

**OVERLEVING, STERFTE EN TREK
VAN IN BELGIË GERINGDE JONGE KLUTEN
(*RECURVIROSTRA AVOSETTA*)**

Jacques VAN IMPE

INLEIDING

De in ons land broedende Kluten maken deel uit van de populatie van Noordwest-Europa, die zich tijdens haar verplaatsingen kenmerkt door een uitgesproken binding aan kuststreken. Lévêque (1971) beschrijft bij deze populatie lange trektochten over het binnenland, maar deze zijn stellig ongewoon. Na de voortplanting doen deze Kluten zowel aan dispersie als aan trek; deels zijn zij ook standvogel (Glutz von Blotzheim *et al.*, 1977; Cramp en Simmons, 1983). Alhoewel de literatuur de overleving en het verplaatsingspatroon van deze populatie uitvoerig beschrijft, bleven enkele facetten van het onderzoek tot heden weinig belicht. Relatief weinig aandacht is besteed aan de sterftegraad van pulli en aan eventueel optredende verschillen tussen het trekpatroon van eenjarige en overjarige vogels. Deze studie tracht deze vragen te beantwoorden vanuit een landelijk standpunt. Ook is onderzocht in welke mate overleving, sterfte en verplaatsingen van 's lands Kluten overeenkomen met hetgeen voor buitenlandse vogels werd vastgesteld.

MATERIAAL EN METHODEN

MATERIAAL

Tot het einde van het dienstjaar 1988 leverde de databank van het Belgisch Ringwerk 153 teruggemelde Kluten, waarvan 145 geringd als pullus, zes als overjarig en twee van onbekende ouderdom. Deze laatste, samen met 22 pulli binnen een tijdspanne van 40 dagen op de geboorteplaats teruggelangen, kwamen niet in aanmerking voor verder onderzoek. Het overige, bruikbaar materiaal ($n = 129$), werd gesplitst in een klasse eenjarigen ($n = 56$), dit zijn vogels gemeld binnen het jaar na de ringdatum, en een klasse overjarigen ($n = 73$). Deze werden minimum één jaar na de ringdatum teruggemeld.

METHODEN

Percentage terugmeldingen

Vermits voor 1960 geen jaaroverzichten van het aantal in België geringde Kluten beschikbaar waren, is alleen de periode 1960-1983 in beschouwing genomen.

Overleving en sterfte

De gemiddelde jaarlijkse overleving en sterfte van pulli die de ouderdom van 40 dagen bereikten, zijn berekend volgens de methode van Haldane (1955). Het verkregen resultaat werd gecontroleerd met de methoden van Lack (1951) en van Bulmer en Perrins (1973). De tijdspanne verstreken tussen de ringdatum en de datum van terugmelding diende als basis voor een indeling van de vogels in jaarklassen. Vermits vanaf 1983 geen noemenswaardige correcties meer dienden aangebracht voor eventueel ontbrekende terugmeldingen, werd dit jaar als eindjaar gesteld voor deze berekening. Omwille van het eerder gering getal terugmeldingen kon bij het onderzoek geen onderscheid worden gemaakt tussen vogels vermeld als "dood gevonden" en als "geschoten".

Analyse van de sterfte

De sterfte bij pulli werd bepaald uit eigen waarnemingen op de opgespoten terreinen van Antwerpen-Linkeroever gedurende de periode 1982-1991. Een beschrijving van dit gebied is in een vroeger werk te vinden (Van Impe, 1991). Op een representatief aantal broedplaatsen zijn elk jaar gemiddelde legselgrootte, uitkomstsucces en aantal vliegvlugge jongen per paar becijferd. Bij de laatste berekening is uiteraard rekening gehouden met het voorkomen van vervangelsels en met de soms aanzienlijke verplaatsingen die pulli kunnen afleggen voor het vinden van een geschikte foerageerplaats. De ontoegankelijkheid van heel wat broedplaatsen verhinderde het jaarlijks verloop van alle nesten in dit gebied te volgen.

Van de geringde vogels werden de sterfgevallen per maand gerangschikt en vervolgens gepoold over vier perioden van het jaar. Deze indeling volgde het jaarpatroon van de in N.W.-Europa thuishorende populatie, zoals beschreven door Glutz von Blotzheim *et al.* (1977) en Cramp en Simmons (1983): najaarstrek (juli-oktober), overwintering (november-februari), voorjaarstrek (maart-april) en broedperiode (mei-juni).

Analyse van de verplaatsingen en de trek

Voor dit onderzoek werd de klasse der eenjarigen ($n = 56$) aangevuld met een reeks van 17 pulli, geringd in het aan België grenzend Deltagebied (Nederland) en gerapporteerd door Meininger (1991). Aldus werd het

totaal voor de klasse der eenjarigen op 73 gebracht. De indeling van de jaarcyclus verliep zoals bij de analyse van de sterfte. Voor de najaarsperiode werden de maanden juli en augustus afzonderlijk behandeld. Van elke terugmelding zijn afstand en richting ten opzichte van de ringplaats berekend volgens aangepaste computerprogramma's op de dienst van het Belgisch Ringwerk. De coördinaten van meerdere terugmeldingen werden samengebracht tot een gemeenschappelijk coördinaat volgens formule 2 van Perdeck (1977). Bepalingen van een gemiddelde afstand, afgerond tot één km, volgden uit een vierkantswortel-transformatie van de oorspronkelijke afstand, waarna berekening van de 95 % - betrouwbaarheidsgrenzen en retransformatie (Sokal en Rohlf, 1969). Voor de berekening van de gemiddelde richting van een aantal terugmeldingen, waarbij Noord (N) = 0°, werden de methoden gebruikt, ontworpen voor het oriëntatie-onderzoek (Batschelet, 1965 en 1973). Gemiddelde richtingen werden getoetst op aanwezigheid van een significant onderscheid volgens de U^2 test van Watson (1962).

RESULTATEN

PERCENTAGE TERUGMELDINGEN

Tijdens de periode 1960-1983 werden 365 volwassen Kluten en 2817 jongen in België geringd. Tabel 1 geeft een overzicht van het jaarlijks aantal geringde vogels in beide categorieën met hun percentages terugmeldingen. Een totaal van 3182 geringde vogels leverde nauwelijks 2,58 % terugmeldingen, met een significant hogere terugmelding voor jongen (2,77 %) dan voor volwassen vogels (1,09 %) (G-test, Yates' correctie, $G_1 = 4,456$; $P < 0,05$).

OVERLEVING EN STERFTE

Het aantal terugmeldingen van jongen (>40 dagen oud) per jaarklasse is te vinden in Tabel 2. Eén vogel bereikt de opmerkelijke leeftijd van 18 jaar en 2 maanden:

Brussel E24635 pull., 2 juli 1966 Ekeren (Antw.), 51°17'N., 04°25'0.; vers dood gevonden 3 september 1984 Philipsdam (Zeeland, NL), 51°40'N., 4°25'0.; 46km N.N.W., 6638 dagen.

De gemiddelde jaarlijkse overleving \hat{s} van het geheel van dood en levend teruggemelde jongen ($n = 109$) bedraagt volgens de formule van Haldane $0,693 \pm 0,024$ %. Met de thans minder gebruikelijke methoden van Lack (1951) en Bulmer en Perrins (1973) bekomen wij nagenoeg dezelfde re-

Tabel 1. Terugmeldingspercentage van Kluten in België geringd, periode 1960-1983.
J = jongen; V = volgroeide vogels.

Table 1. Recovery rate of Avocets ringed in Belgium, period 1960-1983.
J = young; V = fullgrown birds.

Jaar Year	Aantal geringd Numbers ringed		Aantal terugmeldingen Numbers recovered		% Terugmeldingen % Recoveries	
	J	V	J	V	J	V
1960	19	6	0	0	0,00	0,00
1961	75	2	1	0	1,33	0,00
1962	81	2	0	0	0,00	0,00
1963	106	0	1	0	0,94	0,00
1964	56	2	1	0	1,78	0,00
1965	111	14	2	0	1,80	0,00
1966	131	11	8	0	6,11	0,00
1967	154	12	1	0	0,65	0,00
1968	120	21	6	0	5,00	0,00
1969	156	11	4	0	2,56	0,00
1970	40	32	1	2	2,50	6,25
1971	87	11	4	0	4,60	0,00
1972	37	53	2	0	5,41	0,00
1973	91	21	1	0	1,10	0,00
1974	42	9	0	1	0,00	11,11
1975	79	15	1	0	1,26	0,00
1976	92	15	4	0	4,35	0,00
1977	71	37	2	0	2,82	0,00
1978	265	5	5	0	1,89	0,00
1979	272	8	8	0	2,94	0,00
1980	55	7	2	0	3,64	0,00
1981	169	16	10	0	5,91	0,00
1982	241	13	7	0	2,90	0,00
1983	267	42	7	1	2,62	2,38
Totaal Total	2817	365	78	4	2,77	1,09

sultaten, met respectievelijk $\hat{s} = 0,691 \pm 0,024$ en $\hat{s} = 0,695$. De gemiddelde jaarlijkse overleving wordt na voleindinging van het eerste levensjaar ($n = 61$) aanzienlijk beter: $\hat{s} = 0,800 \pm 0,023$, met een mortaliteit van $20,0 \pm 2,3$ %. Uit de test van Seber (1973) blijkt een significant betere overleving na het eerste levensjaar ($z = 3,279$; $P < 0,05$). Deze bevinding wordt ondersteund bij de opstelling van een leeftijdstabel volgens Krebs (1972), met het materiaal verzameld in Tabel 2. Hierbij bedraagt de mortaliteitsgraad q_x tijdens het eerste jaar 43 % en tijdens de drie volgende jaren 22 à 26 %. Voor een kritische evaluatie van de gevolgde methoden wordt naar de discussie verwezen.

Tabel 2. Terugmeldingen van Belgische Kluten als jongen geringd (>40 dagen oud), gerangschikt per leeftijdsklassen. Aantal vogels teruggemeld als dood en levend (tussen haakjes).

Table 2. Recoveries of Belgian Avocets ringed as young (> 40 days old) distributed on age-groups. Number of birds reported as dead and alive (between brackets).

Jaar Year	Totaal Total	Leeftijdsklassen Age groups													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	14	19
<1960	25(4)	13(4)	5	2	1	2				1				1	
1960	1			1											
1961	0(1)				(1)										
1962	0														
1963	1			1											
1964	1(1)				1		(1)								
1965	2	2													
1966	8	3			1	2				1					1
1967	1											1			
1968	5(1)	4(1)	1												
1969	4	2					1					1			
1970	1	1													
1971	4	2		1							1				
1972	2	1			1										
1973	1					1									
1974	0														
1975	1	1													
1976	4	1	1				1								
1977	2			1						1					
1978	3(2)		(1)	2	1					(1)					
1979	7(1)	2(1)	1			3					1				
1980	2	1			1										
1981	9(1)	1	3	2	1		1	(1)	1						
1982	7	4	2					1							
1983	7	4	1			1		1							
Σ dood Σ dead	98	42	14	11	7	9	3	2	2	1	3	1	1	1	1
Σ dood + levend Σ dead + alive	109	48	15	11	8	9	4	3	2	2	3	1	1	1	1

ANALYSE VAN DE STERFTE

STERFTE BIJ PULLI

Op de kunstmatig ontstane broedplaatsen van Antwerpen-Linkeroever is het voortplantingssucces zeer gering gedurende de jaren 1982-1991. Een

Tabel 3. Broedbiologische gegevens van de Kluut op de spuitvelden van Antwerpen-Linkeroever in 1982-1991.

Table 3. Data on breeding biology of the Avocet at the man-made deposits on the left bank of the river Scheldt near Antwerp in 1982-1991.

Jaar Year	Aantal broedpaar Number of pairs breeding	Legselgrootte Clutch size		Uitkomstsucces alle nesten Hatching success all nests				Aantal vliegvlugge jongen / paar Number fledged juveniles / pair		
			\bar{x}	n nesten nests	n eieren eggs	n gekipt hatched	% gekipt hatched	n paar pairs	n jongen juveniles	n jongen/paar juv./pair
1982	191	79	3,81	75	286	208	72,7	101	38-44	0,38-0,44
1983	274	87	3,89	83	323	234	72,4	158	38	0,24
1984	139	49	3,96	48	192	132	68,7	112	90	0,80
1985	153	61	3,82	57	216	165	76,4			
1986	178	64	3,87	50	192	156	81,2	141	182-189	1,29-1,34
1987	186	55	3,91	46	179	118	65,9	108	69-72	0,64-0,67
1988	228	60	3,80	60	228	174	76,3			
1989	206							114	27-36	0,24-0,31
1990	233							104	20	0,19
1991	182	70	3,80	39	147	112	76,2	135	18	0,13
\bar{X}		525	3,85 ± 0,06	458	1763	1299	73,7 ± 4,8	973	482-507	0,49-0, 52

uitgesproken pullisterfte is hiervan de niet te betwijfelen hoofdoorzaak (Tabel 3). De gemiddelde legselgrootte van $3,85 \pm 0,06$ eieren ($n = 525$) en het uitkomstsucces bij alle legfels, geslaagde en mislukte, van $73,7 \pm 4,8$ % ($n = 458$), laten toe een gemiddelde toomgrootte te berekenen van 2,61 à 3,07 pulli/paar bij het kippen. Van dit aantal wordt tijdens de gehele periode van onderzoek maar gemiddeld 0,49 à 0,52 juv./paar vliegvlug. Hieruit volgt een pullisterfte van 80 à 84 %. Tijdens alle onderzoeksjaren kwamen kolonies voor van 10 tot 30 paar, die maar één of twee jongen groot brachten. Vooral in de jaren 1989, 1990 en 1991, waarvan de laatste twee met een abnormaal lage waterstand bij het broedbegin, is het algemeen resultaat zeer slecht, met respectievelijk 0,24-0,31 ($n = 114$), 0,19 ($n = 104$) en 0,13 ($n = 135$) vliegvlugge juv./ paar.

STERFTE BIJ VOGELS ALS JONGEN (> 40 DAGEN) GERINGD.

Tabel 4 resumeert de oorzaken van sterfte bij 99 jongen van minimum 40 dagen oud. De hoge percentages geschoten vogels (34,3 %) en slachtoffers van botulisme (17,2 %) zijn hier opvallend. Van 34 geschoten vogels behoort de helft tot de eerstejaarsklasse. De verdeling van de sterfte door afschot

Tabel 4. Gerapporteerde oorzaken van sterfte bij Kluten, in België als jongen geringd (> 40 dagen).**Tabel 4. Reported causes of death among Avocets, ringed in Belgium as young (> 40 days).**

Oorzaak van terugmelding Cause of recovery	Aantal Number	%
Dood gevonden <i>Found dead</i>	39	39,4
Geschoten <i>Shot</i>	34	34,3
Botulisme <i>Botulism</i>	17	17,2
Vergiftigd <i>Poisoned</i>	2	2,0
Gekwetst <i>Wounded</i>	2	2,0
Olieslachtoffer <i>Found oiled</i>	2	2,0
Verkeersslachtoffer <i>Killed bij traffic</i>	1	1,0
Aangespoeld <i>Washed ashore</i>	1	1,0
Tegen raam gevlogen <i>Crashed against window</i>	1	1,0
Totaal <i>Total</i>	99	99,9

(Fig.1) toont dat deze maximaal is tijdens november-februari (21 op 34 gevallen = 61,8 %); daarentegen eisen de maanden april-juni geen slachtoffers. Uit vele landen die tijdens de trek- of de winterperiode worden bezocht is afschot gemeld: Nederland (1 ex.), Frankrijk (11 ex.), Spanje (10 ex.), Portugal (3 ex.), Marokko (7 ex.) en Senegal (2 ex.). Van de 17 botulismeslachtoffers komen 15 vogels om in Nederland en twee in België. Op twee na, worden allen gemeld in de maand augustus.

Op een totaal van 99 in België geringde jongen worden volgens de melders 62 ex. dood gevonden in verse toestand; van deze zijn 27 ex. (43,5 %) éénjarig en 35 ex. (56,5 %) overjarig. Fig. 2 geeft de verdeling van hun sterfte per maand. De sterfte ligt hoger in het najaar (juli-oktober: 56,3 %; \bar{x} = 14,1 % /maand) dan in de echte wintermaanden (december-februari: 24,1 %; \bar{x} = 8,0 % /maand). Tijdens de voorjaarstrek (maart-april) en in het broedseizoen (mei-juni) is zij minder uitgesproken, met gemiddelden van respectievelijk 3,2 % en 0,8 % per maand. Een sterftepiek valt in augustus (32,2 %). Deze onregelmatige verdeling van de mortaliteit over de vier onderzochte jaarperioden wijkt zeer significant af van een gelijkmatige

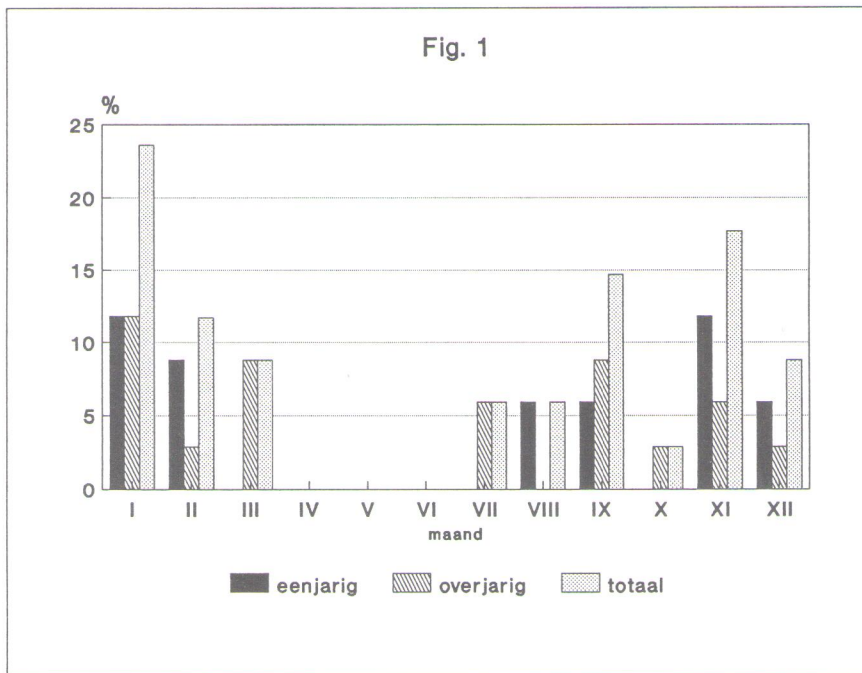


Fig. 1. Verdeling van de maandelijkse sterfte van in België geringde Klutenjongen (> 40 dagen oud), als afgeschoten gerapporteerd (n = 34).

Fig. 1. Distribution of monthly mortality among Avocets, ringed in Belgium as young (> 40 days old) and reported as shot. Black: first-year birds; shaded: birds beyond their first year; dotted: total (n = 34).

verdeling van de sterfte over het jaarverloop ($X^2 = 20,654$; $P < 0,001$). Zij is stellig afhankelijk van de sterfte veroorzaakt door afschot en door botulisme.

VERPLAATSINGEN EN TREK

Eénjarige vogels

Van 73 terugmeldingen zijn zes (8,2 %) afkomstig uit juli, 23 (31,5 %) uit augustus, 13 (18,0 %) uit september-oktober, negen (12,3 %) uit november, 18 (24,6 %) uit december-februari, één (1,4 %) uit april en drie (4,1 %) uit mei-juni. Alle juli-meldingen komen uit een naaste omgeving van de broedplaats; deze en de enige april-melding worden niet verder besproken.

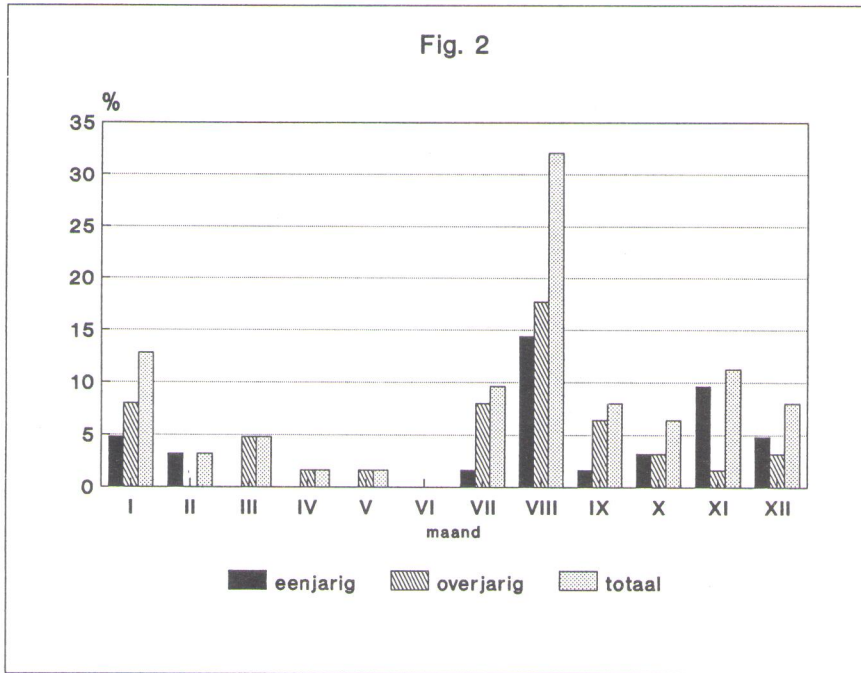


Fig. 2. Verdeling van de maandelijks sterfte van in België geringde Klutenjongen (> 40 dagen oud) (n = 62).

Fig. 2. Distribution of monthly mortality among Avocets, ringed in Belgium as young (> 40 days old) (n = 62).

Augustus (n = 23).

In deze maand worden zeven vogels (30,4 %) op de broedplaats zelf teruggemeld en 15 (65,2 %) komen uit andere plaatsen in België en Nederland, op een geringe afstand van hun geboorteplaats: $\bar{x} = 29$ (10-56) km. De richtingen der teruggemeldingen van deze 15 vogels wijzen op een afwezigheid van een voorkeursrichting (test van Rao, $U_{15} = 164^\circ$; $P > 0,05$). Ook is één vogel van de augustus-reeks in Frankrijk gemeld:

Brussel E40651 pull., 8 juni 1969 Zandvliet (Antw), 51°24'N., 04°18'O.; gedood 15 augustus 1969 Palavas (Hérault, F), 43°30'N., 03°54'O.; 879 km Z., 68 dagen.

Zulks laat toe te besluiten dat gedurende deze maand jonge vogels overwegend op de geboorteplaats blijven of aan dispersie doen over een kleine

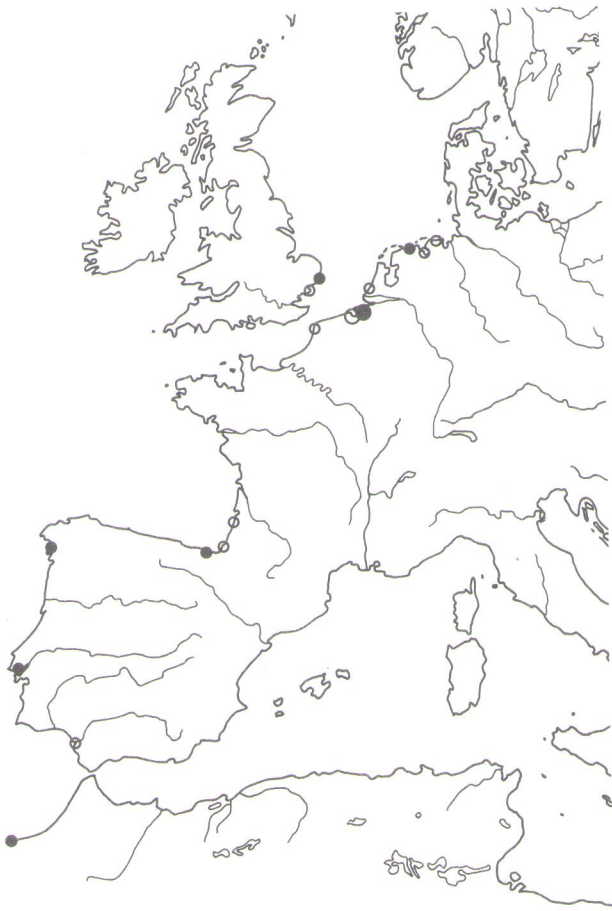


Fig. 3. Verspreiding van in België geringde jonge Kluten gedurende september - oktober.
 eenjarige vogels: n = 13
 ○: één melding.
 ○: vijf meldingen.

overjarige vogels: n = 9
 ●: één melding.
 ●: drie meldingen.

Fig. 3. Distribution of Belgian ringed young Avocets during September - October.
 first-year birds: n = 13
 ○: one recovery.
 ○: five recoveries.

older birds: n = 9
 ●: one recovery.
 ●: three recoveries.

afstand. Deze concentreert zich vooral in het Deltagebied, met 11 op 15 terugmeldingen.

Echte trekbewegingen kunnen reeds optreden, maar zijn stellig niet frequent.

September-oktober (n = 13, Fig.3)

Het geheel van beide maanden geeft tegenover augustus een afwijkend beeld. Zowel het ter plaatse blijven als de dispersie over geringe afstand nemen in belang af. Van de 13 vogels blijven nog maar drie op de broedplaats en twee worden gemeld op geringe afstand van deze: 37 km (Zuid-Holland, NL) en 43 km (Zeeland, NL). Van de acht overige exemplaren kiezen reeds vier een Z.-Z.W.-richting, met meldingen in Frankrijk (Somme, Gironde en Hérault) en Spanje (Huelva). Zoals voor de maand augustus is ook nu voor het geheel van deze acht terugmeldingen geen gerichte trek merkbaar (test van Rayleigh: $R_8 = 1,6129$, $z = 0,3252$; N.S.). In deze reeks bereikt één vogel de Engelse Oostkust en een andere het noorden van de Duitse Bondsrepubliek:

Brussel E47743 pull., 18 mei 1979 Lillo (Antw.), 51°18'N., 04°18'O.; gecontroleerd 4 september 1979 Butley river, Orford (Suffolk, GB), 52°06'N., 01°30'O.; 212 km W.N.W., 109 dagen;

Brussel 3T14852 pull., 16 juni 1980 Kallo (O.-Vl.), 51°15'N., 04°17'O.; dood gevonden 15 oktober 1980 Norderney (Oost-Friesland, D.B.R.), 53°42'N., 07°09'O.; 331 km N.O., 121 dagen.

November-februari (n = 27, Fig.4)

Omdat in november een belangrijke wijziging in het trekpatroon tegenover vorige periode intreedt, worden de negen meldingen uit deze maand afzonderlijk besproken. Van deze reeks wordt één vogel gemeld in Zeeland, op 48 km van de geboorteplaats; de andere verkiezen een Z.-Z.W.-richting. De gemiddelde richting van deze negen vindplaatsen bedraagt $216 \pm 20^\circ$, met een grote concentratie in de omgeving van deze waarde (test van Rayleigh: $R_9 = 0,9341$, $z = 7,8540$; $P < 0,01$). Bijgevolg wordt in november de richting van de winterkwartieren overwegend gevolgd.

Uit de wintermaanden december-februari (n = 18) zijn 11 vogels teruggemeld uit Frankrijk, twee uit Spanje, één uit Portugal, twee uit Marokko en één uit Senegal. Vermeldenswaard is de vondst van één vogel aan de Philipsdam (Zeeland) op 15 december 1989, die 183 dagen voordien op 2 km van deze plaats geringd werd. Misschien overwinteren eenjarige vogels in het Deltagebied, dat tevens hun belangrijke verzamelplaats is in de nazomer. Tabel 5 toont de frekwentie-verdeling van de afstanden in klassen van 600 km, afgelegd door jonge Kluten gemeld in november en in december-februari. Beide perioden vertonen geen onderscheid betreffende

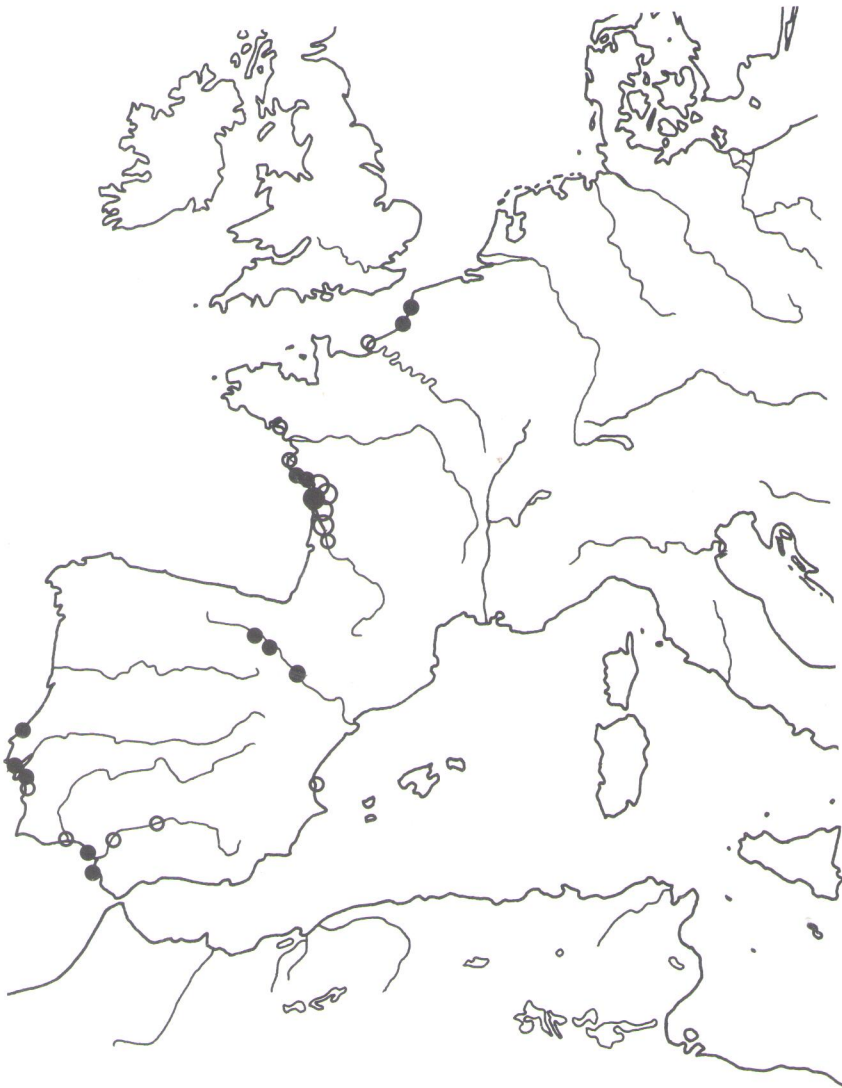


Fig. 4. Verspreiding van in België geringde jonge Kluten gedurende november - februari.

eenjarige vogels: $n = 27$

○: één melding.

○: drie meldingen.

overjarige vogels: $n = 18$

●: één melding.

●: drie meldingen.



Fig. 4. Distribution of Belgian ringed young Avocets during November - February.
first-year birds, n = 27

○: one recovery.
○: three recoveries.

older birds: n = 18

●: one recovery.
●: three recoveries.

Tabel 5. Afstanden tussen ringplaats en plaats van terugmelding, afgelegd door eenjarige Belgische Kluten en gerapporteerd in november en december-februari. Afstanden verdeeld in klassen van 600 km.

Table 5. Distances between localities of ringing and recovery, covered by first-year Belgian Avocets and reported during November and December-February. Distances divided into 600 km-classes.

	Klassen - km Classes - km				
	n	0-600	601-1200	1201-1800	>1800
November	9	1	5	2	1
December - Februari	18	2	10	2	4

hun frekwenties in de verschillende afstandsklassen (variëansanalyse van Friedman: $X_r^2 = 4,050$; N.S.), ook indien de kleine afstand (2 km) van de hoger vermelde Zeeuwse december-vogel niet wordt meegerekend ($X_r^2 = 4,650$; N.S.). Hieruit mag voorzichtig besloten worden dat jonge vogels in november hun globale winterverspreiding bereikt hebben en vanaf deze maand verplaatsingen over aanzienlijke afstanden niet meer kunnen verwacht worden.

Mei-juni (n = 3)

De meldingen uit deze periode geven een vrij eenvormig beeld van de verblijfplaats van Kluten tijdens hun eerste zomer. Een exemplaar werd begin juni in het marais d'Olonne (Vendée, F, 637 km Z.W.) gemeld. Vier andere, waaronder twee vogels gemeld in juli van iets ouder dan één jaar, komen tot op relatief geringe afstand van hun geboorteplaats: Saefthinghe (Zeeland, NL) 18 km N.W.; Haringvliet (Zuid-Holland, NL) 84 km N.O.; Les Hemmes de Marck (Pas-de-Calais, F) 94 km W.Z.W. en Holwerder-Oost Polder (Friesland, NL) 256 km N.N.O.. Dit suggereert een vrij goede plaatstrouw van eenjarige vogels aan hun geboorteplaats. Dit vermoeden zal bij het onderzoek van overjarige vogels bevestigd worden.

Overjarige vogels

Van 73 terugmeldingen van overjarige vogels vallen vijf (6,8 %) in juli, 16 (22,0 %) in augustus, 9 (12,3 %) in september-oktober, 18 (24,6 %) in november-februari, 10 (13,7 %) in maart-april en 15 (20,5 %) in mei-juni.

Augustus (n = 16)

Zoals bij de eenjarigen verblijven in deze maand ook opvallend veel over-

jarige vogels in Nederland: 14 op 16 meldingen, waarvan zeven in het Delta-gebied en zeven in de IJsselmeerpolders. Uit deze periode wordt ook een vijfjarig ex. uit Frankrijk (Loire-Atlantique) gemeld en een tweejarig ex. uit Spanje (Guipúzcoa).

September-oktober (n = 9, Fig.3)

Nederland geeft nog maar vier meldingen: zoals voor eenjarige vogels, verliezen hier de pleisterplaatsen aan belang. Van de vijf overige meldingen komt één van de Engelse Oostkust (Suffolk) en vier uit een Z.Z.W- tot Z.W-richting, op een gemiddelde afstand van 1652 (877-2672) km van de geboorteplaats. Daarentegen verbleven tijdens dezelfde periode de vier hogervermelde eenjarige vogels, gemiddeld dichter bij de geboorteplaats: 639 (15-2170) km. Beide reeksen laten echter geen significant verschil in afstand zien (Mann-Whitney U-test; $U = 3$; N.S.). Deze afwezigheid is vermoedelijk het gevolg van een te gering aantal terugvangsten.

November-februari (n = 18, Fig.4)

Uit deze periode komen zeven meldingen uit Frankrijk, vijf uit Spanje, drie uit Portugal, twee uit Marokko en één uit Senegal, op een gemiddelde afstand van 1207 (806-1688) km van de geboorteplaats. Voor eenjarige vogels (n = 25, de twee vogels uit Zeeland niet meegerekend), bedroeg het gemiddelde 1100 (806-1440) km. Beide waarden onderscheiden zich niet van elkaar (Mann-Whitney U-test; $z = 0,160$; $P = 0,44$). Ook is geen significant verschil gevonden tussen de gemiddelde richtingen van de terugmeldingen bij beide leeftijdsklassen: $212 \pm 18^\circ$ bij overjarigen en $217 \pm 27^\circ$ bij eenjarigen ($U^2 = 0,141$; $P > 0,1$). Alhoewel tijdens de winter overjarige vogels minder frequent uit Frankrijk en uit meer zuidelijk gelegen gebieden worden gerapporteerd dan eenjarigen (7 op 18 tegen 11 op 17), is ook geen significant verschil tussen het verspreidingspatroon van beide leeftijdsklassen gevonden.

Maart-april (n = 10)

Van tien vogels ouder dan twee jaar, verblijven zes niet ver van hun geboorteplaats. Zij zijn afkomstig uit het broedgebied in België (prov. Antwerpen en West-Vlaanderen) of iets noordelijker hiervan, de provincies Zeeland en Zuid-Holland (NL). Hun gemiddelde afstand tot de ringplaats bedraagt nauwelijks 32 (8-75) km. In dezelfde periode worden drie vogels uit Frankrijk gemeld (Calvados, Loire-Atlantique en Vendée) en één uit Marokko, alle tussen 16 maart en 4 april. Deze gevallen kunnen nog betrekking hebben op voorjaarstrek. Uit het beperkt aantal terugmeldingen valt voorlopig af te leiden dat in maart-april heel wat overjarige vogels niet ver van hun geboorteplaats vertoeven.

Mei-juni (n = 15)

Van deze reeks zijn 14 vogels ouder dan twee jaar, waarvan twee met zekerheid als broedvogel worden gemeld:

Brussel 2G8592 pull., 26 mei 1961 Zwin (W.-VL), 51°24'N, 03°24'O.; gevangen 10 mei 1965, Hondsbosse Zeewering (Noord-Holland, NL), 52°42'N., 04°42'O.; 170 km N.N.O.;

Brussel E8045 pull., 3 juni 1983 Zeebrugge (W.-VL), 51°20'N., 03°12'O.; gevangen 26 juni 1987 Kloosterburen (Groningen, NL), 53°25'N., 06°24'O.; 317km N.O..

Alle overige meldingen zijn afkomstig uit gekende broedplaatsen in België en Nederland (Antwerpen-Linkeroever, Zeeland en Friesland), zodat de meeste van hen waarschijnlijk ook op broedvogels betrekking hebben. Zoals reeds werd gesuggereerd bij het onderzoek van eenjarige vogels, is bij overjarigen de trouw aan de geboorteplaats opmerkelijk. Van de 15 meldingen zijn er drie van de geboorteplaats afkomstig en vier andere vallen binnen een straal van 100 km. Voor de gehele reeks bedraagt de gemiddelde afstand tot de geboorteplaats nauwelijks 122 (51-224) km. Een voorkeursrichting is hierbij opvallend: 12 op 15 meldingen vallen in een N.tot N.O.-richting ten opzichte van de ringplaats en het geheel van de richtingen wijkt significant af van een uniforme distributie (test van Rao; $U_{15} = 201$; $P < 0,01$).

VERPLAATSINGEN EN TREK BIJ EENJARIGE EN OVERJARIGE VOGELS

Het onderzochte materiaal levert geen overtuigende aanwijzing dat het verplaatsingspatroon bij eenjarige vogels substantieel zou afwijken van dit bij overjarigen. Hierbij moet echter het relatief gering aantal terugmeldingen in overweging genomen worden.

Augustus

Beide leeftijdsklassen verblijven voornamelijk in Nederland. Wellicht bezoeken overjarige vogels frequenter de Waddenkust en de IJsselmeerpolders dan eenjarigen. Deze vertonen een dispersie, die zich vooral tot het Deltagebied beperkt.

September-oktober

Nederland verliest aan belang voor beide leeftijdsklassen en in tegenstelling met de maand augustus, wordt nu overwegend een zuidwestelijke

koers gekozen. Voor eenjarigen blijft het algemeen beeld van dispersie belangrijk, zij het over grotere afstanden dan vorige maand.

November-februari

De gemiddelden van afstand en richting ten opzichte van de geboorteplaats blijken niet te verschillen tussen beide leeftijdsklassen.

Maart-juni

In maart en april manifesteert zich bij overjarigen filopatrie, die in mei-juni bevestigd wordt. Beide maanden suggereren ook bij eenjarigen eenzelfde verschijnsel.

DISCUSSIE

PERCENTAGE TERUGMELDINGEN

In België geringde Klutenjongen geven een geringe terugmelding, nl. 2,77 % (n = 2817, Tabel 1). Ook indien 14 jongen, die de leeftijd van 40 dagen niet bereikten, als teruggemeld worden bijgerekend, blijft dit percentage laag: 3,26 %. Edelstam (1971) gaf voor Zweden 4,35 % teruggemelde jongen in de periode 1929-1959 (n = 2060) en ook bij andere waadvogels lag dit percentage heel wat hoger. Zo vermelden Boer (1970) en Speek (1973) voor de Scholekster (*Haematopus ostralegus*) in Nederland respectievelijk 6,5 % terugmeldingen voor 4431 pulli en 5,2 % voor een geheel van 19107 pulli en volwassen vogels.

Een oorzaak van dit geringe percentage is wellicht te vinden in het klein aantal Kluten dat in de West-Afrikaanse winterkwartieren (Senegal, Zuid-Mauritanië, Guinea, Guinea-Bissau en Ghana) wordt gesignaleerd. Volgens Blomert *et al.* (1990) verblijven in dit gebied 27 à 43 % van de 49000 à 59000 Kluten die overwinteren aan de gehele Oost-Atlantische kust. Door aflezing van kleurringen en inachtneming van het broedbegin in Spanje en Frankrijk, besloten deze auteurs dat Kluten van N.W.-Europa vooral in West-Afrika overwinteren. De winterverspreiding (december-februari) van 238 jongen, geringd in Zuid-Zweden, Denemarken, de Duitse Bondsrepubliek en Nederland vertoont echter geen terugmelding uit dit gebied (Glutz von Blotzheim *et al.*, 1977). De Belgische meldingen doen het iets beter: twee vogels op 36, een eenjarige en een overjarige. Van het totaal van 274 in N.W.-Europa geringde jongen zijn dus nauwelijks 0,73 % in de periode december-februari uit West-Afrika gerapporteerd. Dit is een laag aantal in vergelijking met het percentage overwinteraars dat hier verblijft. Een ingrijpende vertekening van de informatie over de trek dezer soort is hiervan het gevolg.

GRAAD VAN OVERLEVING EN STERFTE

De methode van Haldane geeft een gemiddelde jaarlijkse overleving bij Belgische Klutenjongen (> 40 dagen oud) van $69,3 \pm 2,4$ %, die na voleinding van het eerste levensjaar tot $80,0 \pm 2,3$ % stijgt. Deze methode veronderstelt dat de overleving onafhankelijk is van de ouderdom van de vogel en van het kalenderjaar; bovendien dient de graad van terugmelding constant te blijven (o.m. Cavé, 1977; Brownie *et al.*, 1985). Het onderzoek van de Klutensterfte in deze studie toont echter, dat zulke voorwaarden niet overeenstemmen met deze studie; hier is immers de sterftefrekwentie aan bepaalde jaarperioden gebonden (Fig. 1 en 2). Vooral de openingstijden van de jacht blijken hiervoor verantwoordelijk. Tevens vertoont het uitbreken van botulisme, een belangrijke oorzaak van sterfte bij Belgische Kluten, jaarlijkse verschillen in smethevigheid en uitbreiding (Smith, 1976). Ook voor deze is dus geen gelijkmatige jaarlijkse terugmelding te verwachten.

Veel auteurs adviseren dan ook tegen het gebruik van de Haldane-methode (Burnham en Anderson, 1979; Anderson *et al.*, 1981; Lakhani en Newton, 1983; Brownie *et al.*, 1985) en stellen ingewikkelder werkwijzen voor om de overleving te berekenen. Het materiaal dat voor deze studie ter beschikking lag was evenwel niet voldoende omvangrijk om aan de vereisten te beantwoorden die door de Brownie-modellen gesteld worden. Hierbij dient opgemerkt dat Spaepen (1989), bij een uitgebreid onderzoek naar de overleving van door België trekkende Graspiepers (*Anthus pratensis*), geen statistisch afwijkend resultaat vond bij toepassing van het model van Haldane en het model 1 van Brownie.

Voor 409 terugmeldingen van Kluten uit de Noordzee- en Oostzee-populatie berekende Lévêque (*in* Glutz von Blotzheim *et al.*, 1977) een gemiddelde overlevingsgraad van 40,1 % tijdens het eerste levensjaar en 71,8 % tijdens het tweede tot het zevende levensjaar. Cavé (*in* Glutz von Blotzheim *et al.*, 1977) vond voor niet vliegvlugge jongen uit Nederland een overleving van 50 ± 6 % en 41 ± 6 % voor respectievelijk gevangen en dood gevonden vogels in het eerste levensjaar. Voor latere levensjaren bedroegen deze percentages respectievelijk 72 ± 5 % en 78 ± 5 %. Deze uitkomsten liggen in de lijn van onze uitslag, rekening houdend met het feit dat de jongen uit deze studie minimum 40 dagen oud waren.

Betreffende overlevingskansen schijnen Belgische Kluten zich niet te onderscheiden van soortgenoten uit een ruimer gebied.

ANALYSE VAN DE STERFTE

In 1990 werd het Belgische Klutenbestand op 410 à 420 paar geschat, waarvan 55 à 57 % op de opgespoten terreinen van Antwerpen-Linkeroever tot broeden kwam (Devos *et al.*, 1991). Zonder twijfel bevond zich hier

Tabel 6. Gemiddeld aantal vliegvlugge jongen/paar bij de Kluut in Europese broedgebieden.**Table 6. Mean number of fledged young/pair among Avocets in European breeding grounds.**

Plaats Locality	Onderzoeksjaren Years of investigations	gemm./paar mean/pair	Bron Source
Marais d'Olonne (Vendée, F)	1976 - 1979	1,44 - 1,76	Watier en Fournier (1980)
Salina di Cervia (Ravenna, I)	1985	1,36 & 1,53	Casini (1986)
Oostvaardersplassen (Flevoland, NL)	1973 & 1975	1,18	de Bie en Zijlstra (1985)
Minsmere en Havergate (Suffolk, G.B.)	1949 - 1977 1969 - 1977	1,1 1,5	Cadbury en Olney (1978)
Waddenkust (Friesland, NL)	1983	0,89	Engelmoer en Blomert (1985)
Noord-Holland (NL)		0,67	Ruitenbeek (1983)
Camargue (Bouches-du- Rhône, F)	1956 - 1959	0,55	Lévêque in Glutz von Blotzheim <i>et al.</i> (1977)
Antwerpen-Linkeroever (B)	1982 - 1991	0,49 - 0,52	Deze studie/This study
Evros delta (GR)	1980 - 1981	0,32 - 0,45 *)	Goutner (1985)
Marais d'Olonne (Vendée, F)	1986 - 1988	<0,2	Bouche (1991)

*) Berekend uit gegevens auteur.

*) Calculated from data of author.

gedurende de periode 1982-1991 de voornaamste broedplaats van deze soort in ons land. Het voortplantingsresultaat was zeer gering, met een gemiddelde van 0,49 à 0,52 vliegvlugge juv./paar (Tabel 3). Uitkomsten van 0,24 à 0,31, 0,19 en 0,13 vliegvlugge juv./paar in de recente jaren zijn onrustbarend en behoren tot de laagste van Europa (Tabel 6). De hoofdoorzaak van dit geringe reproductievermogen lag in de hoge pullisterfte, die hier 80-84 % bedroeg. Het belang van dit percentage wordt verduidelijkt door Hill (1988) en Hill en Carter (1990), die de pullisterfte aanzien als de voornaamste sleutelfactor die de populatiedynamiek van de Kluut beïnvloedt. Deze buitenmatige pullisterfte vindt vooral haar oorsprong in het onnatuurlijke en kunstmatige karakter van de opgespoten terreinen. Door een bijzondere wijze van uitdroging tijdens de zomermaanden, verdwijnen jaarlijks vele pulli in nauwe, tot 30 cm diepe kloven. De vlugge uitdroging van vele waterplassen in de nabijheid van de broedkolonies en de soms grote afstanden die pulli moeten afleggen om een geschikte foerageerplaats te vinden (tot 3 km), dragen ook in deze sterfte aanzienlijk bij. Tevens worden bijna jaarlijks kolonies gevonden op uitgestrekte zandvlakten, die geen nabijgelegen voedselbron of enige beschutting bieden. Voor zulke kolonies kan het uitblijven van enig voortplantingsresultaat bij voorbaat voorspeld worden (Van Impe, 1991). Toch is het geringe voortplantingssucces te Antwerpen- Linkeroever

misschien niet toepasselijk op het geheel van het Belgische broedbestand. De natuurlijke kustpopulatie in en om "Het Zwin" (W.-Vl.) geeft aanwijzing van een betere jongenoverleving; in 1991 brachten hier vijf paar negen jongen groot (G. Burgraeve, *in litt.*).

Cadbury en Olney (1978) berekenden voor de Klutenpopulatie van Suffolk, dat het grootbrengen van 1,1 vliegvlugge juv./paar een overleving van 0,90 bij adulten vereiste om deze populatie in stand te houden. Voor 2,4 vliegvlugge juv./paar stelden zij een noodzakelijke overleving van 0,78 vast. Bij een voorzichtige toepassing van hun berekening op de subpopulatie van Linkeroever, met gemiddeld 0,49 à 0,52 vliegvlugge juv./paar, moet hier de overlevingsgraad voor adulten minimum 0,95 bereiken. Deze verwachting wijkt erg af van de overleving, in deze studie gevonden ($0,800 \pm 0,023$). De marginale broedterreinen van Antwerpen-Linkeroever zijn daarom niet in staat, het lokaal populatie- evenwicht te onderhouden, te meer omdat hier in de jaren 1977 - 1991 het aantal broedpaar niet toenam ($r_s = 0,08$; N.S.). Om het voortbestaan van deze subpopulatie te verzekeren is bijgevolg een immigratie van broedrijpe vogels uit andere gebieden nodig en meteen stelt zich de vraag, waar zulke "bron"-populatie zich kan bevinden. Ook werden de subpopulaties van de Vojvodina (Joegoslavië) en van het marais d'Olonne door hun onderzoekers als sterk deficitair bestempeld (Dimitrijević, 1983; Bouche, 1991). Overigens toont Tabel 6 eveneens slechte voortplantingsresultaten in de Camargue en in de Evros Delta. Het bestaan van meerdere "sink"-subpopulaties valt uit dit alles niet te ontkennen en hierdoor worden vragen opgeroepen omtrent de demografie van de Kluut, die in de toekomst om opheldering vragen.

In Tabel 4 vallen onder de rubriek "dood gevonden" vogels (39,4 %) stellig nog heel wat slachtoffers van de jacht. De sterfte vereist door afschot (34,3 %) is om deze reden als strikt minimaal te beschouwen. Edelstam (1971) noemde afschot veruit de voornaamste oorzaak van sterfte bij vogels, als pulli in Zweden geringd. Het voorkomen van meerdere subpopulaties die zich niet onafhankelijk kunnen bestendigen, vormt een belangrijk pleidooi voor een betere bescherming van deze soort.

VERPLAATSING EN TREK

Jonge Kluten in België geringd volgen het algemeen trekpatroon van de N.W.-Europese populatie getrouw. Een voornaam kenmerk van dit patroon bestaat in de overwegende Z.W.-richting van de najaarstrek (Glutz von Blotzheim *et al.*, 1977; Cramp en Simmons, 1983). Daarentegen trekken Kluten die geboren zijn in Centraal- en Oost-Europa in het najaar over een breed front, dat zich van Z.W. naar O. uitstrekt (Stiefel *in Il'icev et al.*, 1985). Maar volgens Korzukov (1991) kunnen jongen, geboren in het gebied van de Zwarte Zee, ook in Spanje overwinteren. Of beide populaties, de westelijke en de oostelijke, goed gescheiden blijven tijdens hun verplaatsingen en overwintering, zoals algemeen aanvaard wordt (Glutz von

Blotzheim *et al.*, 1977; Cramp en Simmons, 1983), blijft daarom een open vraag.

In augustus verspreiden zich de jonge Belgische Kluten voornamelijk over het Deltagebied, zonder bepaalde voorkeursrichting. Vermits dit gebied de Belgische broedplaatsen noordelijk begrenst, verlopen de vroegste najaarsverplaatsingen van de jongen niet in dezelfde richting van de echte najaarstrek. Dietrich en Hötker (1991) komen tot eenzelfde bevinding voor broedvogels uit Noord-Friesland (D.B.R.); hier gaat het om een noordelijke trek naar de ruigebieden. Dit schijnt ook te gelden voor overjarige Belgische vogels: van 16 augustus-meldingen, komen zeven uit het Deltagebied en zeven uit de IJsselmeerpolders. Eenjarigen verkiezen in augustus wellicht frekwenter het Deltagebied dan overjarigen (11 op 15 exemplaren tegen 7 op 16 exemplaren), die bij voorkeur uitwijken naar het Waddengebied. Het onderscheid is evenwel niet significant en een groter aantal terugmeldingen wordt vereist om dit verschil te bevestigen. Enkele bronnen ondersteunen nochtans deze voorlopige bevinding van een onderscheid tussen jonge en oudere vogels tijdens de najaarstrek. Zo vermeldt Rösner (1990) dat juveniele Bonte strandlopers (*Calidris alpina*) de ligging van de meest gunstige foerageerplaatsen niet zouden kennen door gemis aan ervaring en daarom zou hun najaarstrek minder gericht zijn dan bij oudere vogels het geval is.

Volgens Hötker en Dietrich (1991) ligt het overwinteringsgebied van de meeste Noord-Friese Kluten in Portugal. Belgische Kluten zijn daarentegen teruggemeld uit een heel wat ruimere kuststrook: op enkele uitzonderingen na, noordelijk van de Loire-monding tot zuidelijk in Senegal. Het is niet zeker dat de eenjarige december-vogel, uit Zeeland teruggemeld, op deze regel een uitzondering maakt. In dit gebied liggen de aantallen in december nog heel wat hoger dan in januari (Meininger *et al.*, 1984), zodat dit exemplaar nog een zuidelijker gelegen winterkwartier kan opgezocht hebben. Het Belgisch materiaal toonde voor de winterperiode geen significant verschil tussen eenjarigen en overjarigen, zowel wat betreft de afgelegde afstand als de richting. Een toenemende ouderdom schijnt dus niet verbonden aan een verkorting van de gemiddelde trekafstand, hetgeen ook beaamd wordt door Glutz von Blotzheim *et al.* (1977).

Ook dient gewezen op de trouw aan de omgeving van de geboorteplaats die in ons land geringde Klutenjongen aan de dag leggen. Van vijf eenjarigen worden er in mei-juni drie op afstanden van 18 à 94 km van deze gemeld. In dezelfde periode zijn alle overjarigen ($n = 15$) de geboorteplaats op een afstand van maar 122 (51-224) km benaderd, een opmerkelijk resultaat. Ook andere onderzoeken wijzen op een hechte filopatrie (Glutz von Blotzheim *et al.*, 1977, Cramp en Simmons, 1982), alhoewel de Engelse populatie hieraan dan weer niet voldoet. Volgens Cadbury en Olney (1978) kwamen ongeveer 75 % van de twee jaar oude broedvogels van Suffolk niet terug om hier te broeden. Wellicht wijzen deze niet conforme bevindingen op een onderscheid tussen de trek van verschillende subpopulaties. In de toekomst zal een meer intensief ringwerk deze twijfel kunnen uitwissen.

DANKWOORD

Een hartelijk woord van dank wordt gericht aan Dhr. W. Roggeman en het personeel van de Ringdienst; zij waren behulpzaam bij vele vragen. Dhr. W. Wendelen dank ik in het bijzonder voor het opstellen en het schikken van de databank. Mevr. S. Bouche en de Heren G. Burggraeve, E. Clotuche, P. del Marmol, J.P. Jacob en Dr. J. Spaepen verleenden steun door raadgeving en informatie bij het literatuuronderzoek. Dit werk was niet mogelijk zonder de vele inspanningen van de medewerkers van het Belgisch Ringwerk.

SAMENVATTING

Uit 109 terugmeldingen van in België geringde jonge Kluten van minimum 40 dagen oud, werden graad van overleving en sterfte berekend. Terugmeldingen van 73 eenjarige en 73 overjarige vogels leverden het materiaal voor een analyse van de verplaatsingen en de trek. De omvang van de pullisterfte werd bijkomend bepaald op de opgespoten terreinen van Antwerpen-Linkeroever.

Een totaal van 3182 geringde Kluten geeft 2,58 % terugmeldingen, met een significant betere uitslag voor vogels geringd als jongen (2,77 %) dan als volwassen (1,09 %, Tabel 1). Wellicht is deze geringe terugmelding veroorzaakt door het feit dat weinig vogels uit de West-Afrikaanse winterkwartieren worden gerapporteerd. Uit Tabel 2 is de gemiddelde overlevingsgraad van Belgische Kluten berekend volgens de methode van Haldane: $0,693 \pm 0,024$ ($n = 109$). Na het eerste levensjaar wordt de overleving significant beter en stijgt tot $0,800 \pm 0,023$ ($n = 61$). De mortaliteitsgraad van de Belgische populatie bedraagt 43 % tijdens het eerste en 22 à 26 % tijdens de drie volgende levensjaren.

Sterfte bij pulli is zeer uitgesproken (Tabel 3). Een gemiddelde legselgrootte van $3,85 \pm 0,06$ eieren en een uitkomstsucces bij geslaagde en niet geslaagde legfels van $73,7 \pm 4,8$ %, geven op de studieterreinen van Antwerpen-Linkeroever een toomgrootte van 2,61 à 3,07 pulli bij het kippen. Gemiddeld worden 0,49 à 0,52 juvenielen per paar vliegvlug, hetgeen overeenkomt met een pullisterfte van 80 à 84 %. In vergelijking met de voortplantingsresultaten in andere gebieden van Europa, behoort deze reproductie tot de meest ongunstige (Tabel 6). Om deze subpopulatie in stand te houden, zou de overleving van adulten minimum 0,95 moeten bedragen. Vermits aan deze voorwaarde niet wordt voldaan, behoren de broedvogels van Antwerpen-Linkeroever tot een "sink"-subpopulatie.

Bij geringde jongen liggen de percentages geschoten vogels (min. 34,3 %) en botulismeslachtoffers (17,2 %) hoog (Tabel 4). Afschot is meest uitgesproken in de periode november-februari (Fig. 1) en botulisme veroorzaakt bijna uitsluitend sterfte tijdens de maand augustus in Nederland. De totale sterfte is meest uitgesproken tijdens juli-oktober en december-februari, met respectievelijk 56,3 % en 24,1 % van alle sterfgevallen (Fig. 2).

Verplaatsingen en trek. Eenjarige vogels. In augustus ($n = 23$) blijven deze op de geboorteplaats (30,4 %) ofwel wordt aan dispersie gedaan (65,2 %) over een geringe afstand: 29 (10 - 56) km. Vooral het Deltagebied wordt hierbij verkozen. In deze maand wordt reeds één vogel gemeld uit de Hérault (F). In september-oktober ($n = 13$, Fig. 3) verliezen zowel het ter plaatse blijven als de dispersie over geringe afstand aan belang. Een vogel wordt teruggemeld aan de Engelse Oostkust en een andere in het noorden van de Duitse Bondsrepubliek, zodat voor het geheel der terugmeldingen uit deze periode nog geen gerichte trek tot uiting komt. Daarentegen wordt in de maand november ($n = 9$) een gemiddelde richting van $216 \pm 20^\circ$ gevolgd. Meldingen uit de periode november-februari ($n = 27$, Fig. 4) komen uit een groot gebied; onder hen is een december-vogel uit Zeeland (NL) vermeldenswaard. Tabel 5 toont voor eenjarigen geen significant onderscheid betreffende de frekwenties van de terugmeldingen in afstandsklassen van 600 km, tussen de perioden november en december-februari. Vanaf november schijnt daarom het algemeen patroon van de winterverspreiding bij eenjarige vogels bereikt. Terugmeldingen van eenjarige of iets oudere vogels uit mei-juni ($n = 5$) wijzen op trouw aan de geboorteplaats.

Overjarige vogels. Zoals bij de eenjarigen verblijven in augustus ($n = 16$) veel overjarigen in Nederland (87,5 %) en in september-oktober ($n = 9$, Fig.3) verliezen deze pleisterplaatsen aan belang. Voor de wintermaanden november-februari ($n = 18$, Fig. 4) kan vermoed worden dat overjarigen minder frequent uit Frankrijk en meer uit zuidelijker gelegen gebieden worden gerapporteerd dan eenjarigen. In maart-april ($n = 10$) verblijven reeds zes overjarigen op een afstand van nauwelijks 32 (8-75) km van de geboorteplaats. Uit mei-juni ($n = 15$) komen drie meldingen van de geboorteplaats en vier binnen een straal van 100 km. Voor de gehele reeks bedraagt de afstand tot deze slechts 122 (51-224) km, hetgeen trouw aan de geboorteplaats aanduidt. De voorkeursrichting van dit verblijf is nu N. tot N.O. en wijkt significant af van een uniforme distributie.

Een sluitend bewijs van een verschillend verplaatsingspatroon bij eenjarige en overjarige vogels kon niet geleverd worden; het eerder gering aantal terugmeldingen dient hierbij overwogen. Toch zijn er aanwijzingen dat tijdens de najaarstrek hun verplaatsingen zich wel dege-lijk onderscheiden. In augustus schijnen eenjarigen meer in het Deltagebied te vertoeven dan overjarigen, die frequenter de Waddenkust en de IJsselmeerpolders zouden bezoeken. In september-oktober zouden eenjarigen dichter bij hun geboorteplaats verblijven dan overjarigen.

Deze studie bevestigt overigens twee bevindingen die reeds voordien in de buurlanden zijn vastgesteld. De eerste najaarsverplaatsingen verlopen in een noordelijke richting, tegengesteld aan deze van de echte najaarstrek. En ook Belgische Kluten vertonen een hechte filopatrie.

LITERATUUR

- Anderson, D.R., A.P. Wywialowski en K.P. Burnham. 1981. Tests of the assumptions underlying life table methods for estimating parameters from cohort data. *Ecology* 62: 1121-1124.
- Batschelet, E. 1965. Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. Washington, American Institute of Biological Sciences.
- Batschelet, E. 1972. Recent statistical methods for orientation data. Pp. 61-91 in Galler, S.R., K. Schmidt-Koenig, G.J. Jacobs en R.E. Belleville, Eds. Animal orientation and navigation. Washington, National Aeronautics and Space Administration.
- Blomert, A.-M., M. Engelmoer en Y. Ntiamoa-Baidu. 1990. The Banc d'Arguin, Mauritania, as a meeting point for Avocets during spring migration. *Ardea* 78: 185-192.
- Boer, P. 1970. De Nederlandse Scholekster als stand- en trekvogel. *Limosa* 43: 127-131.
- Bouche, S. 1991. Partage des ressources et succès reproducteur d'une colonie d'Avocettes à manteau noir *Recurvirostra avosetta*. *Alauda* 59: 38-39.
- Brownie, C., D.R. Anderson, K.P. Burnham en D.S. Robson. 1985. Statistical inference from band recovery data - A handbook, 2th ed. Washington, Fish and Wildlife Service, Resource Publication No. 156.
- Bulmer, M.G. en C.M. Perrins. 1973. Mortality in the Great Tit *Parus major*. *Ibis*: 115: 277-281.
- Burnham, K.P. en D.R. Anderson. 1979. The composite dynamic method as evidence for age-specific waterfowl mortality. *J. Wildl. Manage.* 43: 356-366.
- Cadbury, C.J. en P.J.S. Olney. 1978. Avocet population dynamics in England. *Brit. Birds* 71: 102-121.
- Casini, L. 1986. Nidificazione di Cavaliere d'Italia, *Himantopus himantopus*, e Avocetta, *Recurvirostra avosetta*, nella Salina di Cervia (Ravenna). *Riv. ital. Orn.* 56: 181-196.
- Cavé, A.J. 1977. Pitfalls in the estimation of age-dependent survival rates of birds from ringing and recovery data. *Vogelwarte* 29: 160-171.
- Cramp, S. en K.E.L. Simmons, Eds. 1983. The birds of the Western Palearctic. Vol. 3. Oxford, Oxford University Press.
- De Bie, S. en M. Zijlstra. 1985. Kluten *Recurvirostra avosetta* en waterpeil in de Oostvaardersplassen: broeden in een veilige omgeving? *Limosa* 58: 41-48.
- Devos, K., P. Meire, P. Maes, L. Benoy, J. Gabriëls, F. De Scheemaeker, W. De Smet en J. Van Impe. 1991. Broedvogelpopulaties van steltlopers in België, 1989-1990. *Oriolus* 57: 43-56.
- Dietrich, S. en H. Hötker. 1991. Wo mausern nordfriesische Säbelschnäbler? *Vogelwelt* 112: 140-147.

- Dimitrijević, S. 1983. *Recurvirostra avosetta* in Vojvodina. *Larus* 33-35: 161-172.
- Edelstam, C. 1971. Migration and mortality of Swedish Avocets *Recurvirostra avosetta*. *Vår Fågelvärld* 30: 168-179.
- Engelmoer, M. en A.M. Blomert. 1985. Broedbiologie van de Kluut langs de Friese waddenkust. Seizoen 1983. Lelystad, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders.
- Glutz von Blotzheim, U.N., K.M. Bauer en E. Bezzel. 1977. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 7. Charadriiformes (2. Teil). Wiesbaden, Akademische Verlagsgesellschaft.
- Goutner, V. 1985. Breeding ecology of the Avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) in the Evros delta (Greece). *Bonn. zool. Beitr.* 36: 37-50.
- Haldane, J.B.S. 1955. The calculation of mortality rates from ringing data. Pp. 454-458 in *Proceedings of the XIth International Ornithological Congress (Basel)*.
- Hill, D. 1988. Population dynamics of the Avocet (*Recurvirostra avosetta*) breeding in Britain. *J. Anim. Ecol.* 57: 669-683.
- Hill, D. en N. Carter. 1990. An empirical simulation model of an Avocet *Recurvirostra avosetta* population. *Ornis Scand.* 22: 65-72.
- Hötker, H. en S. Dietrich. 1991. Aspects of the migration of North Frisian Avocets. *Abstracts of the 1991 Wader Study Group Conference and Symposium: 1*.
- Korzukov, A.I. 1991. Wader migration along the North-west Black Sea coast and adjacent areas. *Wader Study Group Bull.* 63: 21-24.
- Krebs, Ch.J. 1972. *Ecology*. New York, Harper and Row.
- Lack, D. 1951. Population ecology in birds. Pp. 409-448 in *Proceedings of the Xth International Ornithological Congress (Uppsala)*.
- Lakhani, K.H. en I. Newton. 1983. Estimating age-specific bird survival rates from ring recoveries - can it be done? *J. Anim. Ecology* 52: 83-91.
- Lévêque, R. 1971. Le passage de l'Avocette *Recurvirostra avosetta* en Suisse. *Nos Oiseaux* 31: 1-11.
- Meininger, P.L. 1990. Populaties van enkele soorten broedvogels in het Deltagebied in 1990 met een samenvatting van twaalf jaar monitoring 1979-1990. Middelburg, Rijkswaterstaat, stencil.
- Meininger, P.L., H.J.M. Baptist en G.J. Slob. 1984. Vogeltellingen in het Deltagebied in 1975/76-1979/80. Middelburg, Rijkswaterstaat en Staatsbosbeheer.
- Perdeck, A.C. 1977. The analysis of ringing data: pitfalls and prospects. *Vogelwarte* 29: 33-44.
- Rösner, H.-U. 1990. Sind Zugmuster und Rastplatzansiedlung des Alpenstrandläufers (*Calidris alpina alpina*) abhängig vom Alter? *J. Orn.* 131: 121-139.
- Ruitenbeek, W. 1983. De Kluut als broedvogel in het binnenland van Noord-Holland. *Graspieper* 3: 158-170.
- Seber, G.A.F. 1973. *The estimation of animal abundance*. Londen, Griffin.
- Smith, G.R. 1976. Botulism in waterfowl. *Wildfowl* 27: 129-138.
- Sokal, R.R. en F.J. Rohlf. 1969. *Biometry*. San Francisco, W.H. Freeman and Co.
- Spaepen, J.F. 1988. Estimation of the survival rates of Meadow Pipits - a comparison of two different methods. *Ring. and Migr.* 9: 117-128.
- Speek, B.J. 1973. Ringverslag van het vogeltrekstation 1911-1970. *Limosa* 46: 109-165.
- Stiefel, A. 1985. *Recurvirostra avosetta* L. Pp. 82-87 in Il'icev, V.D., Ja.A. Viksne et Kh.A. Mikhelson, Eds. *Migrations of birds of Eastern Europe and Northern Asia*. Moskou, Nauka.
- Van Impe, J. 1991. Een overzicht van de broedende steltlopers op de opgespoten terreinen van Antwerpen-Linkeroever (1977- 1990). *Oriolus* 57: 9-17.
- Watier, J.-M. en O. Fournier. 1980. Eléments de démographie de la population d'Avocettes (*Recurvirostra avosetta*) de la côte atlantique française. *L'Oiseau et R.F.O.* 50: 307-321.
- Watson, G.S. 1962. Goodness-of-fit tests on a circle. II. *Biometrika* 49: 57-63.

RESUME

Cette étude traite la survie, la mortalité et la migration de jeunes Avocettes bagueées en Belgique, ayant au moins 40 jours. Les taux de survie et de mortalité ont été calculés sur 109 reprises. Les mouvements et la migration ont été analysés à partir de 73 recaptures d'oiseaux de première année et d'un même nombre d'oiseaux de plus d'une année. Nous avons également étudié la mortalité des poussins sur les terrains de remblais de la rive gauche d'Anvers. En 1990,

cet habitat artificiel a hébergé 55 à 57 % du nombre total de reproducteurs belges ($n = 410-420$ couples).

Pourcentage de reprises. Il est de 2,58 % sur 3182 oiseaux bagués, avec un résultat significativement plus élevé pour les oiseaux bagués jeunes (2,77 %), que pour ceux bagués adultes (1,09 %, Tableau 1). Ce faible pourcentage est probablement dû au nombre très restreint de reprises provenant des quartiers d'hivernage de l'Afrique de l'Ouest. Cette contrée abrite en hiver 27 à 43 % des 49000-59000 Avocettes du Nord-Ouest de l'Europe. En revanche, il n'y a eu que deux reprises sur 274 jeunes bagués dans cette région durant la période de décembre à février. Ceci est dû à une information fortement biaisée dans l'étude de la migration de cette espèce.

Taux de survie et de mortalité. Le Tableau 2 mentionne un exemplaire ayant atteint l'âge de 18 ans et 2 mois. Le taux moyen de survie des Avocettes belges calculé à partir de ce tableau est de $0,693 \pm 0,024$ ($n = 109$) selon la formule de Haldane. Après la première année, ce taux s'accroît significativement jusqu'à $0,800 \pm 0,023$ ($n = 61$). La mortalité de la population belge est de 43 % la première année et de 22 à 26 % les trois années suivantes. Ces chiffres sont comparables aux résultats d'autres auteurs, obtenus dans une aire de reproduction plus étendue.

Analyse de la mortalité (Tableau 3). Mortalité des poussins. La taille moyenne de la ponte est de $3,85 \pm 0,06$ oeufs et le succès est de $73,7 \pm 4,8$ % poussins à l'éclosion pour toutes les pontes, réussies et détruites. En conséquence, la natalité à Anvers est de 2,61 à 3,07 poussins par couple. Une moyenne de 0,49 à 0,52 jeunes par couple survivent jusqu'au stade de l'envol, et la mortalité des poussins est de 80 à 84 %. Les causes de cette mortalité élevée sont dues au caractère artificiel de ces terrains, notamment à l'assèchement du biotope au cours de l'été, avec apparition de fissures profondes dans le sol et disparition rapide des ressources alimentaires. Presque chaque année, on trouve des colonies dans de vastes étendues désertiques et dépourvues de toute vase ou végétation. A une échelle européenne, ces résultats de reproduction se classent parmi les pires (Tableau 6). Pour garantir le maintien de cette sous-population d'Anvers, le taux de survie des adultes devrait atteindre un minimum de 0,95. Ce taux étant de 0,80, la sous-population étudiée est en détresse ("sink" subpopulation) et exige une immigration de nicheurs provenant d'une région de source pour se maintenir. Une même constatation a été faite pour les sous-populations nichant dans les marais d'Olonne (Vendée, F) et en Voïvodine (Yougoslavie). De plus, les données du Tableau 6 suggèrent l'existence d'autres sous-populations en déséquilibre. Ces observations soulèvent de nombreuses questions concernant la structure démographique de l'Avocette et demandent un éclaircissement dans un avenir proche.

Mortalité des jeunes bagués. Le Tableau 4 montre des pourcentages élevés de victimes de la chasse (min. 34,3 %) et du botulisme (17,2 %). L'effet de la chasse est très remarqué pendant la période novembre-février, contrairement à la période avril-juin (Fig. 1). Le botulisme est presque exclusivement responsable de la mortalité aux Pays-Bas au mois d'août. Ces deux causes principales de mortalité influencent largement la répartition mensuelle de la mortalité (Fig.2).

Mouvements et migration. Oiseaux de première année. Au mois d'août ($n = 23$) ils résident essentiellement dans leur lieu de naissance (30,4 %) ou se dispersent (65,2 %) à une faible distance: 29 (10-56) km., surtout dans la région du Delta (embouchures de l'Escaut, de la Meuse et du Rhin). Toutefois une reprise a également été enregistrée dans l'Hérault (F): 879 km en 68 jours. En septembre-octobre ($n = 13$, Fig.3) le séjour dans le lieu de naissance et la dispersion sus-mentionnée sont moins importants. Un exemplaire a été repris sur la côte est de l'Angleterre et un autre dans le nord de la R.F.A. L'ensemble des reprises ne présente pas encore un mouvement à orientation fixe au cours de cette période. En revanche, en novembre ($n = 9$), les Avocettes suivent une direction moyenne de $216 \pm 20^\circ$. Les reprises en novembre-février ($n = 27$, Fig.4) sont originaires d'une vaste région. Parmi elles, un oiseau capturé en Zélande (NL) en décembre attire l'attention. Mais un hivernage réel ne peut être établi avec certitude à cet endroit, puisque bon nombre d'individus quittent encore cette contrée en ce mois. Le Tableau 5 ne montre pas de différence significative concernant les fréquences des reprises rangées par classes de 600 km entre novembre et décembre-février. Ceci permet de conclure que les exemplaires de première année auraient acquis leur distribution hivernale définitive en novembre et qu'une migration ultérieure de grande envergure ne se présente plus. Les reprises en mai-juin ($n = 5$) indiquent une fidélité au lieu de naissance.

Oiseaux de plus d'une année. Comme nous l'avons constaté pour les oiseaux de première année, un nombre important d'oiseaux de plus d'une année réside aux Pays-Bas en août (87,5 %, n = 16). En septembre-octobre (n = 9, Fig.3) ce pays perd de son importance. Les données concernant les mois de novembre à février (n = 18, Fig. 4) laissent supposer que, contrairement aux individus de première année, les oiseaux de plus d'une année visiteraient moins la France et plus fréquemment des régions plus méridionales. Mais les deux classes d'âge ne montrent pas de différence significative concernant la moyenne des distances parcourues et la direction par rapport au lieu de naissance. En mars-avril (n = 10) six individus ont été enregistrés à seulement 32 (8-75) km de leur lieu de naissance. En mai-juin (n = 15) trois individus ont été enregistrés sur leur lieu de naissance et quatre à une distance de moins de 100 km. Pour la série complète, la distance par rapport au lieu de naissance n'est que de 122 (51-224) km, ce qui prouve la fidélité à ce lieu. Les orientations se situent maintenant dans une direction N.-N.E. et dévient significativement d'une distribution uniforme.

L'examen des déplacements des Avocettes belges ne permet pas de conclure de façon certaine à une migration divergente entre les deux classes d'âge. Mais le petit nombre de recaptures doit être pris en considération. Il semble y avoir une différence pendant la migration d'automne. En août, les oiseaux de première année visiteraient plus fréquemment la région des Deltas que les exemplaires plus âgés. Ces derniers semblent plutôt préférer les côtes de la mer de Wadden et du lac d'IJssel. En septembre-octobre, les premiers résideraient plus près de leur lieu de naissance que les seconds. De plus, cette étude corrobore deux constatations faites préalablement dans les pays limitrophes: d'une part, les premiers mouvements automnaux se font dans une direction N., opposée à celle de la vraie migration d'automne, et d'autre part, les Avocettes belges montrent une grande filopatrie.

SUMMARY

The rate of survival and of mortality was calculated for 109 recoveries of Belgian ringed young Avocets, at least 40 days old. An analysis of the movements and of the migration of young Avocets was performed on the basis of information on 73 ringing returns of first-year birds and of 73 birds beyond their first year. Chick mortality was investigated on man-made habitats in Antwerp, on the left bank of the river Scheldt, which accommodated in 1990 55-57 % of the 410-420 pairs breeding in Belgium.

Recovery rate. Of a total of 3,182 ringed birds, 2.58 % was recovered, with a significantly higher rate of birds that were ringed when young (2.77 %) rather than full-grown birds (1.09 %, Table 1). This low recovery rate may be explained by the insufficient reporting rate of birds wintering in West Africa. This area is a harbour of 27-43 % of the entire population wintering along the East Atlantic, estimated at 49,000-59,000 birds. However, of the 274 young ringed in northwest Europe, only two (0.73 %) were recovered there in the period of December-February. Such a disproportion has led to a considerable bias concerning the information on the migration of this species.

Survival and mortality rate. The data set in Table 2 mention a bird with the noteworthy age of 18 years and 2 months. The mean survival rate was calculated with the formula proposed by Haldane: 0.693 ± 0.024 (n = 109). Beyond the first year of life, survival rate significantly increases to 0.800 ± 0.023 (n = 61). The mortality of the Belgian population reaches 43 % during the first year of life and 22 - 26 % during the three subsequent years. Other authors collected comparable data on birds in a wider part of the breeding range.

Analysis of mortality (Table 3). Mortality among chicks. A mean clutch size of 3.85 ± 0.06 eggs and an average hatching success of all clutches, the successful and the destroyed ones, of 73.7 ± 4.8 %, result in a natality of 2.61-3.07 chicks per family in the area under investigation. Because on average only 0.49-0.52 full-grown young are reared per breeding pair, 80-84 % of all chicks die before this stage. This high mortality is mainly due to the artificial nature of the breeding grounds, as well as to the rapid drying up during summer. Deep splits are formed in the soil and the food supplies disappear very quickly. Nearly every year, colonies can be found in a vast, desert-like landscape, without any swamps or protection by vegetation. Compared to the observed reproduction successes in other European breeding grounds, these results are

classified among the lowest (Table 6). To keep the balance of this subpopulation, the survival rate of adults needs to reach at least 0.95. Because this requirement is far from fulfilled, we can conclude that a "sink" subpopulation occurs. Hence an immigration of breeding birds from a "source" area is necessary. The same conclusion was drawn concerning the subpopulations breeding at the Olonne marsh (Vendée, F) and in the Vojvodina (YU). Moreover, Table 6 may suggest the existence of other "sink" populations. These findings lead to new questions about the Avocets' demography, which need to be resolved in the future.

Mortality among young ringed. Shooting (min. 34.3 %) and botulism (17.2 %) are the main causes of mortality (Table 4). The first is most notable during the period of November-February and no victims are claimed in the course of April-June (Fig. 1). The latter cause of death occurs in the Netherlands almost exclusively in August. Both clearly influence the monthly distribution of the total mortality (Fig. 2).

Movements and migration. First-year birds. In August ($n = 23$), they stay on their natal site (30.4 %) or they disperse (65.2 %) not further than 29 (10-56) km, mainly in the Delta area (the mouth area of the rivers Scheldt, Meuse and Rhine). In August, one bird has already been recovered in the Hérault (F): 879 km in 68 days. In September-October ($n = 13$, Fig. 3), staying on the natal site and short-distance dispersal become less important. One bird is reported on the east coast of England and another in the north of Germany. So the total of recoveries does not yet indicate a one-directed orientation. In November ($n = 9$), however, movements show a preference for a $260 \pm 20^\circ$ direction. Recoveries from the period of November-February ($n = 27$, Fig. 4) originate from a wide area. Among them, one December-bird from Zeeland (NL) is worth mentioning. Whether Belgian Avocets actually overwinter there cannot be established because many birds still leave this province as late as December. Table 5 reveals for first-year birds no significant difference between the frequencies of the recoveries in distance-classes of 600 km during the month of November and during December-February. This seems to suggest that first-year birds reach their definitive winter distribution pattern in November and from then onwards long-distance movements no longer occur. The recoveries in May-June ($n = 5$) indicate an attachment of first-year birds to the natal site.

Birds beyond their first year. As in first-year birds, a large proportion of older birds stay in the Netherlands during August (87.5 %, $n = 16$) while the importance of this country decreases in September-October ($n = 9$, Fig. 3). The recoveries in November-February ($n = 18$, Fig. 4) suggest that older birds tend to visit France less frequently and may prefer more southern areas than first-year birds. There is, however, no significant age-related stratification between the two age-classes concerning the average distance covered, nor concerning the orientations with regard to their natal ringing location. In March-April ($n = 10$) six birds stayed at a distance of only 32 (8-75) km from their natal site. In May-June ($n = 15$) three recoveries came from the natal site and four from within a distance of 100 km. For this series the mean distance from the natal site is only 122 (51-224) km, which proves their strong attachment to the birthplace. The preferred direction of movement is now N-NE and deviates significantly from a uniform distribution.

There is not enough evidence to speak of a significant difference between the pattern of movements in first-year birds and older ones. The relatively small sample size of recoveries must be taken into account here. However, there are indications of a difference in autumn migration of the two age-classes. In August first-year birds tend to visit the Delta area more frequently than older birds which would prefer the coast of the Waddensea and the polders of Lake Yssel. In September-October, the former seem to stay closer to their natal sites than the latter. Moreover, this study confirms two conclusions formerly reached by investigations in neighbouring countries. The first autumn movements are headed in a northern direction, opposite to that of the true autumn migration, and Belgian Avocets show a particular fidelity to their natal site.

Jacques Van Impe, *K.B.I.N., België*. Actueel adres: *Dr. Van de Perrelei, 51 B, B-2140 Borgerhout*.

Aanvaard: 31 augustus 1992.