 en 89 territoria per 100 ha (Tournier 1973, Järvinen & Pryl 1980). In deze laatste gevallen gaat het evenwel om populaties van andere ondersoorten van de Blauwborst, in biotopen die grondig van de onze verschillen.

Beschouwen we de dichtheden in de Zwinstreek per afzonderlijk telgebied, dan lijken de bekomen waarden onderling toch vrij sterk van elkaar te verschillen. Voor de "maximale dichtheid" worden waarden genoteerd van 0,07 territoria per ha langsheen de afleidingsvaarten te Heist - Ramskapelle tot 1,92 territoria per ha in de Dievegat-kreek te Knokke. Voor de dichtheden met correctiefactor liggen de uitersten tussen 0,03 territoria per ha voor de poldersloten te Zeebrugge - Dudzele en 0,87 territoria per ha voor het Dievegat te Knokke. Nagenoeg geen enkele van deze individuele uitkomsten wijkt echter significant af van het gemiddelde: de 95% - waarschijnlijkheidsgrenzen voor individuele uitkomsten liggen respectievelijk bij 0 tot 0,86 territoria/ha voor de "minimale dichtheid" en bij 0 tot 2,85 territoria/ha voor de "maximale dichtheid".

Daarentegen treden er wel significante onderlinge verschillen op, wanneer we de telgebieden indelen naar biotoop of naargelang de periode van kolonisatie. Aangezien eerdervernoemde correctiefactor voor de oppervlakte-berekening m.i. een noodzakelijke bufferende invloed uitoefent op de dichtheidsbepaling van lijnvormige biotopen, wordt bij de verdere berekeningen uitsluitend nog deze "minimale dichtheid" aangewend. In Figuur 18 werden de telgebieden reeds in vier biotoop-types ingedeeld: de kleiput-gebieden, de krekten, de opgespoten terreinen en de poldersloten. Merk op dat gegeven volgorde tevens enige overeenstemming vertoont met de periode waarin deze biotopen gekoloniseerd werden.

Het onderlinge verschil in gemiddelde dichtheid van deze vier biotooptypes is statistisch significant (logaritmische data-transformatie; test voor homogene variantie: $F_{5,5} = 1,9652$; One-way-ANOVA; $F_{3,19} = 4,5780$; $P < 0,05$; $n_1 = 6$, $n_2 = 7$, $n_3 = 4$, $n_4 = 6$). Bij verdere analyse blijkt dat enkel de gemiddelde dichtheid voor zowel de kleiputten als voor de krekten significant groter zijn dan de gemiddelde dichtheid van de sloot-gebieden (logaritmische data-transformatie; resp. $F_{5,5} = 1,9652$ & $F_{6,5} = 1,5459$; t-test; resp. $t = 2,887$; $vg = 10$; $P < 0,02$ & $t = 2,949$; $P < 0,02$; $vg = 11$; tweezijdige toetsing) (#4).

Eerder in dit artikel (zie "3. Verspreiding") werd vermeld dat de volgorde waarin de beschikbare biotopen bezet werden niet willekeurig was, maar dat in de loop van het uitbreidingsproces eerst een aantal "kolonisatiehaarden" en pas later de omliggende gebieden ingenomen werden. In dit verband was er reeds sprake van respectievelijk "voorkeursbiotopen" en "marginale" biotopen. Indien de eerst bezette gebieden ook effectief de optimale biotopen zijn, dan zou de dichtheid er hoger moeten zijn dan deze in de, pas later gekoloniseerde, suboptimale biotopen. De dichtheid weerspiegelt immers de mate van geschiktheid - de draagkracht - van een biotoop. Dit hangt dan verder, in zekere mate, samen met de voedselrijkdom van het betreffende gebied (zie o.a. Newton 1980), maar daar hoeven we in dit verband niet verder op in te gaan. Deze veronderstelling, inzake een verschil in dichtheid, hangt nauw samen met de zogenaamde "buffertheorie", waarbij men er van uitgaat dat de marginale biotopen pas bezet worden nadat de optimale biotopen (grotendeels) volzet geraakt zijn (zie o.a. Kluyver & Tinbergen 1953, Glas 1960, Krebs 1971). Een variant hierop is de veronderstelling dat de dichtheden in de optimale biotopen rondom een hoog niveau en in de marginale biotopen rondom een lager niveau schommelen (Holmes 1970). Om deze veronderstelling te toetsen werden de telgebieden ingedeeld naargelang de periode waarin ze voor het eerst (blijvend) gekoloniseerd werden. Hierbij werd een onderscheid gemaakt tussen de beginfase van 1978 - '84 ("1ste-keuzegebieden"), de periode 1985 - '89 ("2de-keuzebiotopen") en tenslotte de jaargroep 1990 - '93 ("3de-keuzebiotopen"). Deze indeling stemt grotendeels overeen met de fasen van de groei-curve (Figuur 22) en van de gebiedsuitbreiding (zie "3. Verspreiding"). Wel werd 1984 in dit geval tot de beginfase gerekend, omdat pas dan het eerste gebied in de omgeving van het Zwin (Dievegat-kreek) bezet werd.



Figuur 19a : Jaarlijkse evolutie van de gemiddelde dichtheid in de gebieden die achtereenvolgens respectievelijk in de periode 1978-'83 (groep A: 1ste-keusgebieden; volle vierkanten), 1984-'89 (groep B: 2de-keusgebieden; open cirkels) en in de periode 1990-'93 (groep C: 3de-keusgebieden; volle driehoeken) voor het eerst gekoloniseerd werden. Telkens met aanduiding van de lineaire regressielijn en de 95%-grenzen van het waarschijnlijkheidsgebied voor de ligging van de regressielijn.

Figure 19a : Evolution of the mean density (territories/ha) in areas that were colonized during the period 1978-1983 (group A, first choice areas), 1984-1989 (group B, second choice areas) and 1990-1993 (group C, third choice areas).

De gemiddelden van de dichtheid van deze drie "jaargroepen" bedragen anno 1993 respectievelijk $0,63 \pm 0,19$ ter./ha ^{(*)2} (1978-'84), $0,27 \pm 0,15$ ^{(*)2} ter./ha (1985--'89) en $0,18 \pm 0,09$ ^{(*)2} ter./ha. Uit de toetsing blijkt dat deze gemiddelden onderling zeer significant van elkaar verschillen (logaritmische data-transformatie; test voor homogene variantie: $F_{8,5} = 3,0990$; One-way-ANOVA; $F_{2,20} = 7,9718$; $P < 0,01$; $n_1 = 6$, $n_2 = 9$, $n_3 = 8$). Hierbij is de gemiddelde dichtheid van de gebieden die tijdens de jaargroep 1978 - '84 gekoloniseerd werden enerzijds significant groter dan de gemiddelde dichtheid van de gebieden van de jaargroep 1985 - '89 (logaritmische data-transformatie; $F_{8,5} = 3,0990$; t-test; $t = 2,800$; $P < 0,02$; $vg = 13$; tweezijdige toetsing), en anderzijds zeer significant groter dan de gemiddelde dichtheden van de gebieden die pas in 1990-'93 bezet werden (logaritmische data-transformatie; $F_{7,5} = 1,7558$; t-test; $t = 4,319$; $P < 0,01$; $vg = 12$; tweezijdige toetsing).

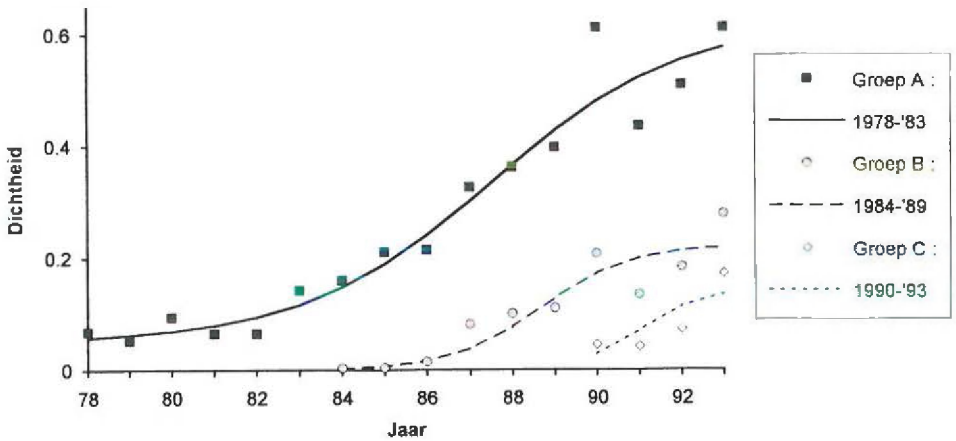
De gemiddelden van de 2de- en 3de-keuzegebieden zijn echter niet significant van elkaar verschillend (logaritmische da-

ta-transformatie; $F_{8,7} = 1,7651$; t-test; $t = 0,778$; $P > 0,1$; $vg = 15$; tweezijdige toetsing) (*5).

Dit resultaat onderschrijft "voorlopig" de veronderstelling dat de eerst gekoloniseerde gebieden effectief ook de voorkeursbiotopen (d.w.z. met de hoogste dichtheden) zijn. Het onderscheid tussen de 2de- en 3de-keuzebiotopen is evenwel niet relevant. Het "voorlopig" karakter hangt samen met het feit dat de aantalsevolutie nog niet gestabiliseerd is: in principe kunnen de dichtheden in de later bezette gebieden nog verder toenemen. Bijgevolg zal pas de volgende jaren met zekerheid blijken of dit verschil in dichtheden significant blijft. Het verloop van de dichtheid, per jaargroep, tot op heden (Figuren 17a & 17b) geeft evenwel reeds een indicatie voor de verdere evolutie. Figuur 19a toont voor elke jaargroep de jaarlijkse gemiddelde dichtheid en de respectievelijke lineaire regressielijn (met de 95%-grenzen van het waarschijnlijkheidsgebied van deze regressielijn). Er is een significant rechtlijnig verband met de tijd, zowel voor de gebieden die sinds 1978 gekoloniseerd werden ($y = 0,06 + 0,04.x$; $t = 11,04$; $vg = 14$; $P < 0,01$), als voor de gebieden die pas sinds 1984 ($y = 0,05 + 0,03.x$; $t = 7,76$; $vg = 8$; $P < 0,01$) voor het eerst bezet werden. Dit is evenwel niet het geval voor de 3de-keuzegebieden ($y = -0,02 + 0,04.x$; $t = 2,504$; $vg = 2$; $P > 0,1$). De aangroei verloopt het snelst, en is nagenoeg van dezelfde grootte-orde voor de 1ste- en 3de-keuzegebieden. De aangroei van de densiteit verloopt evenwel trager voor de 2de-keuzegebieden, zodat deze verschillen vermoedelijk van blijvende aard zullen zijn. Zowel voor de 1ste-keuze-, als voor de 2de-keuzegebieden, vertoont de best passende lijn voor de groei van de dichtheden in feite een S-vormige curve (Figuur 19b). Hieruit blijkt dat in de 1ste- en 2de-keuzebiotopen, ongeveer sinds '90, een geleidelijke stabilisatie optreedt. In de gebieden die pas sinds '90 gekoloniseerd werden verloopt de aangroei nog exponentieel, zodat de densiteit hier in principe nog verder kan toenemen.

Voor de lijnvormige biotopen kan men de dichtheid tevens per kilometer waterloop berekenen. Hierdoor kan het gebruik van een correctiefactor omzeild worden. Deze resultaten worden weergegeven in Figuur 20. Voor de krekken bedraagt de dichtheid gemiddeld $4,22 \pm 2,4$ (*2) territoria per km ($s = 3,0$; $Me = 3,49$; $n = 6$), tegenover slechts $0,83 \pm 0,59$ (*2) territoria per km voor de sloten ($s = 0,56$; $Me = 0,24$; $n = 6$). Het verschil tussen beide gemiddelden is statistisch zeer significant (logaritmische data-transformatie; test voor homogene variantie: $F_{5,5} = 3,0978$; t-test; $t = 3,542$; $P < 0,01$; $vg = 10$; tweezijdige toetsing), en bevestigt zodoende het resultaat van de dichtheid/ha. In literatuurgegevens werd slechts één melding van dichtheid per km gevonden: in Ostfriesland noteerde men gemiddeld 1 broedpaar per 1,2 km geschikte polder-sloot, zijnde $0,83$ paar/km (!) (Blaszyk 1963 & Rettig 1974 in: Cramp 1988).

Om een verdere vergelijking met literatuurgegevens enigszins mogelijk te maken, werd tevens de dichtheid voor de totale bezette oppervlakte van respectievelijk de drie deelgebieden, het totale gekoloniseerde gebied en het gehele onderzoeksgebied berekend (Figuur 21).



Figuur 19b : De best passende lijn voor de waarnemingen van groep A en B toont een S-curve. Vanaf de groeipeak van 1990 treedt geleidelijk een stabilisatie op in de aangroei van de dichtheden. De toename verloopt mogelijk nog exponentieel voor de dichtheden in groep C.

Figure 19b : The best fitting line for observations of group A and B is showing an S-curve. The increase of densities in group C is probably still exponential.

Hieruit blijkt dat de dichtheden van de drie deelpopulaties in de Zwinstreek nagenoeg aan elkaar gelijk zijn. De ietwat lagere waarde van de dichtheid in het deelgebied Zeebrugge houdt hoofdzakelijk verband met het meer verbrokkelde verspreidingspatroon in de Achterhaven. Beschouwen we de Blauwborst-populatie als één geheel, dan bedraagt de dichtheid 1,6 territoria per km² bezette oppervlakte. Voor het gehele onderzoeksgebied bedraagt ze nagenoeg 1 territorium per km². Vergelijking met andere bronnen is moeilijk, omdat de methode van dichtheidsberekening meestal niet exact gekend is. In het beste geval kunnen we stellen dat de gevonden waarden van 1 à 7,4 territoria per km² voor de populatie in de Zwinstreek van dezelfde grootte-orde zijn, of zelfs relatief hoog uitvallen, in vergelijking met de geciteerde literatuurgegevens.

DISCUSSIE: KOLONISATIE

De resultaten van dit onderzoek werden in voorgaande paragrafen reeds per afzonderlijk thema besproken en met literatuurgegevens vergeleken. Onderstaande bespreking is dan ook in de eerste plaats bedoeld om de samenhang tussen deze afzonderlijke resultaten naar voor te brengen, door ze in het kader van het ruimtelijk proces van een kolonisatie te plaatsen.

A. Kreken	
Dievegat-kreek	9,76 ter./km
Lievegeleed en Blauwe Sluis	5,14 ter./ha
Kreek Da Costa	3,64 ter./ha
Lapscheurse Gat	3,33 ter./ha
Hoekvaart en Zwarte Sluis	1,75 ter./ha
Kreken Lapscheure	1,70 ter./ha
<hr/>	
Gemiddelde	4,22 ter./ha
95%-waarschijnlijkheidsgrenzen	+/- 2,40 ter./ha
B. Sloten	
Haagje te Heist	1,68 ter./ha
Sloten Hazegraspolders	1,36 ter./ha
Slotencomplex kleiputten Heist	0,80 ter./ha
Sloten langs bermen - Achterhaven	0,64 ter./ha
Kanalen te Heist	0,46 ter./ha
Poldersloten achterhaven	0,22 ter./ha
<hr/>	
Gemiddelde	0,86 ter./ha
95%-waarschijnlijkheidsgrenzen	+/- 0,45 ter./ha

Figuur 20 : Maximum aantal territoria per km waterloop.

Figure 20 : Maximum of number of territories per km.

Vervolgens wordt ook kort ingegaan op de hieraan verbonden ecologische aspecten, of met andere woorden, het hoe en waarom van deze kolonisatie. Tenslotte wordt nagegaan wat de toekomstperspectieven zijn voor de Blauwborst in onze regio. Beide laatste onderwerpen steunen evenwel niet volledig meer op de resultaten van dit onderzoek, en dienen dus in hoofdzaak te worden opgevat als suggesties voor verder onderzoek.

Een kolonisatie kan worden gedefinieerd als het ruimtelijk proces waarbij een soort zich buiten reeds bezet gebied vestigt. In tegenstelling tot een invasie gaat het daarbij om verplaatsingen over eerder korte geografische afstanden, al is het onderscheid tussen beide soms moeilijk te maken.

In het kolonisatieproces kan men een drietal afzonderlijke componenten onderscheiden: (1) het ruimtelijk bewegingsproces, d.w.z. de vestiging in nog onbezet gebied door overloop of diffusie vanuit een reeds bezet, overbevolkt gebied, (2) het groeiproces van de lokale, nieuw gevestigde populaties, en (3) de ruimtelijke verzadiging van het nieuwe bezette gebied (naar Hengeveld 1993). Er zijn helaas geen rechtstreekse indicaties, zoals ringgegevens, die zouden kunnen aantonen uit welk gebied de nieuwe Blauwborsten-populatie in de Zwinstreek oorspronkelijk afkomstig is. Maar het verloop van de kolonisatie zelf biedt in dit opzicht wel enige onrechtstreekse informatie.

Gebied	Dichtheid (ter/km ²)	Biotoop	Bron
Deelgebied Hoeke	7,4	Kreken en kleiputten	Dit onderzoek
Deelgebied Zwin	7,3	Kreken, kleiputten, akkers	Dit onderzoek
Deelgebied Zeebrugge	5,1	Kleiputten, OT's, en polders	Dit onderzoek
Bezette opp. in de Zwinstreek	1,6		Dit onderzoek
Topografische kaart 5/5-6	1		Dit onderzoek
Drenthe (Nederland)	0,2-0,4	Sloten en veengebieden	Van Dijk & van Os, 1982
Ostfriesland (Duitsland)	0,75-2,5	Foldersloten	Rettig 1974
Demervallei (België)	1	Riviervallei	Peeters 1979
Brandenburg (Duitsland)	1,3-2,7		Dittberner en Dittberner 1979
Mecklenburg (Duitsland)	6,2-6,8	Meer	Klafs en Stübs 1977
Kilpisjärvi (Finland)	10	O.a. berkemoerassen	Järvinen en Pryl 1980

Figuur 21 : Aantal territoria per km² totale oppervlakte.

Figure 21 : *Densities of Bluethroat territories in different areas and habitat types: an overview.*

In het ruimtelijk bewegingsproces kan men immers twee strategieën onderscheiden: (1) door overloop vanuit een overbevolkt gebied of (2) door een grootschalig diffusieproces.

Zo zijn er voor het mechanisme van de overloop enkele goede argumenten aan te voeren. We weten dat de populatie van de Blauwborst in de Biesbosch omstreeks 1987 opgelopen was tot circa 2000 paren, met dichtheden die plaatselijk oplopen tot drie territoria per ha. Samen met een afname aan geschikt broedbiotoop, zorgt dit er blijkbaar voor een overproductie. De hieruit voortvloeiende overloop zou op haar beurt bijdragen tot de kolonisatie en verdere uitbreiding van andere gebieden (Meijer 1991). Indien de populatie in de Zwinstreek effectief van dit mechanisme afhankelijk is, dan houdt dit het risico in dat een verdergaande afname van de aantallen in de Biesbosch tegelijk een ineenstorting van deze afhankelijke populaties teweegbrengt. Het zou dus wel interessant zijn om te weten te komen of de Blauwborst-populatie in onze regio al dan niet "self-supporting" is.

Een mogelijk argument voor het optreden van een overloop-mechanisme lijkt het feit dat in beide gebieden groeipieken vastgesteld werden, die zich (nagenoeg) gelijktijdig voordeden: o.a. in 1980, '84-'85 & '87 in de Zwinstreek tegenover 1978-'80, 1985 en '87 in de Biesbosch. Zo zou een uitzonderlijk goed broedseizoen in 1986 in de Biesbosch voor een surplus kunnen zorgen, dat het volgende jaar in theorie zowel een toename in de Biesbosch als in de Zwinstreek of nog andere gebieden zou kunnen veroorzaken. Een dergelijk samenvallen van het aantalsverloop in verschillende gebieden kan echter evengoed in verband gebracht worden met variabelen die over grote geografische gebieden van kracht kunnen zijn, zoals de jaarlijks wisselende weersomstandigheden.

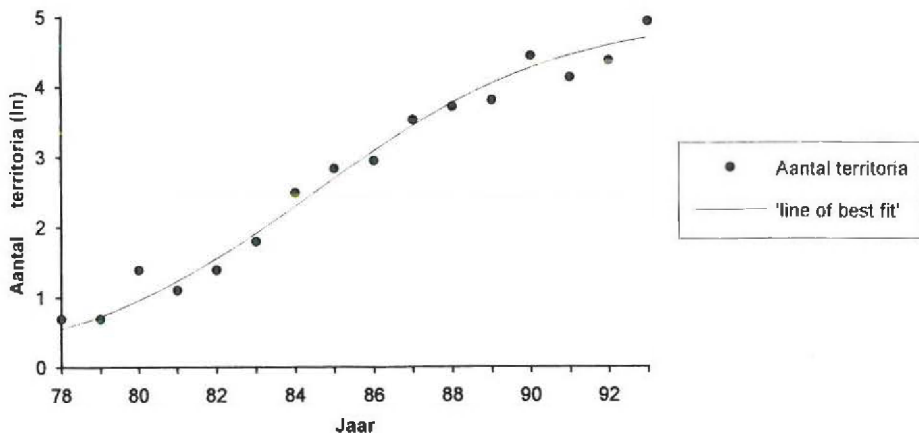
Een tweede mogelijk argument voor het bestaan van een dergelijke overloop, wordt gevormd door de in ons onderzoeksgebied vastgestelde "groeipieken" en "verspreidingsgolven". Dit lijkt tevens een aanlokkelijke verklaring voor het grootte-verschil, zowel in gemiddelde groei als in groeipieken, tussen de Biesbosch (resp. 15%/jaar & maximaal 30%) en de Zwinstreek (resp. 32,6% en tot 100%). Indien we het "surplus" van de groeipieken in ons onderzoeksgebied aan overloop toeschrijven komen we immers eveneens op een gemiddelde groei van 17% per jaar (berekend uit decompositie van de trend). Daartegenover staat echter ten eerste dat de groeipieken niet significant afwijken van de gemiddelde aangroei (u -toets; boogsinus-datatransformatie; 1980 & 1984: $u = 1,46 - P = 0,07$; 1987: $u = 0,95 - P = 0,17$; 1990: $u = 1,14 - P = 0,13$; 1993: $u = 0,85 - P = 0,19$). Ten tweede kunnen de hogere aangroepercentages in onze regio ook te maken hebben met het verschillende evolutie-stadium: de populatie in de Zwinstreek was en is nog in volle expansie, deze in de Biesbosch heeft blijkbaar haar verzadigingspunt bereikt. Daarbij werd ook daar in de periode 1977 - '81 een gemiddelde groei van circa 30% per jaar genoteerd (Meijer 1991). Ten derde zijn dergelijk hoge groeipercentages niet echt uitzonderlijk: uit tellingen in de Zwinbosjes blijkt dat bijvoorbeeld de expansie van een soort zoals de Zwartkop (*Sylvia atricapilla*), het herstel van de Winterkoning-populatie (*Troglodytes troglodytes*) na een strenge winter, of de kolonisatie van de Goudvink (*Pyrrhula pyrrhula*) eveneens een gelijkwaardige exponentiële aangroei kunnen vertonen (eigen gegevens).

Uiteindelijk zijn het natuurlijk de aantalsregulerende factoren, zoals broedsucces en sterfte, die een hoofdrol spelen in het optreden van de jaarlijkse fluctuaties. Omtrent het broedsucces werden echter pas vanaf 1989/'90, slechts in enkele gebieden, een aantal waarnemingen verzameld. Voorlopig is het aantal gegevens helaas ontoereikend om tot zinvolle conclusies te komen. Over factoren zoals sterfte, of het eventueel bestaan van een vlottende, niet-broedende populatie, zijn zelfs helemaal geen gegevens voorhanden, zodat een afdoende verklaring voor deze groeipieken en schommelingen, althans voorlopig, uitgesloten is.

Anderzijds vertoont de jaarlijkse toename aan bezette oppervlakte in de Zwinstreek een rechtlijnig verband met de tijd (zie Figuur 15). Dit gegeven pleit voor het bestaan van een regelmatig diffusieproces (Hengeveld 1993). In dit geval

lijkt het eerder waarschijnlijk dat we de herkomst van onze Blauwborst-populatie, althans in aanzet, in de meer nabije broedpopulaties van het krekengebied van West-Zeeuws-Vlaanderen en Noord-Oost-Vlaanderen moeten situeren. Ook de relatief langzame, olievlekachtige uitbreiding van het verspreidingsgebied (zie onder "Verspreiding") in de Zwinstreek leunt veeleer aan bij zo'n diffusieproces, dan bij het snelle en fluctuerende karakter van het overloop-mechanisme.

Met dit laatste zijn we inmiddels bij de tweede component van het kolonisatieproces aanbeland: de evolutie van aantallen, verspreiding en biotoopkeuze in de Zwinstreek zelf. Vooreerst beschouwen we opnieuw even de aantalsontwikkeling getekend in Figuur 11.



Figuur 22 : Aantalsontwikkeling van de Blauwborst-populatie in de Zwinstreek: het verband tussen de natuurlijke logaritme van het aantal territoria en de tijd vertoont een S-curve als best passende lijn: $y = 1 / [0,2 + [2,2 * e^{-0,32 * x}]]$. Hierin kunnen de drie fasen van het kolonisatieproces onderscheiden worden: (1) een beginfase (1978-'83) met een gemiddelde groei van ca. 25 % per jaar, (2) een exponentiële groeifase (1983-'90: gemiddelde toename ca. 46 % per jaar), en (3) een aanzet tot stabilisatie (1990-'93: gemiddeld ca. 18 % per jaar).

Figure 22 : Evolution of the Bluethroat population in the Zwin area. The relationship between the number of territories (logarithmic scale) and time is showing an S-curve. The colonisation process can be divided in three different periods: (1) the beginning (1978-1983) with a mean growth of 25 % per year, (2) an exponential growth period (1983-1990, mean growth of 46 % per year) and (3) a period where numbers are stabilizing (1990-1993, 18 % per year)

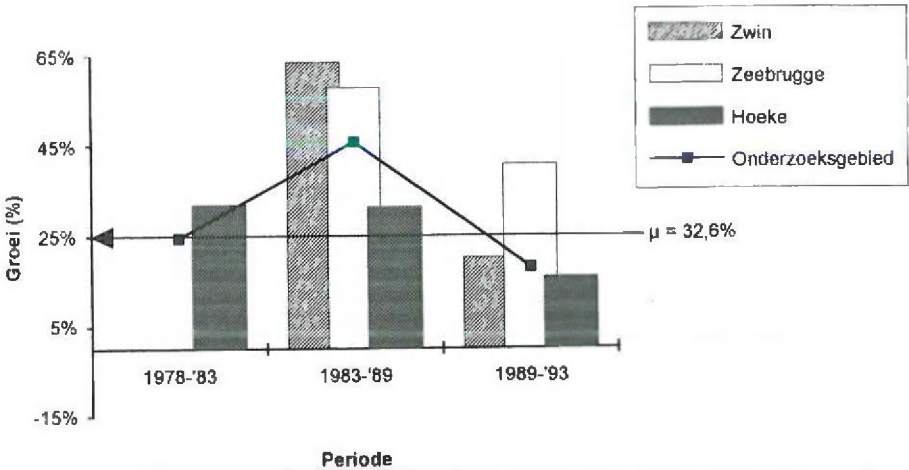
Alhoewel hier een rechtlijnig verband vastgesteld werd, valt toch op dat de waargenomen aantallen zich niet regelmatig aan weerszijden van de lineaire regressielijn bevinden: in de periode 1983 - '90 bevinden alle punten zich boven de regressielijn terwijl de meeste punten zich in de periode 1978 - '83 en '91 - '93 onder deze lijn situeren. Dit wijst erop dat het verband, ondanks de logaritmische transformatie, niet zuiver rechtlijnig is. De "best passende lijn" blijkt dan ook een zogenaamde sigmoïdale of S-curve (logistische functie: $y = 1 / [0,2 + [2,2 \cdot e^{-0,32 \cdot x}]]$) (*6) te zijn (Figuur 22). Een dergelijke groei-curve is overigens uitermate typerend voor het verloop van een kolonisatieproces (Nys 1984). Hierbij kan men in theorie drie verschillende fasen onderscheiden: (1) een beginfase met een periode van langzame groei, waarbij het nieuwe milieu geleidelijk ingenomen wordt, (2) een logaritmische fase die door een exponentiële groei gekenmerkt wordt, en (3) een eindfase rond de evenwichtstoestand "K": de draagkracht ("carrying capacity") van het gekoloniseerde gebied. Dit verloop geeft vanzelfsprekend een geïdealiseerde toestand weer, die door natuurlijke populaties slechts ten dele benaderd wordt. (Nys 1984).

Niettemin kunnen we deze drie fasen vrij duidelijk onderscheiden in de evolutie van het aantal territoria (Figuur 22). De periode 1978 - '83 kunnen we als de beginfase beschouwen. De gemiddelde jaarlijkse groei bedraagt 24,6%, en valt dus iets lager uit dan het gemiddelde voor de gehele onderzoeksperiode (32,6%). Tijdens de logaritmische groeifase, die ongeveer samenvalt met de periode 1983 - '90, loopt de gemiddelde jaarlijkse groei op tot 45,8%. Omstreeks 1990 lijkt stilaan een stabilisatie op te treden, maar om dit met zekerheid te kunnen vaststellen, zou de verdere evolutie eigenlijk nog een aantal jaren moeten gevolgd worden. In elk geval bedraagt de gemiddelde groei voor deze laatste periode slechts 18% per jaar. Figuur 23 toont naast de gemiddelde groei voor het totale aantal territoria tevens de evolutie per deelgebied. In het deelgebied te Hoeke verloopt de groei opvallend gelijkmatig. De deelpopulatie van Zeebrugge vertoont zowel de typisch langzame begin- (die hier echter niet te becijferen valt) als de snelle exponentiële groeifase. Gezien de recente evolutie, met de snelle uitbreiding langsheen de poldersloten, is hier evenwel nog geen sprake van een evenwichtsfase. In de omgeving van het Zwin tenslotte, is er nauwelijks sprake van een aarzelend begin. In de periode 1990 - '93 is het groeicijfer dan wel opnieuw gedaald, maar ook hier is, de ontwikkelingen in '93 in aanmerking genomen, een nieuwe groeifase niet uitgesloten.

Om de evolutie van zowel het aantal territoria als van de verspreiding met elkaar te vergelijken werd voor beide het jaarlijkse groeicijfer (r) berekend. Voor de verspreiding werd in dit geval uitgegaan van de natuurlijke logaritme van het aantal bezette kilometerhokken, voor de aantalsontwikkeling van de natuurlijke logaritme van het totale aantal territoria. Hierbij is het groeicijfer r_N (resp. r_G) de verhouding tussen het aantal territoria (resp. gebied = aantal kilometerhokken) in een bepaald teljaar i ten opzichte het aantal territoria (gebied in km-hokken) in het voorgaande teljaar

i-1: $r_N = \ln(N_i) / \ln(N_{i-1})$ en $r_G = \ln(G_i) / \ln(G_{i-1})$ (*7).

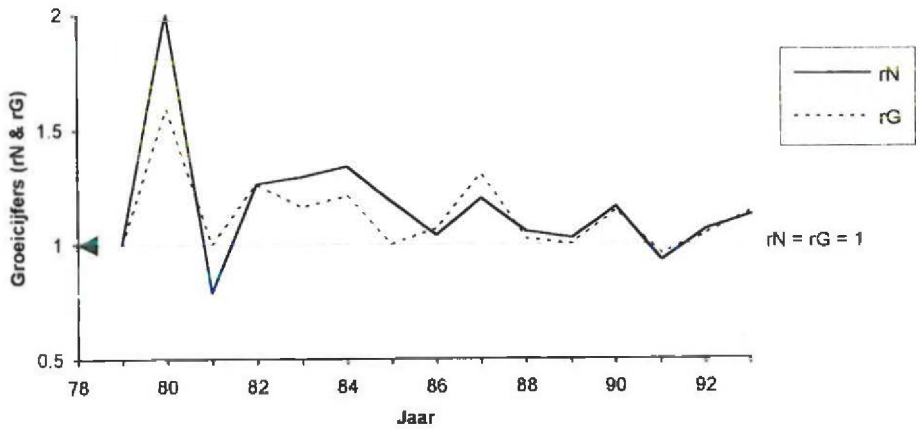
De verhouding tussen beide grootheden drukt de ruimtelijke verzadiging (v) uit: $v = r_N / r_G$. Figuur 24 (a & b) toont het verloop van beide groeicijfers en van de ruimtelijke verzadiging.



Figuur 23 : De gemiddelde populatie-aangroei (y-as) gedurende de drie onderscheiden fasen van het kolonisatieproces (x-as) in het onderzoeksgebied (polygoon) en in de drie afzonderlijke deelpopulaties (histogram). De pijl duidt de gemiddelde populatie-aangroei voor het gehele onderzoeksgebied gedurende de volledige kolonisatieperiode aan (32,6%).

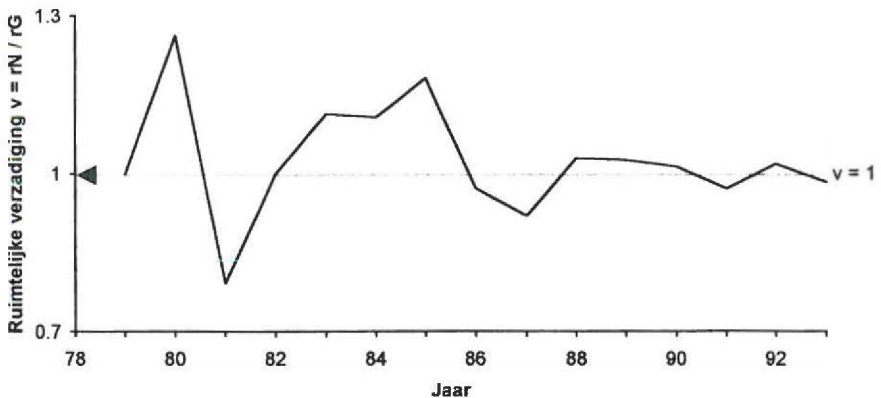
Figure 23 : The mean population growth (Y-axis) during three different periods of the colonisation proces (X-axis) in the whole study area (line curve), and in three different sub areas (histogram). The arrow indicates the mean population growth for the whole study area and during the entire colonisation period (32.6 %).

Zowel voor beide groeicijfers als voor de ruimtelijke verzadiging v geldt dat er voor waarden > 1 sprake is van groei en voor waarden < 1 van afname. Indien r_N , r_G , of $v = 1$ is er sprake van verzadiging zonder groei. In de periode 1978 - '82 vertonen beide groeicijfers duidelijke fluctuaties die kenmerkend waren voor het wisselend karakter van de beginfase. Vanaf 1982 tot '88 is er de meer constante groei van het aantal territoria, waarbij de mate van aangroei een licht dalende trend vertoont. Een toename van het aantal bezette kilometerhokken vindt vooral in 1984 en '87 plaats. Doordat beide groeicijfers niet gelijk opgaand zijn, vertoont ook de verhouding (v) tussen beide enkele opvallende schommelingen. Hierbij is v doorgaans > 1 , behalve wanneer de gebiedsuitbreiding op het voorplan treedt (1987) of indien er sprake is van een afname van de aantallen (1981).



Figuur 24a : Het groeicijfer voor het aantal territoria ($r_N = \ln(N_t)/\ln(N_{t-1})$) en voor het aantal bezette kilometerhokken als eenheid van gekoloniseerd gebied ($r_G = \ln(G_t)/\ln(G_{t-1})$) van de Blauwborst *Luscinia svecica cyaneola* in de Zwinstreek. Beide nemen geleidelijk af naar verzadiging zonder groei ($r_N = 1$ & $r_G = 1$).

Figure 24a : The growth figure for the number of Bluethroat territories and the number of colonized km squares.



Figuur 24b : De verhouding tussen beide grootheden ($v = r_N/r_G$) vormt een maat voor de ruimtelijke verzadiging. Ook v neemt af naar een verzadiging zonder groei ($v = 1$).

Figure 24b : The relationship between the growth figure for the number of territories and the growth figure for the number of colonised km squares, as a measure for spatial saturation.

Reeds vanaf 1988 evolueert deze verhouding in toenemende mate naar ruimtelijke verzadiging ($v = 1$), ook al omdat verdere aangroei van het aantal territoria en de gebiedsuitbreiding (beide in 1990 en '93) nu parallel verlopen.

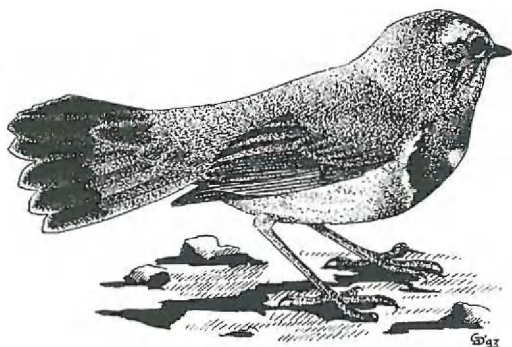
Op basis van alle beschikbare gegevens kunnen we hier besluiten met een globaal overzicht van het kolonisatieproces.

De beginfase (1978 - '83) vertoont een eerder langzame evolutie met wisselend karakter. De eerste territoria situeren zich in kleiput-gebieden te Hoeke en, kort daarop, bij Zeebrugge. Pas in 1983 wordt in beide deelgebieden nog een nieuw biotoop (opgespoten terrein en kreek) ingenomen. Het aantal territoria blijft beperkt tot 1 à 2 per gebied. In 1984 komt, samen met de kolonisatie van een kreek nabij het Zwin, alles in een stroomversnelling terecht. De periode 1984 - '89 wordt dan ook gekenmerkt door een snelle groei van het aantal territoria. Deze evolutie verloopt eerder gelijkmatig in de omgeving van Hoeke, maar meer sprongsgewijs (1984 & '87) in de twee overige deelgebieden. In eerste instantie blijft deze groei vrijwel uitsluitend beperkt tot de reeds gekoloniseerde voorkeursbiotopen, hetgeen hier in een gestage toename van de dichtheden resulteert. Pas bij de forse aantalstoename in 1987 wordt ook een verdere gebiedsuitbreiding waargenomen. Hierbij worden ook enkele nieuwe biotopen, waaronder kleine kreekgebieden en poldersloten, definitief ingenomen. 1988 en '89 worden vervolgens opnieuw gekenmerkt door een verdere toename van de dichtheden, die zich overwegend in de voorkeursbiotopen voordoet.

Ondanks een eerder merkwaardige afname van het aantal territoria in 1991 neemt het aantal Blauwborsten in de periode 1990 - '93 nog duidelijk toe. De globaal dalende groeitrend is nu evenwel een vaststaand feit geworden. Een stabilisatie van de aantallen tekent zich vooral af in de eerstekeusbiotopen: zowel in de kleiputten, opgespoten terreinen, als grote krekten werd geen noemenswaardige verhoging van de dichtheden meer genoteerd. Het aantal territoria in de kleinere, meer recent gekoloniseerde krekten, neemt wel verder toe, maar ook hier hebben de dichtheden vermoedelijk hun maximale waarde bereikt. In scherpe tegenstelling hiermee neemt het aantal broedparen op indrukwekkende wijze toe langsheen de diverse types sloten: dit zowel in weilandgebieden, langs bermen, als in open akkerland. Gezien de aard van dit biotooptype vertaalt zich dit opnieuw niet in een stijging van de dichtheden, maar veeleer in een toename van de bezette oppervlakte.

Zowel in 1990 - '93, als bij vorige gelegenheden vertonen deze gebiedsuitbreidingen een patroon van geleidelijke diffusie rondom de oorspronkelijke kolonisatiehaarden. Dit geografisch geconcentreerd verspreidingspatroon uit zich tevens op grotere schaal. Enerzijds sluit de populatie van het onderzoeksgebied nauw aan bij deze in West-Zeeuws-Vlaanderen. Ze kan zelfs beschouwd worden als een verdere uitbreiding van deze laatste. Binnen beide populaties laat dit geaggregeerd voorkomen zich gemakkelijk verklaren uit de ligging van de geschikte biotopen. Maar anderzijds blijft de Blauwborst een grote afwezige in enkele andere dichtbijgelegen, geschikt

lijkende gebieden, zoals de stadswallen te Damme en de Eendekooi bij Wenduine. De enige mij bekende gegevens, die op een mogelijke verdere westwaartse uitbreiding wijzen, zijn de occasionele broedgevallen in of bij de Fonteintjes te Zeebrugge in 1984, '90, '91 en '93, en de recente meldingen uit de Uitkerkse Polder in 1991 en '93 (mond. med. D. Content & M. Peeters). Ook in de krekken en kleiputten nabij Oostende werden ten tijde van het broedvogelonderzoek enige Blauwborst-territoria gemeld: zowel toen als nu zou het voorkomen er tot hooguit enkele territoria beperkt zijn (mond. med. P. Lingier). Dit eerder zeldzame voorkomen staat in schril contrast met de expansief toenemende populatie binnen de Zwinstreek, die bij wijze van spreken, omzeggens uit haar voegen barst. Tot slot kan hierbij nog worden opgemerkt dat dit geclusterd verspreidingspatroon ook op het niveau van het areaal tot uiting komt: het voorkomen is overwegend beperkt tot een aantal concentratiegebieden waar de soort algemeen voorkomt, terwijl ze elders uitgesproken zeldzaam is.



Opvallende wijzigingen in aantallen en/of verspreiding, zowel in positieve als in negatieve zin, komen natuurlijk wel bij meer vogelsoorten voor. Hiervan zijn ook in onze regio enkele actuele voorbeelden. Naast de reeds eerder vermelde evolutie van Zwartkop en Goudvink, genieten we bijvoorbeeld het voorrecht om het kolonisatieproces van soorten zoals de Kuifeend *Aythya fuligula* (Devos, 1992) en Bosuil *Strix aluco*, of de (her-)kolonisatie van de regio door diverse dagroofvogelsoorten van dichtbij te kunnen meemaken. Het opvolgen van deze ontwikkelingen is een boeiende en interessante bezigheid en bovendien, voor de meesten onder ons, een gemakkelijk haalbare kaart. Het zoeken naar een verklaring voor deze veranderingen in voorkomen en verspreiding is daarentegen een ander paar mouwen.

In Nederland gaat men er tot op zekere hoogte van uit dat het plotse ontstaan van grote oppervlakten geschikt biotoop in de Biesbosch en in Flevoland het startsein waren voor een ongebreidelde aantalsontwikkeling. De toename of (her)kolonisatie van andere gebieden dient dan in hoofdzaak als de overloop, ten gevolge van een overproductie in deze bolwerken, te worden beschouwd. Gezien de recente, eerder ongunstige evolutie in de Biesbosch (Meijer 1991), zouden de Blauwborsten in dat geval wel eens sneller uit onze regio kunnen verdwijnen dan ze gekomen zijn.

Het is evenwel niet uitgesloten dat de toename van de Blauwborst-populatie in West-Europa door, een of meerdere, andere factoren op gang gebracht is. Zo wordt het klimaat nogal eens aangewezen als een variabele die tot belangrijke wijzigingen in aantallen en verspreiding van een soort kan leiden. Hierbij kan opgemerkt worden dat het sterk geaggregeerde verspreidingspatroon van de Blauwborst in West- en Zuid-Europa goed beantwoordt aan het beeld van een, mogelijk klimaatsafhankelijke, relictpopulatie (zie ook Cramp 1988). Een andere factor die in grote delen van het verspreidingsgebied een belangrijke rol zou kunnen spelen is de verdergaande eutrofiëring. Deze kan, afhankelijk van de plaatselijke omstandigheden, ondermeer een verruiging van de vegetatie en een verhoging van de voedselrijkdom teweegbrengen. Tenslotte kan men zich voorstellen dat ook aanpassingen in voedsel- en/of habitatkeuze van de Blauwborst zelf of gewijzigde omstandigheden in het oorspronkelijke broedgebied of overwinteringsgebied een wezenlijke rol in deze evolutie spelen. Het gemeenschappelijk kenmerk van al deze factoren is dat ze gelijktijdig gelden voor grote delen van het verspreidingsgebied. Bijgevolg kunnen ook deze variabelen een verklaring vormen voor de nagenoeg parallele populatiegroei in de verschillende gebieden. Hierbij kan het vrijkomen van grote oppervlakten geschikt broedbiotoop medio de jaren zeventig in de Biesbosch en in Flevoland als een gelukkige samenloop van omstandigheden beschouwd worden, waarbij het exponentiële groeiproces vlugger en zonder onmiddellijk limiterende factoren op gang kon komen. Dit zou daarenboven betekenen dat de recente aantalsontwikkeling van de populatie van de Zwinstreek (annex West-Zeeuws-Vlaanderen) zich zo niet volledig, dan toch grotendeels, op eigen kracht heeft voorgedaan. In dit geval zou de verwachte (?) scherpe daling van de aantallen in de Biesbosch alvast niet tot een ineenstorting van de Blauwborst-populatie in onze regio mogen leiden. Hopelijk bewijzen de komende jaren dat deze veronderstelling niet op "wishful thinking" berust.

DANKWOORD

Peter Lust was degene die in de beginjaren het meeste aandacht aan het wel en wee van de Blauwborst besteedde. Zijn regelmatige tellingen, vooral in de Kleiputten te Heist, vormen een belangrijk onderdeel van de hier verzamelde gegevens. Ook toen de situatie me in '90 wat boven het hoofd dreigde te groeien werd hij opnieuw bereid gevonden om meerde-

re laatavondtellingen uit te voeren. Ook Bart Vandepitte, Dirk Vantorre en Lode Gillis wens ik te danken voor hun bijdrage in deze tellingen. Van (helaas wijlen) Thierry Deschuyter bekwam ik waardevolle gegevens voor de Achterhaven van Zeebrugge en het Dievegat te Knokke. Daarnaast was er een goede samenwerking met Thierry inzake het lokaliseren van de nesten van de Blauwborst in de kleiputten te Heist in 1990.

	'78	'79	'80	'81	'82	'83	'84	'85	'86	'87	'88	'89	'90	'91	'92	'93
Sint-Donaas	1	1	1	1	1	1	*1	4	*3	4	2	3	5	4	5	7
Steenbakkerij Hoeke		*1	1	1	1	2	2	3	*3	6	8	7	9	8	8	12
Blauwe Sluis-kreek						1	1	1	*1	3	5	6	8	4	6	9
Kreken Lapscheure										1	*1	1	2	*1	*2	2
Lapscheurse Gat													1	1	2	5
Hoekevaart													1	1	1	3
Zwarte Sluis													1	1	1	2
Folders Hoeke															1	2
Hoeke	1	2	2	2	2	4	4	8	7	14	16	17	27	20	26	42
Dievegatkreek							1	*2	2	4	5	7	10	6	8	10
Oude Vrede										1	2	3	6	4	5	7
Kreek Da Costa													1	1	2	5
Zwinpolders													1	1	2	10
Nieuwe Vrede														1	1	1
Zwinbosjes	1				1				1				1			
Zwin	1	0	0	0	1	0	1	2	3	5	7	10	19	13	18	33
Kleiputten Heist			2	1	1		1	2	3	3	4	6	17	14	15	17
Achterhaven						*2	*5	*5	*6	11	12	10	13	*10	*14	34
Eendekooi Lissewege										1	1	1	2	1	2	4
Haagje te Heist											1	1	3	*2	*2	4
Kanalen													2	*1	*2	2
Zeebrugge	0	0	2	1	1	2	6	7	9	15	18	18	37	28	35	61
Kleiputten Dujardin																1
Fonteintjes							*1						1	*1		1
TOTAAL	2	2	4	3	4	6	12	17	19	34	41	45	84	62	79	138
TOT.+relatieve fout	2	2	4	3	4	7	14	19	23	36	43	46	87	68	87	142

Figuur 25 : Aantal territoria van de Blauwborst *Luscinia svecica cyanecula* per jaar en per gebied. Gegevens die op het principe van de turfmethode berusten werden aangeduid met een *.

Figure 25 : Yearly number of Bluethroat territories in each site.

Eveneens in de Achterhaven zorgden Frank De Scheemaeker en Willy Dias dankzij hun inventarisaties voor waardevolle gegevens in de periode 1991-'92. Verder werden nog waarnemingen verwerkt van Dirk Content (Fonteintjes) en Robrecht Pillen (Flettersdam te Lapscheure). Zoals reeds aangehaald werden ook gegevens geput uit de jaarboeken en het databestand van regio Brugge. Vanwege hun niet-systematische karakter leenden

deze gegevens zich echter uitsluitend voor de turfmethode. Hierbij werden, afgezien van de reeds vermelde personen, ook nog waarnemingen aangewend van Anselin A., Beidts F., Blondeel D., Borghlevens H., Bultinck P., Burggraeve G., D'hoore P., De Buck J., De Cat L., De Coninck B., De Cuyper P., De Putter G., De Ruwe F., Declercq L., Defoort T., Deloof I., Devroye P., Endriatis N., Everaerdt E., Huisseune D., Leroy M., Maeckelbergh J. & H., Maertens L., Orbie G., Peeters M., Seys J., Sys M., Van Gompel J., Vanpraet J., van Rie L., Van Torre G., Vanhee F., Verroken L. & D., Victor A. en Willemyns F.

En "last but not least" nog een bijzonder woord van dank aan F. Descheemaeker: zonder zijn logistieke steun bij het verzamelen en verwerken van de waarnemingen, waren deze gegevens nog jaren (of langer) tot een verborgen bestaan in notaboeken gedoemd geweest.

SAMENVATTING

Vóór 1978 was de Witgesterde Blauwborst *Luscinia svecica cyaneola* slechts een incidentele broedvogel in de Zwinstreek. Sindsdien werd jaarlijks een toenemend aantal broedgevallen vastgesteld. Vanaf 1978 tot '93 werden vrijwel alle gebieden binnen de Zwinstreek (Figuur 1) jaarlijks op Blauwborsten geïnventariseerd. Dit gebeurde volgens de methode van de territoriumkartering (Hustings et al. 1985, Bibby et al. 1992) Voor de beginperiode moest daarnaast ook een beroep gedaan worden op losse waarnemingen, die geïnterpreteerd werden op basis van de turfmethode.

De trefkans bedroeg gemiddeld 49 +/- 2% (*2), wat zeer nauw aansluit bij reeds gepubliceerde gegevens (Hustings et al. 1985, Meijer et al. 1989). In de loop van het broedseizoen was de trefkans het hoogst in de periode eind maart - eind april en opnieuw in juni, wat overeenstemt met het eerste en tweede broedsel (Figuur 2). In deze optimale periode bedroeg de trefkans gemiddeld 61 +/- 3% (*2). De interpretatiecriteria, berekend op basis van dit onderzoek, stemmen volkomen overeen met de aanbevelingen van Hustings et al. (1985). Tijdens ochtendtellingen bleef de trefkans nagenoeg gelijk aan het gemiddelde, voor laatavondtellingen lag ze significant hoger (71%), voor namiddag- en vooravondtellingen significant lager (10%) (Figuur 4). Om 90% van alle territoria minstens éénmaal te registreren zijn bij algemene inventarisaties minstens vier ochtendtellingen in de gehele geldige periode noodzakelijk. Bij gerichte inventarisatie van de Blauwborst kan men volstaan met drie tellingen (of minstens twee avondtellingen) in de optimale periode (Figuren 5 en 6).

Een overzicht van alle geregistreerde territoria wordt gegeven in Figuur 25: de populatie nam toe van 2 territoria in 1978 tot liefst 138 in 1993 (Figuur 9b: "J-curve"). Zowel de berekening van de foutenmarge als het verloop van de kettingindex (enkel op basis van territoriumkarteringsgegevens) wijzen op een verwaarloosbaar kleine telfout (Figuur 8). De gemiddelde jaarlijkse groei bedraagt 32,6%. Uitschieters van 75%-100% werden vastgesteld in 1980, '84-'85, '87, '90 & '93. Deze groeipieken wijken echter niet significant af van het gemiddelde. Op logaritmische schaal is de aantalsontwikkeling bovendien significant rechtlijnig (Figuren 9 en 10). Het driejaarlijks voortschrijdend gemiddelde van de groei toont wel een significant dalende trend sinds 1985 (Figuur 12). Een stabilisatie van de populatie op korte termijn lijkt dus waarschijnlijk.

In eerste instantie werden in elk deelgebied één tot twee gebieden gekoloniseerd. Dit gebeurde achtereenvolgens in de omgeving van Hoeke (1978), Zeebrugge (1980) en tenslotte nabij het Zwin (1984). Vanuit deze kolonisatiehaarden vond een uitbreiding met olievlékachtig karakter plaats (Figuur 14). Hierbij wisselden periodes waarin enkel de lokale dichtheden

toenamen, zich af met "uitbreidingsgolven". Deze laatste vielen doorgaans samen met de eerder vastgestelde groeipeken. Afgezien van enkele occasionele broedgevallen in duingebieden, had elke vestiging een blijvend karakter. De gebiedsuitbreiding verliep exponentieel (J-curve). Het verband (als V van de oppervlakte of als logaritme van het aantal bezette gebieden / kilometerhokken) met de tijd is significant rechtlijnig (Figuur 15), wat op een regelmatig diffusie-proces duidt.

Aanvankelijk werden enkel de "voorkeurbiotopen" ingenomen: eerst kleiputten, vervolgens ook brede kreken en opgespoten terreinen. Deze hadden als gemeenschappelijke kenmerken: een relatief uitgestrekte vegetatie met (overjarig) Riet en opslag van vochtige ruigte, afgewisseld met halfopen vochtige pioniervegetaties, een eerder lage waterstand en een open slibrijke bodem. De meeste gebieden ondergingen de laatste decennia ook een sterke eutrofiëring. De aanwezigheid van struikopslag leek daarentegen niet echt noodzakelijk. Pas in de periode 1984 - '89 werden daarnaast ook enkele minder geschikt lijkende kreken en poldersloten bezet. Vanaf '90 echter, werden in verhouding steeds meer Blauwborsten aangetroffen langs diverse types sloten, zowel langs bermen, als in wei- of open akkerland. In dit biotoop werden anno 1993 reeds 35% van alle territoria aangetroffen (Figuren 15 en 16).

In een gebied dat zowel kleiputten als sloten omvat, werden voldoende tellingen uitgevoerd om de oppervlakte van de zangterritoria ($n = 54$) te bepalen. De gemiddelde oppervlakte bedroeg er $0,43 \pm 0,05$ (⁹²) ha. Dit gemiddelde bleef constant bij toenemende dichtheden en verschilde niet significant voor beide biotooptypes. De maximale diameter van het zangterritorium bedroeg gemiddelde 101 ± 12 (⁹²) m ($Me = 90$). Hierbij was de mediaan van de territoria langsheen de sloten wel significant groter t.o.v. de rietvelden. Tot slot werden langsheen de drainagesloten in het open akkerlandschap te Knokke toch enkele beduidend grotere territoria (>2 ha) genoteerd.

Figuur 18 geeft een overzicht van de dichtheden per gebied (homogeen biotoop). De maximale dichtheid bedroeg gemiddeld $,97 \pm 0,4$ (⁹²) territoria/ha. De minimale dichtheid, berekend met een correctiefactor voor lijnvormige biotopen, bedroeg $0,35 \pm 0,11$ (⁹²) ter./ha. Deze was significant hoger in kleiputten en kreken dan langs sloten. Berekend per afstandseenheid (Figuur 20), werd dit verschil tussen kreken en sloten opnieuw bevestigd. Tenslotte bleek de gemiddelde dichtheid in de voorkeurbiotopen (bezet in de periode 1978-'84) eveneens significant hoger dan in de "tweede- en derde-rangsbiotopen". De Figuren 17a en 17b tonen in dit verband de jaarlijkse evolutie van de gemiddelde dichtheid. De dichtheden per deelgebied, totale bezette gebied, en gehele onderzoeksgebied worden vermeld in Figuur 21.

In de discussie worden deze resultaten samengevoegd onder de gemeenschappelijke noemer van het kolonisatieproces. In een eerste stap wordt nagegaan in welke mate de Blauwborstpopulatie in de Zwinstreek afhankelijk is van overloop vanuit overbezette gebieden (bv. Biesbosch), of van een geleidelijk diffusieproces. De groeipeken en verspreidingsgolven vormen een onrechtstreeks argument voor de overloop, maar wijken anderzijds niet significant af van het gemiddelde. Het parallelle verloop van de uitschieters in beide populaties, kan bovendien wijzen op de invloed van een gemeenschappelijke variabele (zoals bv. weersomstandigheden). Het significant rechtlijnig verband tussen de bezette oppervlakte en de tijd pleit, samen met het uitbreidingspatroon, veeleer voor een regelmatig diffusie. In dit geval kan de populatie in de Zwinstreek beschouwd worden als een uitbreiding van de aangrenzende populatie in West Zeeuws-Vlaanderen/Noord-Vlaanderen.

Figuur 22 toont de "best passende lijn" voor de evolutie van het aantal territoria. Deze S-curve, typisch voor het verloop van een kolonisatie, toont de drie verschillende groeifasen. In de beginfase bedraagt de groei gemiddeld 25%. Dit gemiddelde loopt op tot 46% tijdens de exponentiële groeifase, terwijl de derde fase met slechts 18% op een beginnende stabili-

satie wijst. Deze evolutie verloopt wel verschillend per deelgebied (Figuur 23). Ook uit de berekening van de verhouding tussen de groei cijfers voor het aantal territoria en voor de bezette kilometerhokken blijkt een toenemende mate van ruimtelijke verzadiging (Figuur 24).

Tot slot worden enkele mogelijke oorzaken voor de kolonisatie kort besproken. Indien het vrijkomen van grote oppervlakten geschikt biotoop in de Biesbosch en Flevoland (Ned.) en de hieruit voortvloeiende vorming van een indrukwekkende populatie hiervoor aan de basis lagen, lijkt het waarschijnlijk dat het kolonisatieproces grotendeels afhankelijk is van een overloop ten gevolge van overreproductie in deze gebieden. In dit geval kan de recente afname in de Biesbosch tot een ineenstorting van de populatie in onze regio leiden. Het is ook mogelijk dat andere factoren dit proces op gang brachten. We denken hierbij aan meer algemeen geldende factoren zoals klimaat, veranderende milieu-omstandigheden of aanpassingen van de Blauwborst zelf. In dat geval kunnen we de Blauwborst als een nieuwe aanwinst voor onze regio beschouwen.

SUMMARY

Colonization of the Zwin area (NW-Flanders) by the white spotted form of Bluethroat *Luscinia svecica cyanecula* (1978-1993)

Before 1978, the white spotted form of Bluethroat *Luscinia svecica cyanecula* was only an occasional breeder in the Zwin area. Since then an increasing number of breeding cases were recorded. From 1978 to 1993 in nearly all regions inside the Zwin area annual censuses of Bluethroat were carried out. They were made by use of the territory mapping method (Hustings et al. 1985, Bibby et al. 1992). For the starting period single records were used: they were interpreted according to the tally method.

The registration efficiency averaged 49 +/- 2 %, very in line with already published data (Hustings et al. 1985; Meijer et al. 1989). That's why the current interpretation criteria remains applicable. During the breeding season the registration efficiency was at its highest in the period of end of March - end of April and again in June (Figure 2); these results correspond to the first and second brood. During dawn counts the registration efficiency remained almost equal to the average: for late evening counts the registration efficiency was significantly higher (71 %); for afternoon and early evening counts it was significantly lower (10 %) (Figure 4). To record at least once 90 % of all territories nothing less than four morning or two evening counts are theoretically required (Figures 5 & 6).

A survey of all registered territories is given in Figure 25: the population increased from 2 territories in 1978 to no less than 138 in 1993 (Figure 9b: "J-curve"). Both the calculation of the error rate and the course of the chain index (only on the base of the territory mapping method data) indicate a negligible small counting error (Figure 8). The yearly increase averages to 32.6 %; peaks of 75 % - 100 % were noted in 1980, 1984 - 1985, 1987, 1990 and 1993. These growth peaks do not significantly diverge from the mean; furthermore on the logarithmic scale the number development is significantly linear (Figures 9 & 10). The three-yearly progressing growth rate shows a significantly decreasing trend since 1985 (Figure 12), so a stabilization of the population in the short term seems probable.

Initially one to two areas were colonized in each sector: it happened successively in the neighbourhood of Hoeke (1978), Zeebrugge (1980) and finally in the immediate surroundings of the Zwin (1984). From these colonies there was an unchecked growth (Figure 13), with periods of only local density increase alternating with "growth waves", which usually did coincide with the growth peaks found before. Besides some occasional

breeding cases in the dune areas, each settlement was permanent. The territorial expansion had an exponential course (J-curve); the connection (as V of the surface or as logarithm of the number of occupied territories/grid squares) with the time is significantly linear (Figure 15), indicating a regular diffusion process.

Only "preferential habitats" were initially occupied: first clay pits, then large creeks too and reclaimed land, commonly characterized by a relatively extensive cover consisting of (perennial) reed and swampy coarse undergrowth alternating with half-open wet pioneer vegetation, a rather low water level and an open muddy soil; most areas underwent during the last decades a sharp eutrophication. Occurrence of thicket seemed on the other hand not really necessary. In addition to this only during the period 1984 to 1989 some less suitable looking creeks and polder ditches were also occupied. But, from 1990, proportionally more and more Bluethroats were found along different kind of ditches, both along banks and in grassland or open arable land. In that habitat already 35 % of all territories were found in 1993 (Figures 15 & 16).

In the clay pits of Heist, an area including both clay pits as well as ditches, enough counts were made to determine the surface area of the song territories (n=54). The surface area averaged 0.43 +/- 0.05 ha. This average remained constant by increasing densities and did not significantly differ for both types of habitat. The maximum diameter of the song territory averaged 101 +/- 12 m (Me=90); furthermore the median of the territories along the ditches was significantly bigger compared to the reedfields. To conclude, some important great territories (> 2 ha) were nevertheless registered along the drainage ditches in the open arable landscape in Knokke.

Figure 18 summarizes the densities per area (homogeneous habitat). The "maximal" density averaged 0.97 +/- 0.4 territories/ha. The "minimal" density, calculated with a correction factor for linear habitats, measured 0.35 +/- 0.11 territories/ha. That was significantly higher in clay pits and lakes than along ditches; calculated per unity of distance (Figure 20) this difference between lakes and ditches was proved again. Finally the average density in the preferential habitats (occupied in the period 1978 to 1984) seemed also significantly larger than in the "second and third rate habitats". In connection with this, Figure 17 shows the yearly evolution of the average density. The densities per sector/total occupied area/investigation area are mentioned in Figure 21.

In the discussion the results are assembled under the common denominator of a colonization process. First is investigated to what extent the Bluethroat population of the Zwin area is depending either from overspill of overpopulated areas (e.g. Biesbosch), or from a gradual diffusion process. The growth peaks and diffusion waves are an indirect argument for overspill, but on the other hand they do not differ significantly from the average. Moreover the parallel course of the peaks in both populations, may indicate the influence of a common variable (such as for example weather conditions). The significantly linear connection between occupied surface area and time, together with the expansion pattern rather argue for a regular diffusion; in this case the Zwin population may be considered as an expansion of the neighbouring population of West-Zealand-Flanders/North-East-Flanders.

Figure 22 shows the "line of best fit" for the evolution of the number of territories; this S-curve, typical for the course of a colonization shows 3 different growth phases. In the early stages the growth averages 25 %. This average increases at 46 % during the exponential growth phase, while the 18 % only of the third phase indicate a beginning stabilization. But this evolution is different for each subsector (Figure 23). The calculation of the ratio of growth figures to number of territories and to occupied grid squares indicates an increasing extent of environmental saturation (Figure 24).

To conclude, some possible causes for the colonization are summarized. If the availability of great surface areas of suitable habitat in the Biesbosch and Flevoland (The Netherlands) and the formation of an impressive population following from this were a base, it seems probable that the colonization process largely depends from overspill as a result of overpopulation due to overproduction. In this case the recent decline in the Biesbosch may entail a collapse of the population in our region. If, on the contrary, other common factors such as climate, changing environmental circumstances or adaptation of the Bluethroat itself induced this process, it is likely that the Bluethroat will remain a permanent acquisition for our region.

RESUME

Colonisation de la région du Zwin (Nord de la Flandre Occidentale) par la Gorgebleue à Miroir Blanc *Luscinia svecica cyaneacula* (1978 - 1993).

Avant 1978, la Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia svecica cyaneacula* n'était qu'un nicheur accidentel dans la région du Zwin. Depuis lors on constata un nombre croissant de cas de nidification. De 1978 à 1993 la Gorgebleue fut recensée dans pratiquement toute la région du Zwin (Figure 1). Ceci fut fait selon la méthode de la situation des territoires sur des quadrats (Hustings et al. 1985, Bibby et al. 1992). Au départ il fallut également utiliser des observations isolées, qui furent interprétées selon la méthode des marques.

La probabilité de contact étant en moyenne de 49 +/- 2 %, colle étroitement à des données qui furent déjà publiées antérieurement (Hustings et al. 1985, Meijer et al. 1989). Ainsi les critères d'interprétation existant actuellement demeurent donc applicables.

Au cours de la saison de nidification la probabilité de contact fut la plus grande de fin mars à fin avril et à nouveau en juin (Figure 2); ce qui correspond à la première et à la seconde couvée. Durant les comptages matinaux la probabilité de contact correspondit à peu près à la moyenne; elle fut nettement plus élevée (71 %) durant les comptages du soir; durant ceux de l'après-midi et de début de soirée par contre elle fut nettement plus basse (10 %) (Figure 4). En théorie il faut au moins quatre comptages matinaux ou deux comptages du soir pour enregistrer certainement une seule fois au minimum 90 % de tous les territoires (Figures 5 & 6).

La Figure 25 donne tous les territoires enregistrés: la population augmenta de deux territoires en 1978 jusqu'à 138 en 1993 (Figure 9b: "courbe en J"). Tant le calcul de la marge d'erreur que le déroulement de l'indice de chaîne (uniquement basé sur les données des territoires sur quadrats) indiquent une petite erreur de calcul tout à fait négligeable (Figure 8). Le taux de croissance moyenne annuelle est de 32.6 %; des pointes de 75 % - 100 % furent notées en 1980, 1984 - 1985, 1987, 1990 et 1993. Ces pics de croissance ne diffèrent pas de façon significative de la moyenne; en outre sur l'échelle logarithmique l'évolution des effectifs est manifestement rectiligne (Figures 9 & 10). La moyenne de croissance trisannuelle montre nettement une tendance à la baisse depuis 1985 (Figure 12). Il y aura donc probablement une stabilisation de la population à court terme.

En premier lieu 1 à 2 sites furent colonisés dans chaque secteur; ceci se passa successivement dans les environs de Hoeke (1978), Zeebrugge (1980) et enfin près du Zwin (1984). Au départ de ces foyers, la colonisation fit tache d'huile (Figure 13), avec des périodes au cours desquelles seules les densités locales augmentaient alternant avec des périodes de "vagues de croissance"; ces dernières coïncidaient la plupart du temps avec les pics de croissance constatés antérieurement. Mis à part quelques cas de nidification accidentels dans la région des dunes, chaque implantation

était durable. L'extension du territoire fut exponentielle (courbe en J); le rapport (V de la superficie ou la logarithme du nombre de territoires occupés/quadrats kilométriques) avec la durée est manifestement rectiligne (Figure 15), signe d'un processus de diffusion régulier.

A l'origine, seuls quelques "habitats préférentiels" furent occupés: d'abord des argilières inondées, ensuite de larges criques et des terrains de remblais, ayant comme traits communs: une couverture de roseaux bisannuels et de broussailles humides alternant avec une végétation pionnière semi-ouverte, un niveau d'eau plutôt bas et un sol ouvert riche en limon; la plupart des sites se sont fortement entrophisés au cours de ces dernières décennies. La présence de buissons, par contre, ne semblait pas vraiment indispensable. Ce n'est que pendant la période 1984 - 1989 que quelques autres criques et canaux de drainage poldériens semblant moins appropriés furent également occupés. Mais à partir de 1990, on trouva proportionnellement de plus en plus de Gorgebleues le long de divers types de fossés, tant le long des accotements, que dans les prairies ou les terres cultivables ouvertes. On dénombra déjà en 1993 35 % de tous les territoires dans cet habitat (Figures 15 & 16).

Dans les argilières inondées de Heist, une région comprenant à la fois des argilières et des fossés, on effectua suffisamment de comptages afin de déterminer la superficie des territoires de chant (n=54). La superficie moyenne y était de 0.43 +/- 0.05 ha. Cette moyenne demeura constante alors que les densités augmentaient et elle ne différa pas de façon significative pour les deux types d'habitats. Le territoire de chant avait un diamètre maximal de 101 +/- 12 m (Me = 90) en moyenne; à cela il faut encore ajouter que la médiane des territoires le long des fossés était nettement plus grande que celle des roselières. Pour finir on nota tout de même quelques territoires considérablement plus grands (> 2 ha) le long des fossés de drainage dans les terres cultivables ouvertes à Knokke.

La Figure 18 donne un aperçu des densités par site (habitat homogène). La densité "maximale" fut en moyenne de 0.97 +/- 0.4 territoires/ha. La densité "minimale", calculée avec un facteur de correction pour habitats linéaires, était de 0.35 +/- 0.11 territoires/ha. La densité était nettement plus grande dans les argilières inondées et les criques que le long des fossés. Cette différence entre les criques et les fossés fut de nouveau confirmée par le calcul par unité de distance (Figure 20). Enfin la densité moyenne dans les habitats préférentiels (occupés au cours de la période 1978 - 1984) s'avéra également nettement plus grande que dans les "habitats de second et troisième choix". A ce propos la Figure 17 illustre l'évolution annuelle de la densité moyenne. La Figure 21 cite les densités par secteur/totaux des territoires occupés/zone d'investigation.

Dans la discussion ces résultats sont groupés sous le dénominateur commun de processus de colonisation. En premier lieu, on examine dans quelle mesure la population de Gorgebleues de la région du Zwin dépend soit de l'immigration des effectifs excédentaires d'autres régions (le Biesbosch p.ex.), soit d'un processus de diffusion progressif. Les pics de croissance et les vagues de répartition semblent apporter la preuve indirecte de l'immigration, mais d'autre part ils ne diffèrent pas manifestement de la moyenne. La progression parallèle des pointes dans les deux populations pourrait en outre indiquer l'influence d'une variable commune (telle p.ex. les conditions atmosphériques). Le rapport nettement linéaire entre la superficie et le temps ainsi que le pattern d'expansion, plaident plutôt en faveur d'une diffusion régulière; dans ce cas, on peut considérer la population de la région du Zwin comme une extension de la population limitrophe de l'ouest de la Flandre-zélandaise/le nord de la Flandre-orientale.

La Figure 22 montre la "ligne la plus adéquate" pour l'évolution du nombre de territoires. Cette courbe en S, typique pour ce qui concerne le déroulement d'une colonisation, montre 3 phases différentes de croissance. Dans la phase initiale le taux de croissance est de 25 % en moyenne; cette moyenne augmente jusqu'à 46 % au cours de la phase de croissance exponen-

tielle, alors que la moyenne de 18 % seulement dans la troisième phase indique un début de stabilisation. Toutefois, cette évolution se déroule différemment par secteur (Figure 23). Le calcul du rapport entre les chiffres de croissance par nombre de territoires et par quadrats kilométriques démontre un degré croissant de saturation de la capacité de charge du milieu ambiant (Figure 24).

Pour finir l'auteur donne un court aperçu de quelques causes qui seraient à la base de cette colonisation. Si ce processus de colonisation était dû au dégagement de grandes superficies d'habitats adéquats au Biesbosch et dans Flevoland (Pays-Bas) ayant eu pour conséquence la formation d'une impressionnante population, celui-ci semble probablement largement tributaire d'une immigration par suite d'une surproduction dans ces régions. Dans ce cas, la diminution récente des effectifs du Biesbosch pourrait signifier l'effondrement de la population de notre région. En revanche, si d'autres facteurs communs tels que climat, modifications de l'environnement ou des adaptations de la Gorgebleue elle-même furent à l'origine de ce processus, celle-ci pourrait rester une nouvelle acquisition durable pour notre région.

LITERATUUR

- Alleijn W.F., L.M.J. van den Bergh, S. Braaksma, T.J.F. ter Haar, D.A. Jonkers, H.N. Leys & J. van der Straaten, 1971. Avifauna van Midden-Nederland. Van Gorcum, Assen.
- Anselin A., 1980. Blauwborst - *Cyanosylvia svecica cyanecula* Meis. In: Ornithologisch jaarboek van het Brugse. 1979-80, p. 107-108. B.J.N. Brugge.
- Anselin A., 1981. Het voorkomen van enkele rietvogels in Noord-West-Vlaanderen. In: Veldornithologisch jaarboek van Noord-West-Vlaanderen. 1980-81, p. 148-152. B.J.N. Brugge.
- Anselin A., 1983. Waarnemingen van enkele rietzangvogels en ralachtigen in Noord-West-Vlaanderen en Zeeuws-Vlaanderen. In: Veldornithologisch jaarboek van Noord-West-Vlaanderen. 1981-82, p. 217-220. J.N.M. Brugge.
- Anselin A., 1991. Blauwborst, *Cyanosylvia svecica*. In: Veldornithologisch jaarboek van Noord-West-Vlaanderen. 1988-89, p.237-239. J.N.M. Brugge.
- Bergh L.M.J. van den, 1979. Blauwborst *Luscinia svecica*. In: R.M. Teixeira, Atlas van de Nederlandse broedvogels, p. 262-263. Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- Bibby C.J., N.D. Burgess & D.A. Hill, 1992. Bird census techniques. Academic Press, London.
- Birkhead T., 1991. The Magpies. T & AD Poyser, London.
- Buise M.A. & F.L.L. Tombeur, 1988. Vogels tussen Zwin en Saeftinghe. Stichting Natuur- en Recreatieinformatie, Middelburg.
- Burggraeve B., M. Stoens & H. Dobbelaere, 1985. Broedvogelinventarisatie Hoekevaartgebied - voorjaar 1984. Zeevonk 14(5): 17-18.
- Burggraeve B., M. Stoens, J. Van de Walle & H. Dobbelaere, 1986. Broedvogelinventarisatie Hoekevaartgebied - voorjaar 1985. Zeevonk 15(2): 18-19.
- Burggraeve G. & M. Decler. Het Zwin. Leven tussen land en zee. Van de Wiele, Brugge.
- Cramp S. (ed.), 1988. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Volume V: Tyrant Flycatchers to Thrushes. Oxford University Press, Oxford.

- De Langhe J.E., L. Delvosalle, J. Duvigneaud, J. Lambinon & C. Vanden Berghen, 1983. Flora van België, het Groothertogdom Luxemburg, Noord-Frankrijk en de aangrenzende gebieden (Pteridofyten en Spermatofyten). Patrimonium van de Nationale Plantentuin, Meise.
- De Scheemaeker F. & T. Defoort, 1992. Broedvogels in Noordwest-Vlaanderen in 1992. Mergus 6: 213-228.
- De Scheemaeker F., 1992. Broedvogelinventarisatie van de Achterhaven te Zeebrugge-Dudzele in 1991. Mergus 6: 134-148.
- Devos K., 1992. De Kuifeend *Aythya fuligula* als broedvogel in de Vlaamse kustpolders. Mergus 6: 117-133.
- Dijk A.J. van & B.L.J. van Os, 1982. Vogels van Drenthe. Van Gorcum, Assen.
- East M.L. & H. Hofer, 1986. The use of radio-tracking for monitoring Great Tit *Parus major* behaviour: a pilot study. Ibis 128: 103-114.
- Erve F.J.H. van, H.K.M. Moller Pillot, A.B.L. Wittgen, S. Braaksma, W.H.T. Knippenberg & V.F.M. Langenhoff, 1967. Avifauna van Noord-Brabant. Van Gorcum, Assen.
- Fowler J. & L. Cohen. Statistics for ornithologists. British Trust for Ornithology (B.T.O. Guide n 22).
- Gabriëls J., 1988. Atlas van de broedvogels in Limburg. LISEC, Bokrijk-Genk.
- Gallacher H.P., 1984. Gids voor vogelonderzoek. Deel 1 & 2. Het Spectrum, Antwerpen.
- Glas P., 1960. Factors governing density in the Chaffinch *Fringilla coelebs* in different types of wood. Archs néerl. Zool. 13: 466 - 472.
- Hanski I.K. & Y. Haila, 1988. Singing territories and home ranges of breeding Chaffinches: visual observation vs. radio-tracking. Ornis Fennica 65: 97-103.
- Heijnen T. 1982. De Blauwborst als broedvogel in Midden- en Oost-Brabant. Roodborsttapuit 1(2): 10-21.
- Hengeveld R., 1993. De invasieliteratuur rukt op. Limosa 66: 53-60.
- Holmes R.T., 1970. Differences in population density, territoriality, and food supply of Dunlin on arctic and subarctic tundra. In: A. Watson (ed.). Animal populations in relation to food resources. Blackwell, Oxford & Edinburgh.
- Hustings M.F.H., R.G.M. Kwak, P.F.M. Opdam & M.J.S. Reijnen 1985. Vogelinventarisatie. Natuurbeheer in Nederland - 3. Pudoc, Wageningen.
- J.E.K. - Jong Economische Kamer Knokke-Heist, 1981. Ontstaansgeschiedenis van de Zwinstreek. Kaartenmap met verklarende teksten. J.E.K., Knokke-Heist.
- Kluyver H.N. & L. Tinbergen, 1953. Territory and the regulation of density in titmice. Archs néerl. Zool. 10: 265 - 289.
- Köhler W., G. Schachtel & P. Voleske, 1984. Biometrie; Einführung in die Statistik für Biologen und Agrarwissenschaftler. Springer-Verlag, Berlin.
- Krebs J.R., 1971. Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major*. Ecology 52: 2-22.
- Kwak R.G.M. & R. Meijer, 1985. Interpretatiecriteria voor broedvogelinventarisaties met de territoriumkartering. Limosa 58: 97-108.
- Lack D., 1985. The life of the Robin. Whiterby.
- Lippens L. & H. Wille, 1972. Atlas van de vogels in België en West-Europa. Lannoo, Tielt.
- Lippens L., 1979. De vogels van het Zwin en van Knokke-Heist. C Het Zoute, Knokke-Heist.
- Lust P.A., 1987. Broedvogels van de Zwinbosjes. Duinen 1: 81-91.
- Lust P.J., 1983. De Kleiputten van Heist. Zeevonk 12(1): 1-19.
- Maertens L., 1985. Rietvogels in Noord-West-Vlaanderen. In: Veldornithologisch jaarboek van Noord-West-Vlaanderen, 1983-84, p. 190-191. J.N.M. Brugge.

- Maertens L., 1989. Blauwborst (*Cyanosylvia svecica*).
In: Veldornithologisch jaarboek van Noord-West-Vlaanderen,
1987-88, p. 205-206. J.N.M. Brugge.
- Maes P., H. Meeus & H. Voet, 1985. Broedvogels in Vlaanderen,
1980-1982. Wielewaal 51: 185 - 202.
- Marchant J.H., R. Hudson, S.P. Carter & P. Whittington, 1990.
Population trends in British breeding birds. British Trust
for Ornithology, Tring.
- Meijer, R. & J. van der Nat, 1989. De Witgesterde Blauwborst *Luscinia
svecica cyanecula* gered door de Biesbosch? *Limosa* 62: 67-74.
- Meijer R., 1991. Blauwborst *Luscinia svecica cyanecula* in
Biesbosch over hoogtepunt heen? *Limosa* 64: 113-114.
- Newton I., 1980. The role of food in limiting bird numbers.
Ardea 68: 11-30.
- Osiack E.R., 1982. Belangrijke waterrijke vogelgebieden in
Nederland. *Limosa* 55: 43-55.
- Osiack E.R., 1986. Bedreigde en karakteristieke vogels in Nederland.
Nederlandse Vereniging tot bescherming van Vogels, Zeist.
- Roggeman W., 1988. Blauwborst, *Luscinia svecica*. In: P. Devillers,
W. Roggeman, J. Tricot, P. del Marmol, C. Kerwijn, J.-P. Jacob &
A. Anselin. Atlas van de Belgische broedvogels. Koninklijk Belgisch
Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel.
- Ryckaert M., 1985. Het ontstaan van het Zwin. In: Welvaert, F. & F.
Dierickx-Visschers (eds.). 2000 jaar Zwinstreek. Mappamundi, Knokke.
- Schmidt E., 1987. Das Blaukelchen. Ziemsen, Wittenberg.
- Seys J., 1987. Blauwborst (*Cyanosylvia svecica*).
In: Veldornithologisch jaarboek van Noord-West-Vlaanderen,
1985-86, p.205-206. J.N.M. Brugge.
- Snow D.W., 1956. A study of Blackbirds. British Museum (Natural
History), London.
- Straaten J. van der, 1987. Blauwborst *Luscinia svecica*.
In: Sovon, Atlas van de Nederlandse vogels, p. 388-389.
Samenwerkende Organisaties Veldonderzoek Nederland, Arnhem.
- Vanpraet J., 1988. Blauwborst (*Cyanosylvia svecica*).
In: Veldornithologisch jaarboek van Noord-West-Vlaanderen,
1986-87, p.196. J.N.M. Brugge.
- Verheyen, R., 1948. De zangvogels van België. Tweede deel. Vermogen
van het Koninklijk Natuurhistorisch Museum van België, Brussel.
- Vogelwerkgroep Zuidoost-Achterhoek, 1985. Broedvogels van Winterswijk.
Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Hoogwoud.
- Westhoff V. & A.J. Den Held, 1975. Plantengemeenschappen in
Nederland. J. Thieme, Zutphen.
- Wijvekate, M.L. ten, 1982. Verklarende statistiek.
Het Spectrum, Antwerpen.

NOTEN

(*1) Standaardweken tijdens de besproken broedperiode :

Week 11: 12/03 - 18/03	Week 19: 07/05 - 13/05
Week 12: 19/03 - 25/03	Week 20: 14/05 - 20/05
Week 13: 26/03 - 01/04	Week 21: 21/05 - 27/05
Week 14: 02/04 - 08/04	Week 22: 28/05 - 03/06
Week 15: 09/04 - 15/04	Week 23: 04/06 - 10/06
Week 16: 16/04 - 22/04	Week 24: 11/06 - 17/06
Week 17: 23/04 - 29/04	Week 25: 18/06 - 24/06
Week 18: 30/04 - 06/05	Week 26: 25/06 - 01/07

(*2) Gemiddelde +/- de grenzen van het 95 % - waarschijnlijkheidsgebied. Berekening van de 95 % - C.L. = $x \pm t * S.E.$ ("Standard error of the mean"). Voor %: berekening na boogsinus-datatransformatie (cfr. Fowler & Cohen).

(*3) Dit verband is overigens ook significant rechtlijnig voor zowel de totale bezette oppervlakte van de drie deelpopulaties samen, als voor het aantal bezette locaties, voor het aantal bezette kilometerhokken. Hierbij kan de data-transformatie zowel middels de vierkantswortel als via de (natuurlijke) logaritme toegepast worden.

(*4) Aangezien de waarnemingen een vrij sterke "positief scheve verdeling" vertonen, werd ter controle ook een "verdelingsvrije" toets toegepast. Dit leverde eenzelfde resultaat op: de medianen van de dichtheid van deze vier biotooptypes zijn onderling significant van elkaar verschillend (Kruskal-Wallis H-toets; $H = 8,55$; $vg = 3$; $P < 0,05$; $n_1 = 6$, $n_2 = 7$, $n_3 = 4$, $n_4 = 6$). Ook nu blijkt dat de medianen van de dichtheid enkel significant verschillend zijn voor de sloot- en de kreekgebieden enerzijds (Mann-Whitney U-toets; $U = 7$; $n_1 = 6$, $n_2 = 7$; $P < 0,05$; tweezijdige toetsing) en voor de sloot- en kleiputgebieden anderzijds (Mann-Whitney U-toets; $U = 3$; $n_1 = n_2 = 6$; $P < 0,05$; tweezijdige toetsing).

(*5) Aangezien de waarnemingen opnieuw een "positief scheve verdeling" vertoonden, werd eveneens een "verdelingsvrije" toets toegepast. Deze bevestigt opnieuw deze resultaten: de medianen van de dichtheid van deze drie jaargroepen (annex biotoopvoorkeuren) zijn onderling zeer significant van elkaar verschillend (Kruskal-Wallis H-toets; $H = 10,03$; $P < 0,01$; $vg = 2$; $n_1 = 6$, $n_2 = 9$, $n_3 = 8$). Daarbij blijkt dat de medianen van de dichtheid significant verschillend zijn voor de gebieden van de eerste en tweede jaargroep (Mann-Whitney U-toets; $U = 6$; $n_1 = 6$, $n_2 = 9$; $P < 0,05$; tweezijdige toetsing) en dat dit verschil hoog significant is voor de gebieden van de eerste en derde jaargroep (Mann-Whitney U-toets; $U = 1$; $n_1 = 6$, $n_2 = 8$; $P < 0,01$; tweezijdige toetsing); de medianen van de tweede en derde jaargroep tonen geen significant verschil (Mann-Whitney U-toets; $U = 28$; $n_1 = 9$, $n_2 = 8$; $P > 0,05$; tweezijdige toetsing).

(*6) e: basis van de natuurlijke logaritme, \ln . ($e = 2,71828$).

(*7) Berekening volgens Hengeveld (1993). De formule $r = (\ln N_k - \ln N_p)/t$ (Nys 1984) geeft dezelfde resultaten, maar heeft het nadeel met negatieve en 0-waarden te werken.