



In deze rubriek bericht SOVON over achtergronden van nieuwe projecten of worden resultaten van lopende projecten gepresenteerd. Omdat het de resultaten betreft van lopend onderzoek kunnen de resultaten voorlopig van aard zijn.

Voor meer informatie over projecten van SOVON zie www.sovon.nl

POPULATIESCHOMMELINGEN BIJ WINTERKONINGEN: WAT LEREN ONS CES EN BMP?

Hans Schekkerman en Christian Kampichler

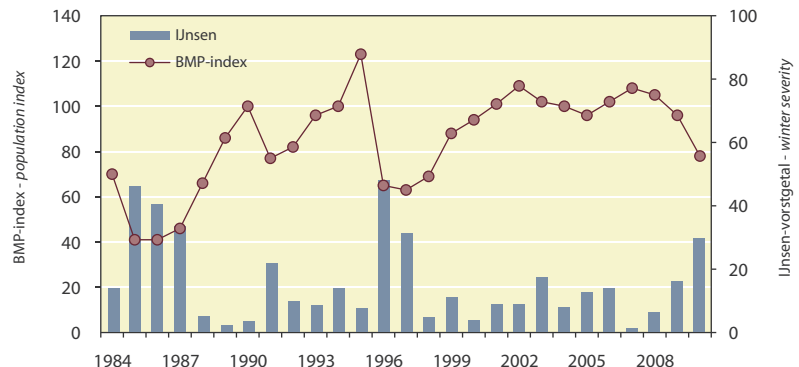
Niks koning van de winter: zodra het gaat vriezen of sneeuwen is de Winterkoning *Troglodytes troglodytes* als een van de eerste vogelsoorten het haasje. Bekend is dat de stand in strenge winters landelijk kan halveren, en meer lokaal zijn nog veel sterkere afnames waargenomen, tot tijdelijk uitsterven aan toe (Bijlsma *et al.* 2001). Nederlandse Winterkoningen zijn overwegend standvogels, en in combinatie met hun kleine formaat en hoofdzakelijk uit ongewervelden bestaande dieet maakt dat hen kwetsbaar voor winterkou. Daar staat tegenover dat Winterkoningen per jaar twee broedsels van gemiddeld drie tot zes jongen kunnen grootbrengen (Garson 1980), en deze flinke reproductiecapaciteit helpt de stand weer overeind te krabbelen na een koude uitgljider. Een deel van de mannetjes paart bovendien met twee tot vier vrouwtjes (Kluijver *et al.* 1940, Cramp 1988), maar niet goed bekend is in hoeverre dat wordt gecompenseerd doordat een ander deel ongepaard blijft.

De index voor de landelijke broedpopulatie (gebaseerd op het Broedvogel Monitoring Project, BMP, van SOVON en CBS) bevond zich in 2010 op een ca. 10% hoger niveau dan bij de start van het BMP in 1984, maar in de tussentijd hebben zich aanzienlijke fluctuaties voorgedaan (figuur 1). Crashes voltrokken zich in de strenge winters van

1984/85 (41% afname) en 1995/96 (47% afname), waarbij beide keren in de daarop volgende elfstedenwinters nauwelijks een verdere daling optrad. Aan het einde van de reeks gingen de eerste koudere winters van deze eeuw (2008/09 en 2009/10) opnieuw gepaard met afnames van 9% en 19%. Na de strenge winters van midden jaren tachtig en negentig herstelde de landelijke populatie zich in vier tot vijf jaar weer tot het 'oude' niveau, hoewel in kleinere en geïsoleerde gebieden het herstel veel langer kan duren (Bijlsma *et al.* 2001). In elk geval na 1997 valt daarbij op dat de landelijke stand vervolgens niet bleef doorgroeien tot de volgende koude crisis, maar ogenschijnlijk ging fluctueren rond een min of meer stabiel niveau (figuur 1). Dat roept de vraag op of er sprake is van 'dichtheidsafhankelijke regulatie' van de aantallen, en zo ja of die tot stand komt doordat de reproductie, of de sterfte, of beide, samenhangen met de grootte van de populatie.

METHODEN

Om bovenstaande vraag te onderzoeken hebben we gegevens geanalyseerd uit het BMP en uit het *Constant Effort Sites* (CES) ringproject van Vogeltrekstation en SOVON. In dit project vangen en ringen vrijwilligers sinds 1994 op 10-12 ochtenden tussen half april en begin augustus vogels in een vaste mistnetopstelling, op jaarlijks 30-40 locaties verspreid over Nederland (vóór 1999 minder). Zo verzamelen ze informatie over lokale populatiegrootte, reproductiesucces en overleving van enkele tientallen soorten zangvogels (van der Jeugd *et al.* 2007; Kampichler & van der Jeugd 2010). Uit de verhouding tussen het aantal gevangen eerstejaars en oudere wordt een index voor het reproductiesucces berekend, die evenredig is met (maar niet gelijk aan) het aantal juveniele vogels geproduceerd per adult. De index combineert dus het aantal uitgevlogen jongen per broedsel en het



Figuur 1. Ontwikkeling van de broedvogelindex van Winterkoning in Nederland en het vorstgetal van IJnsen in de voorafgaande winter, 1984-2010 (1990=100). Het IJnsen-vorstgetal is een gewogen optelling van het aantal vorstdagen (minimumtemperatuur <0°C, ijsdagen (maximum <0°C) en zeer koude dagen (minimum <-10°C) in een winter. *Breeding bird index for the Wren and severity of preceding winter in The Netherlands in 1984-2010. The IJnsen winter severity index is a weighted sum of the number of frost days (minimum temperature <0°C), ice days (maximum <0°C), and very cold days (minimum <-10°C).*

aantal broedsels per jaar. Jaarlijkse overlevingskansen worden berekend aan de hand van terugvangsten van geringde vogels (Lebreton *et al.* 1992, Schekkerman *et al.* 2011). Omdat hierbij emigratie uit het vanggebied niet valt te onderscheiden van sterfte, is de berekende ('schijnbare') overleving meestal lager dan de werkelijke, maar als de broedplaatstrouw hoog is zoals bij de Winterkoning, is het verschil klein. Omdat de geboorteplaatstrouw van jonge vogels doorgaans (veel) kleiner is dan de broedplaatstrouw van adulte, moet de berekende eerstejaars overleving niet worden geïnterpreteerd als een absolute schatting maar als een index, die ook wordt beïnvloed door dispersie.

Het zwaartepunt van de CES-activiteiten niet ligt niet in bossen (het habitat met het meeste gewicht in de landelijke BMP-index), maar in moerassen en moerasbos, duinstruweel en halfopen landschap. Ook in deze habitats kunnen Winterkoningen talrijk zijn en er worden er in het CES jaarlijks voldoende gevangen (gemiddeld ruim 500) om de reproductie (vanaf 1994) en overleving (vanaf 1995) te schatten. In

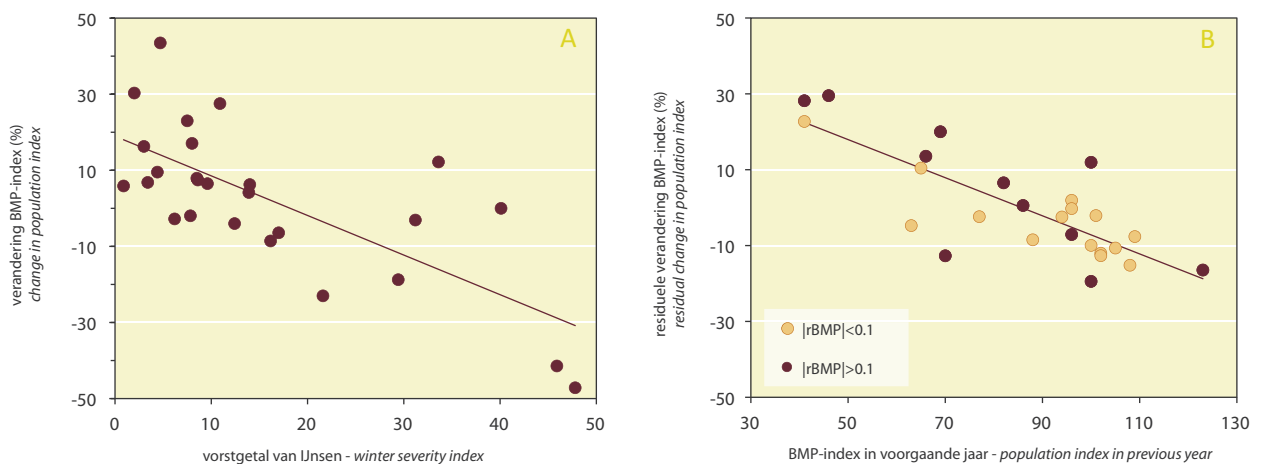
deze bijdrage combineren we deze cijfers met de aantalsinformatie uit het BMP (tot en met 2010) om na te gaan welke demografische mechanismen ten grondslag liggen aan het effect van strenge winters op de populatie en het herstel en de ogenschijnlijke stabilisatie daarna. De BMP-index vormt een betere maat voor de populatiegrootte dan de jaarlijkse aantallen in het CES gevangen (volwassen) vogels, omdat hij is gebaseerd op territoriumkarteringen in 500-1000 (beginjaren) tot 1500-2000 (recent) jaarlijks onderzochte steekproefgebieden verspreid over het land, en wordt gecorrigeerd voor over- of onderbemonstering van habitats en regio's (van Turnhout *et al.* 2008). Ook is de BMP-index statistisch onafhankelijk van de getallen voor reproductie en overleving, want niet gebaseerd op dezelfde CES-vangsten.

Effecten van winterweer en populatieniveau op de aantalschommelingen
Veranderingen in de BMP-index van jaar op jaar vertonen een sterke samenhang met de strengheid van de voorafgaande winter, uitgedrukt in het vorstgetal (fi-

guur 2a). Daarbij is 'strengheid' een relatief begrip: alleen na volgens de IJnsen-terminologie 'extreem zachte' tot 'zachte' winters (vorstgetal <10) groeit het aantal Winterkoningen vrijwel altijd, en al na 'normale' winters (vorstgetal 17-28) volgt doorgaans een afname. Op grond van het patroon in figuur 2a spreken we daarom in dit artikel van een 'koude' winter vanaf vorstgetal 15.

Bovenop het wintereffect is er in de jaarlijkse aantalveranderingen ook een duidelijke invloed zichtbaar van het populatieniveau in het voorgaande jaar. Na correctie voor het vorstgetal vertoont de BMP-index bij een lage stand een duidelijke neiging tot groei en bij een hoge stand tot afname (figuur 2b). We vonden in de analyse echter geen aanwijzing dat het wintereffect zelf bij een hoge stand sterker is dan bij een lage (figuur 2, geen interactie tussen wintereffect en populatieniveau).

Het negatieve verband tussen de verandering en de hoogte van de index in het voorgaande jaar kan erop wijzen dat dichtheidsafhankelijke processen de populatie 'reguleren' rondom een bepaald niveau. Hiermee wordt bedoeld dat bij



Figuur 2. Verband tussen veranderingen van jaar op jaar in de BMP-index van Winterkoning en het IJnsen-vorstgetal voor de voorafgaande winter, 1984-2010 (A), en tussen de verandering na correctie voor dit wintereffect ('residuele verandering'), en het populatieniveau in het voorgaande jaar (B; jaren met populatieveranderingen groter en kleiner dan $\pm 10\%$ apart weergegeven). In een regressieanalyse verklaart het IJnsen-getal 50% van de totale variatie in jaarlijkse aantalveranderingen ($F_{1,22}=69.1, P<0.001$); door toevoeging van het populatieniveau als verklarende variabele stijgt dit tot 81% ($F_{1,22}=47.2, P<0.001$). De interactie tussen de twee variabelen is niet significant ($F_{1,22}=0.15, P=0.71$). Relationship between annual change in the population index of Wren and the IJnsen severity index for the previous winter (A), and between the residuals of this relationship and the population index in the previous breeding season (B; data shown separately for years with large ($> \pm 10\%$) and small population changes). These two variables explain 81% of the total variance in population change; their interaction is not significant ($P=0.71$).

een hoge stand een afname in reproductie en/of overleving optreedt die de populatiegroei ombuigt in een afname, en bij een lage stand juist een toename die de populatie weer laat groeien.

Er zit echter een addertje onder het gras: zo'n negatief verband tussen verandering en hoogte van de index kan ook ontstaan door toevallige variatie en schattingsfouten. Een toevallig (te) hoog uitgevallen index voor een bepaald jaar zal immers vaak gevolgd worden door een lagere index in het volgende jaar, en een toevallig (te) laag uitgevallen index vaak door een hogere. Bij de Winterkoning lijkt dit addertje echter niet toe te bijten: het verband tussen de jaarlijkse aantalverandering en het populatieniveau is net zo sterk wanneer we alleen kijken naar de jaren met grote veranderingen (meer dan $\pm 10\%$; figuur 2b), waarvan het onwaarschijnlijk is dat ze het gevolg zijn van toeval of schattingsfouten (de standaardfout rond de jaardenen bedraagt 6-7%). Ook geeft een speciaal hierop gerichte statistische toets aan dat het onwaarschijnlijk is dat het negatieve verband het gevolg is van toevallige aantalsfluctuaties ($P=0.017$; Pollard *et al.* 1987).

De BMP-index van de Winterkoning in Nederland vertoont dus sporen van dichtheidsafhankelijke aantalsregulatie. Het (dichtheidsonafhankelijke) effect van winterweer veroorzaakt echter wel wat grotere fluctuaties dan dat van het populatieniveau (figuur 2). Een zelfde conclusie trokken Newton *et al.* (1998) uit een analyse van het aantalsverloop over 22 jaar van Winterkoningen in een Engels eikenbos.

Effecten van overleving en broedsucces op de aantalschommelingen

Veranderingen in aantallen vogels worden bepaald door de balans tussen reproductie en overleving/sterfte. Lokaal of regionaal kunnen ook immi- en emigratie belangrijke mechanismen zijn, maar op grotere schaalniveaus zoals dat van een landelijke broedpopulatie is hun invloed doorgaans veel kleiner. Bij



Freek Mayenburg

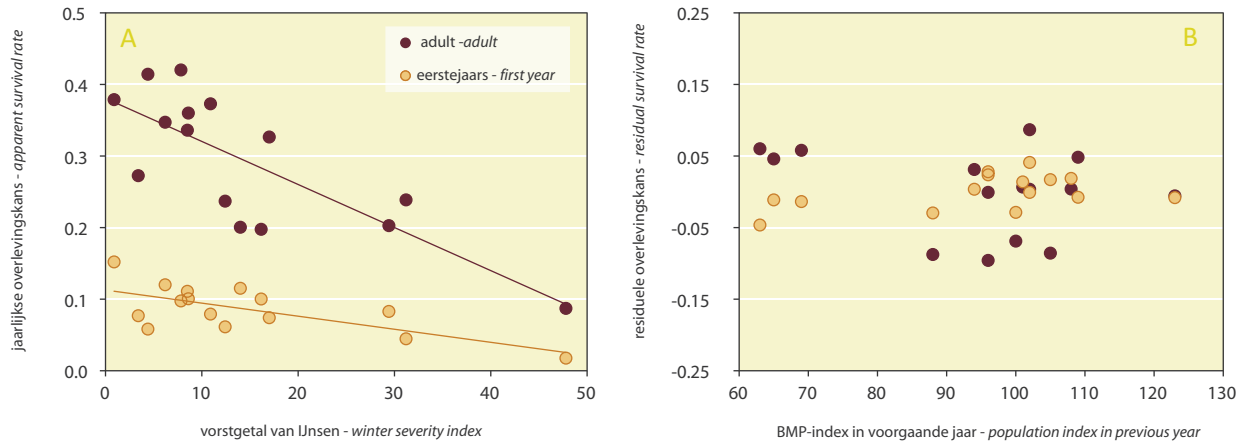
Strengere koude draagt meer bij aan wintersterfte dan sneeuw, als Winterkoningen bijvoorbeeld onder overhangende vegetatie nog voedsel kunnen vinden. *Low temperatures are more fatal to Wren than snow cover, when birds still can find food.* Reeuwijk, 3 Januari 2009.

de Winterkoning verklaart vooral variatie in de jaarlijkse overlevingskansen van volwassen vogels een groot deel (53%) van de aantalschommelingen tussen jaren in 1994-2010 (lineaire regressie, $F_{1,13}=14.3$, $P=0.002$). Het verklarende vermogen van variatie in de schijnbare overleving van eerstejaars Winterkoningen is zwakker (22%) en net niet significant ($F_{1,13}=3.73$, $P=0.08$), misschien wel doordat dit cijfer een combinatie is van de werkelijke overlevingskans en de kans op vestiging in het geboortegebied. De reproductie-index voor het voorgaande broedseizoen heeft geen waarneembare invloed op de jaarlijkse populatieveranderingen ($F_{1,13}=0.11$, $P=0.75$, verklaarde variatie 3%).

Invloed van winterweer en populatieniveau op overleving

De jaarlijkse overlevingskansen van zowel volwassen als jonge Winterkoningen

hangt nauw samen met het winterweer (figuur 3a). Overleeft in milde winters zo'n 40% van de adulte vogels, in koude winters daalt dat tot ca. 10%. Daarbij heeft het vorstgetal van IJnsen, dat het voorkomen van temperaturen beneden het vriespunt beschrijft, een grotere voorspellende kracht dan het aantal dagen met sneeuwbedekking: het vorstgetal verklaart 62% respectievelijk 47% van de variatie in adulte en eerstejaars overleving, sneeuwbedekking resp. 24% en 7%. Een groter effect op de overleving van langdurige vrieskou dan van sneeuwbedekking werd ook gevonden bij Britse Winterkoningen (Robinson *et al.* 2007). Een mogelijke verklaring hiervoor is dat de vogels bij een sneeuwdek soms nog wel voldoende voedsel kunnen vinden in de struiklaag (vooral onder overhangende vegetatie) en in schorspleten van bomen, maar niet meer wanneer potentiële prooidieren



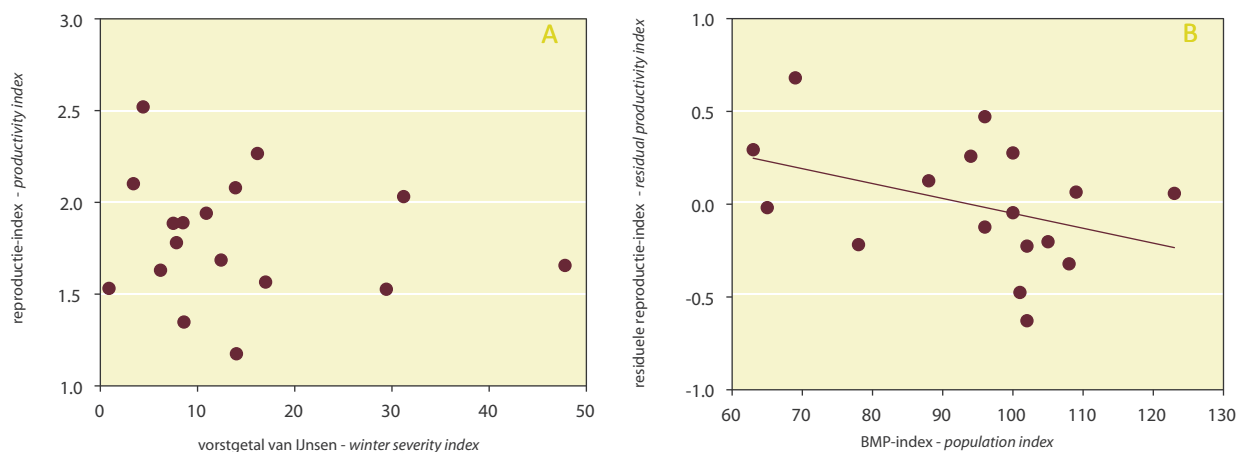
Figuur 3. De strengheid van de tussenliggende winter (A) verklaart 62% resp. 47% van de totale variatie in de jaarlijkse overlevingskansen van adulte ($F_{1,12}=22.0$, $P<0.001$) en eerstejaars Winterkoningen ($F_{1,12}=14.2$, $P=0.003$). Toevoeging van de BMP-index in het voorgaande jaar als tweede verklarende variabele (B, residuele overlevingskans na correctie voor winterstrengheid) voegt hieraan niet wezenlijk toe (adulte: $F_{1,12}=1.3$, $P=0.28$; eerstejaars: $F_{1,12}=3.8$, $P=0.08$). *Winter severity explains 62% resp. 47% of the variation in annual apparent survival rates of adult ($P<0.001$) and first-year Wren ($P=0.003$; A); adding population index in the previous year does not significantly improve the regression model ($P=0.28$ and $P=0.08$; B).*

hier door vorst worden geïmmobiliseerd. Daarnaast is natuurlijk meer energie (en dus voedsel) nodig om warm te blijven naarmate het kouder is, en dat effect is bij zo'n klein vogeltje als een Winterkoning extra groot door een ongunstige oppervlakte : inhoud verhouding.

Het effect van winterkou op de berekende overleving was bij eerstejaars Winterkoningen minder sterk dan bij adulte (figuur 3a). Dat lijkt verrassend,

omdat je zou kunnen verwachten dat jonge vogels minder efficiënte foeraagders zijn of het tegen adulte afleggen in de concurrentie om voedselrijke en/of beschutte plekken. Ook dit verschil wordt echter wellicht veroorzaakt doordat de schijnbare overleving van eerstejaars meer dan die van adulte ook wordt beïnvloed door dispersie. In de Britse studie van Robinson *et al.* (2007) was het wintereffect bij eerstejaars Win-

terkoningen minstens zo sterk als bij adulte. Die studie was gebaseerd op doodmeldingen van geringde vogels, waarbij dispersie veel minder invloed heeft op de overlevingsschatting. Het is denkbaar dat juist bij een lage stand, zoals na een koude winter, de overlevende jongen meer kans hebben om een territorium te verwerven in hun geboortegebied, waar ze kunnen worden teruggevangen door de CES-ringers, en



Figuur 4. In een rechtstreekse vergelijking vertoont de reproductie-index van Winterkoning geen samenhang met de strengheid van de voorafgaande winter (A; $F_{1,16}=0.27$, $P=0.61$). Als echter de BMP-index (in het zelfde broedseizoen) wordt toegevoegd aan het regressiemodel, wordt het wintereffect bijna significant ($t_{14}=-1.97$, $P=0.068$) en dat van populatieniveau significant negatief (B, residuele reproductie-index na correctie voor winterstrengheid, $t_{14}=-2.31$, $P=0.037$). *In isolation, winter severity has no significant effect on the productivity index in the following breeding season (A; $P=0.61$), but when both winter severity and population level are included in the regression model, the former shows an almost significant and the latter a significant negative effect (B; $P=0.037$).*

dat zou een wintereffect op de overleving gedeeltelijk compenseren.

Als eenmaal rekening wordt gehouden met de gevolgen van winterkou is er in de CES-gegevens geen toegevoegd effect meer waar te nemen van het populatieniveau in het voorgaande jaar, noch op de adulte overleving, noch op die van eerstejaars. Dit geldt zowel wanneer dit populatieniveau wordt uitgedrukt in het aantal broedterritoria (BMP-index, figuur 3b), als wanneer het wordt uitgedrukt in de totale populatiegrootte aan het einde van het broedseizoen (berekend als het product van de BMP-index en de reproductie-index).

Invloed van winterweer en populatieniveau op reproductie

In tegenstelling tot de overleving vertoont de reproductie-index bij een rechtstreekse vergelijking geen samenhang met het Jensen-vorstgetal (figuur 4a). Wanneer echter de BMP-index voor hetzelfde broedseizoen aan het regressiemodel wordt toegevoegd als variabele, heeft deze een negatief effect op de jongenproductie (figuur 4b). Tegelijkertijd wordt dan de invloed van winterkou bijna significant negatief. Deze twee variabelen verklaren echter samen niet meer dan 19% van de totale jaarvariatie in het broedsucces.

Een negatief effect van de populatiedichtheid op de reproductie is één van de mechanismen die populaties kunnen reguleren rond een door de omstandigheden bepaald niveau. Het kan bijvoorbeeld tot stand komen doordat bij toenemende aantallen successievelijk ook de minder geschikte broedplaatsen worden bezet, of doordat vogels in kleinere, meer samengedrukte territoria minder voedsel vinden voor hun jongen. Dat een koude winter ook negatieve gevolgen kan hebben voor de reproductie in het erop volgende voorjaar ligt misschien minder voor de hand, maar te denken valt aan een verminderd voedselaanbod door wintersterfte van ongewervelde prooidieren, een slechtere



Gerrit Kleebos

Winterkoningen zijn in staat zich in 4-5 jaar te herstellen van een strenge winter. *Wrens are able to recover population size in 4-5 years after a severe winter.* Onnerpolder Gr 20 november 2011.

conditie van de vogels die leidt tot kleinere legfels, of een latere start van het broedseizoen. Zo kan het in gebieden met veel wintersterfte tot eind april duren voordat opengevallen broedplaatsen zijn herbezet door nieuwe Winterkoningen (Bijlsma *et al.* 2001), terwijl normaliter dan al de eerste legfels compleet zijn. Wellicht leggen zulke laatkomers minder eieren (Garson 1980) of beginnen ze minder vaak aan een tweede broedsel.

DISCUSSIE

Uit de combinatie van gegevens uit BMP en CES blijkt dat het effect van strenge winters op de winterkoningstand – zoals was te verwachten – vooral tot stand komt door sterfte die samenhangt met lage temperaturen. Dat het effect hiervan groter was bij volwassen Winterkoningen dan bij eerstejaars, is

waarschijnlijk een gevolg van de manier waarop overleving in het CES wordt bepaald en niet van een werkelijk verschil in gevoeligheid. We vonden wel een aanwijzing dat ook het reproductiesucces enigszins te lijden heeft van winterkou, maar dit effect was minder groot dan dat op overleving.

Na een strenge winter herstelt de winterkoningpopulatie zich in vier tot vijf jaar. De jaarlijkse groeisnelheid blijkt afhankelijk te zijn van de populatiegrootte, wat wijst op dichtheidsafhankelijke regulatie van de aantallen. Welke demografische processen deze regulatie veroorzaken is echter nog niet zo duidelijk. We vonden na correctie voor de strengheid van de winter wel een negatief effect van populatiegrootte op de reproductie-index, maar deze had op zijn beurt nauwelijks zichtbare invloed op de aantalveranderingen van jaar op jaar. Dit laatste kan twee dingen bete-



Hendrik van Kampen

De jaarlijkse groeisnelheid van de winterkoningstand blijkt afhankelijk te zijn van de populatiegrootte en wordt dus sterk door dichtheidsafhankelijke processen gestuurd. *Annual population growth in Wren depends on population size and is likely to be determined by density-dependent mechanisms.*

kenen: ofwel de reproductie-index uit het CES is geen erg goede maat voor het landelijke aantal geproduceerde jonge Winterkoningen (maar daarvoor hebben we voornamelijk geen sterke aanwijzingen), of van dit aantal overleeft een te klein en te variabel deel de winter om veel invloed te hebben op de stand in het volgende jaar.

In de gegevens uit het CES vonden we, ook rekening houdend met het effect van koud winterweer, tot dusver geen aanwijzingen dat de jaarlijkse overlevingskansen worden beïnvloed door de populatiedichtheid. Daarbij moet echter worden opgemerkt dat de CES-gegevensreeks 11 jaar later begint, en daardoor minder variatie in omstandigheden omvat, dan de BMP-reeks, en dat kan gevolgen hebben voor de kans om zo'n effect te ontdekken. Opvallend is bijvoorbeeld dat de daling van de BMP-index na een eerste koudere winter (vorstgetal >15) na een reeks zachte winters gemiddeld een stuk groter was ($-25 \pm 6\%$, $N=5$) dan na een tweede of derde opeenvolgende koude winter ($-3 \pm 7\%$, $N=4$). Dat zou het gevolg kunnen zijn van een geringere sterfte in

zulke 'vervolgwinters', veroorzaakt door dichtheidsafhankelijke processen (bv. doordat bij een hogere stand meer vogels genoeg moeten nemen met een minder beschutte winterplek), of doordat het aandeel wegtrekkers in de populatie is gegroeid. Vergelijkbare effecten lijken ook te spelen bij verschillende andere vorstgevoelige soorten, waaronder Blauwe Reiger *Ardea cinerea*, IJsvogel *Alcedo atthis*, Grote Gele Kwikstaart *Motacilla cinerea*. De CES-reeks omvatte echter maar twee vervolgwinters (tegen vier in de BMP-serie), waardoor zo'n geringere sterfte bij de Winterkoningen (nog) niet aantoonbaar was.

Momenteel maken we echter alweer de vierde winter op rij door met een vorstperiode. Die van 2008/09 bleef vooral beperkt tot de zuidoostelijke helft van het land en had landelijk weinig effect (9%), maar de winter van 2009/2010 hakte er al wat dieper in, met 19% afname van de BMP-index. De voorlopige, nog onvolledige gegevens duiden op een inderdaad weer geringere daling van 5% na de opnieuw vrij koude winter van 2010/11 (met de koudste decembermaand in 40 jaar). Wat de ijsperiode van

februari 2012 (de eerste officiële koudegolf sinds 1997) nog teweegbrengt, zal in de loop van dit jaar duidelijk worden. Er is dus een goede kans dat de CES-vangsten in 2011 en 2012 ons beeld van de aantalsregulatie bij Winterkoningen zullen verduidelijken, en anders zal dat gebeuren naarmate de gegevens zich in de jaren daarna verder opstapelen.

DANKWOORD

Zowel de ringvangsten in het CES als de aantalsgegevens van het BMP werden met een aanzienlijke tijdsinspanning bijeengebracht door vrijwilligers, in totaal ruim meer dan 1000. Veldwerk voor deze projecten werd gecoördineerd door Frank Majoor en Henk van der Jeugd (CES), Joost van Bruggen, Arend van Dijk en Jan-Willem Vergeer (BMP). Calijn Plate (CBS) verzorgde de berekening van de jaarlijkse BMP-indexen. Het BMP is onderdeel van het Netwerk Ecologische Monitoring (NEM) en wordt uitgevoerd in opdracht van het Ministerie van EL&I, in samenwerking met het CBS, provincies, Rijkswaterstaat en de Stichting Gegevensautoriteit Natuur.

LITERATUUR

- Bijlsma R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen 2001. Algemene en schaarse vogels van Nederland. Avifauna van Nederland 2. GMB Uitgeverij & KNNV Uitgeverij, Haarlem/Utrecht.
- Cramp S. (ed.) 1988. The birds of the Western Palearctic 5. Oxford University Press, Oxford.
- Garson P.J. 1980. The breeding ecology of the Wren in Britain. *Bird Study* 27: 63-72.
- van der Jeugd H., H. Schekkerman & F. Majoor 2007. Het Constant Effort Site project: een vinger aan de pols van populaties van zangvogels. *Limosa* 80: 79-84.
- Kampichler C. & H.P. van der Jeugd 2011. Monitoring passerine reproduction by constant effort ringing: evaluation of the efficiency of trend detection. *Ardea* 99: 129-136.
- Kluijver H.N., J. Ligtvoet, C. van den Ouwelant & F. Zegwaard 1940. De levenswijze van den Winterkoning, *Troglodytes tr. troglodytes* (L.). *Limosa* 13: 1-51.
- Lebreton J.D., K.P. Burnham, J. Clobert & D.R. Anderson 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals - a unified approach with case-studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118.
- Newton I., P. Rothery & L.C. Dale 1998. Density-dependence in the bird populations of an oak wood over 22 years. *Ibis* 140: 131-136.
- Pollard E., K.H. Lakhani & P. Rothery 1987. The detection of density-dependence from a series of annual censuses. *Ecology* 68: 2046-2055.
- Robinson R.A., S.R. Baillie & H.P. Crick 2007. Weather-dependent survival: implications of climate change for passerine population processes. *Ibis* 149: 357-364.
- Schekkerman H., C. Kampichler, F. Majoor & H. van der Jeugd 2011. Constant Effort Sites. In: Boele A., van Bruggen J., van Dijk A.J., Hustings F., Vergeer J.-W. & C.L. Plate. Broedvogels in Nederland in 2009. SOVON-monitoringrapport 2010/01. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- van Turnhout C.A.M., F. Willems, C. Plate, A. van Strien, W. Teunissen, A. van Dijk & R. Foppen 2008. Monitoring common and scarce breeding birds in The Netherlands: applying a post-hoc stratification and weighting procedure to obtain less biased population trends. *Revista Catalana d'Ornitologia* 24: 15-29.

Hans Schekkerman, SOVON Vogelonderzoek Nederland, Postbus 6521, 6503 GA Nijmegen; hans.schekkerman@sovon.nl
Christian Kampichler, Vogeltrekstation, Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW), Postbus 50, 6700 AB Wageningen; c.kampichler@nioo.knaw.nl

Population fluctuations in Wren *Troglodytes troglodytes* in The Netherlands

The population index for Wren derived from the Common Bird Census in The Netherlands over the period 1984-2010 shows marked annual fluctuations without a clear long-term trend. (Series of) winters with severe cold spells in the mid-1980s and mid-1990s, and again in 2010, caused crashes from which the population recovered in four to five years, to fluctuate around a stable level thereafter (Fig. 1). Annual population change was negatively related to both winter severity and population size in the previous year (Fig. 2), with Pollard *et al.*'s test indicating negative density dependence. Annual population changes over 1995-2010 were best explained by

variation in (adult) apparent survival as estimated from the Dutch Constant Effort Site mistnetting scheme; the breeding productivity index derived from the same scheme did not significantly contribute to this. Both adult and first-year survival were related to winter severity (Fig. 3), accumulated subzero temperatures having a greater influence than the number of days with snowlay. No density effects were detected on survival rates. Breeding productivity showed negative effects of current population size and of severity of the previous winter, but these were relatively weak (Fig. 4).