

Natuur.oriolus

bpost
PB-PP
BELGIE(N) - BELGIQUE

Retouradres: Natuurpunt,
Coxiestraat 11, 2800 Mechelen

VLAAMS DRIEMAANDELIJKS TIJDSCHRIFT VOOR ORNITHOLOGIE | JULI-AUGUSTUS-SEPTEMBER 2017 | JG 83 | NR 3
NATUURPUNT | COXIESTRAAT 11 | B-2800 MECHELEN



natuurpunt 
Studie

Nestplaatskeuze Eksters

77

Grauwe Klauwieren
in clusters

83

Herfstbroeden
bij Koolmezen

95

Geclusterde verspreiding van Grauwe Klauwier in de Gaume (Lx)

› Dries Van Nieuwenhuysse & Lore De Middelmeer



› Grauwe Klauwier *Lanius collurio* juveniel en adult mannetje. 5 augustus 2017. Auby-sur-Semois (Lx) (Foto: Luc Claes)

Geclusterde verspreidingspatronen

Het voorkomen van een soort is grotendeels afhankelijk van de beschikbaarheid van geschikt habitat, maar wordt daarnaast ook beïnvloed door intra- en interspecifieke interacties (Scott & Lee 2013). Bij sociale soorten moet er rekening gehouden worden met eventuele interacties tussen soortgenoten die een bijkomend effect kunnen hebben op de verspreiding (Stamps 1988, Herremans 1993, Muller *et al.* 1997). Onder sociale soorten bestaat er een wederzijdse aantrekkingskracht die de individuen dicht bij elkaar brengt. Deze conspecifieke aantrekking leidt tot een geclusterd verspreidingspatroon dat niet noodzakelijk een weerspiegeling is van de verspreiding van beschikbaar habitat alleen. Vogels kiezen dan immers zowel voor geschikt habitat als voor de nabijheid van soortgenoten, waarbij het tweede soms belangrijker wordt dan het eerste; zo kunnen clusters ontstaan met hoge dichtheden aan broedvogels terwijl elders geschikt habitat ongebruikt blijft.

De theorie van aantrekking door soortgenoten lijkt enigszins contra-intuïtief. Men zou verwachten dat een verhoogde dichtheid aan soortgenoten zou leiden tot een verlaagde individuele fitheid ten gevolge van competitie. Als een geclusterde verspreiding wordt waargenomen, onafhankelijk van de habitatcondities, moet hier dus een grondige reden voor zijn.

Naast goede habitatcondities kan de aanwezigheid van soortgenoten een bijkomende positieve invloed hebben op de habitatselectie van een soort, bijvoorbeeld door een betere bescherming tegen

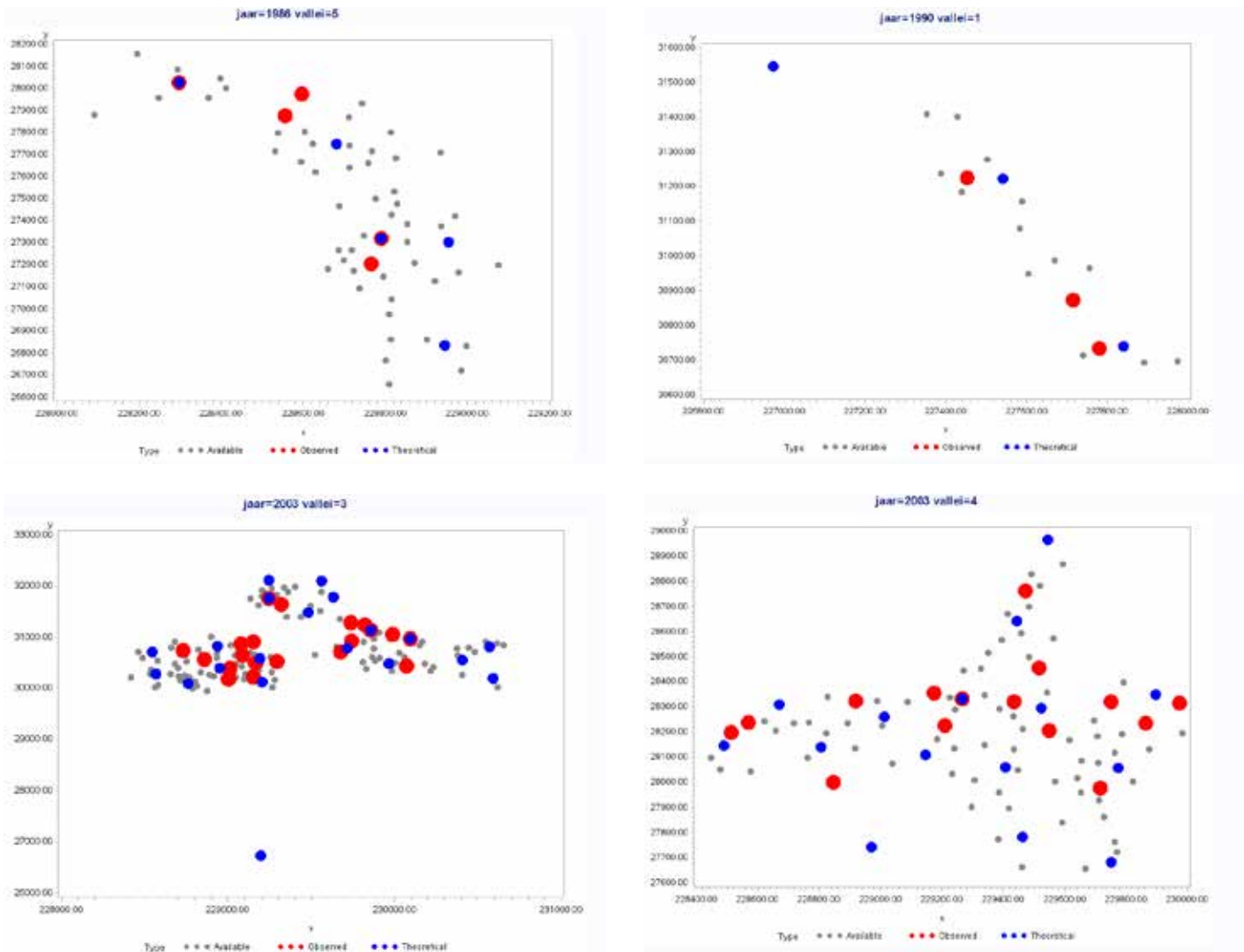
predatoren en door verhoogde sociale contacten. Sociale groepen zijn beter beschermd tegen predatoren als individuen soortgenoten waarschuwen met alarmroepen, of wanneer soortgenoten in groep de predator gaan verjagen. Sociale voordelen van geaggregeerde groepen vloeien voort uit de voordelen van een hogere kans op paringen met andere vogels dan de eigen partner (Moller 1991, Stewart *et al.* 2010) en bijgevolg een genetisch meer divers nageslacht. Ook is de kans om een partner te vinden of aan te trekken groter als de soort geclusterd voorkomt.

Indien aantrekking van soortgenoten een beïnvloedende factor is bij de habitatkeuze van soorten is het van belang om hier rekening mee te houden in habitatanalyses. De aanwezigheid van soortgenoten kan immers een plaats van suboptimale habitatkwaliteit aantrekkelijker maken dan een geïsoleerde plaats van hogere kwaliteit. De aanwezigheid van de soort is in dat geval niet rechtlijnig gecorreleerd met habitatkwaliteit, hetgeen tot verkeerde conclusies kan leiden.

In deze bijdrage wordt nagegaan of er sprake is van een bewust proces bij de selectie van territoria bij de Grauwe Klauwier *Lanius collurio* in de Gaume (Lx).

Methodologie

Elk jaar werden eind juni alle Grauwe Klauwieren van het ganse studiegebied nabij Virton, Gaume, geïnventariseerd (Van Nieuwenhuysse & De Middelmeer 2016a). Om een indruk te krijgen van de invloed van



Figuur 1. Beschikbare, geobserveerde en theoretische spreiding van territoria Grauwe Klauwier voor enkele combinaties van vallei en jaar. Grijske cirkels duiden ooit bezette territoria aan, rode de geobserveerde van dat jaar en de blauwe de theoretisch maximale verspreide territoria.

soziale aantekking op de verspreiding van Grauwe Klauwieren werd op twee manieren getest. Eerst analyseerden we het tijdsverloop van het vestigingsproces van de Grauwe Klauwieren in de Gaume gedurende het broedseizoen van 2013 (Van Nieuwenhuysse & De Middeleer 2016b). Vervolgens onderzochten we de ruimtelijke verspreidingspatronen van de soort voor elk jaar van 1983 tot 2014 in relatie tot de aanwezige habitats, gemeten als alle ooit bezette locaties ($n=377$) in dezelfde periode.

Verspreidingspatronen

Er zijn 3 mogelijke sociale reacties: (1) afstoting die zorgt dat soortgenoten zo ver mogelijk van elkaar gaan zitten, (2) aantekking die zorgt dat ze geclusterd voorkomen, en (3) totaal neutraal dat zorgt dat ze met respect voor de minimum territoriumgrootte random gespreid voorkomen (soms dicht, soms ver, onafhankelijk van de aantallen). Omdat er geen statistische methode bestaat om de drie alternatieven ten opzichte van elkaar af te wegen, testen we of de geobserveerde verspreiding significant afwijkt van een random verdeling (Ripley's K) en ten opzichte van de maximale spreiding (NPAR1WAY).

L-functie (random verspreiding of niet)

De L-functie, een afgeleide van Ripley's K (Ripley 1977), test of de geobserveerde verdeling van de bezette locaties significant afwijkt van een random verdeling. We testen of de neiging tot willekeuri-

ge verspreiding afneemt in functie van de toenemende dichtheid. Territoriale vogels hanteren een bepaalde onderlinge minimumafstand. Het begrip random uit deze methodologie houdt evenwel geen rekening met het feit dat verschillende vogels eigenlijk nooit op dezelfde plaats kunnen gaan zitten. Vandaar een tweede test waarbij de vastgestelde verspreiding vergeleken wordt met een theoretische verspreiding waarbij de vogels op maximale afstand van elkaar gaan zitten.

Statistiek

De verspreiding van de territoria werd voor elk jaar geanalyseerd met behulp van de L-functie. Ripley's K is een statistisch middel om te testen of een geobserveerd puntenpatroon significant verschilt van een volledige random puntenverspreiding en dit op verschillende schalen. De statistiek berekent voor het geobserveerde puntenpatroon het gemiddeld aantal andere punten dat binnen een afstand r van een random gekozen punt te vinden is. Dit wordt vergeleken met simulatie van willekeurig verspreide punten (Monte Carlo simulaties) en hun onderlinge afstanden. Daarna kan er nagegaan worden of deze significant van elkaar verschillen, of niet (*spatstat* package in R). De statistiek wordt weergegeven in een grafiek in functie van de afstand r . Daarnaast worden ook nog Monte Carlo simulaties geplot (Besag & Diggle 1977) voor hetzelfde aantal punten, maar dan compleet willekeurig verspreid. Deze

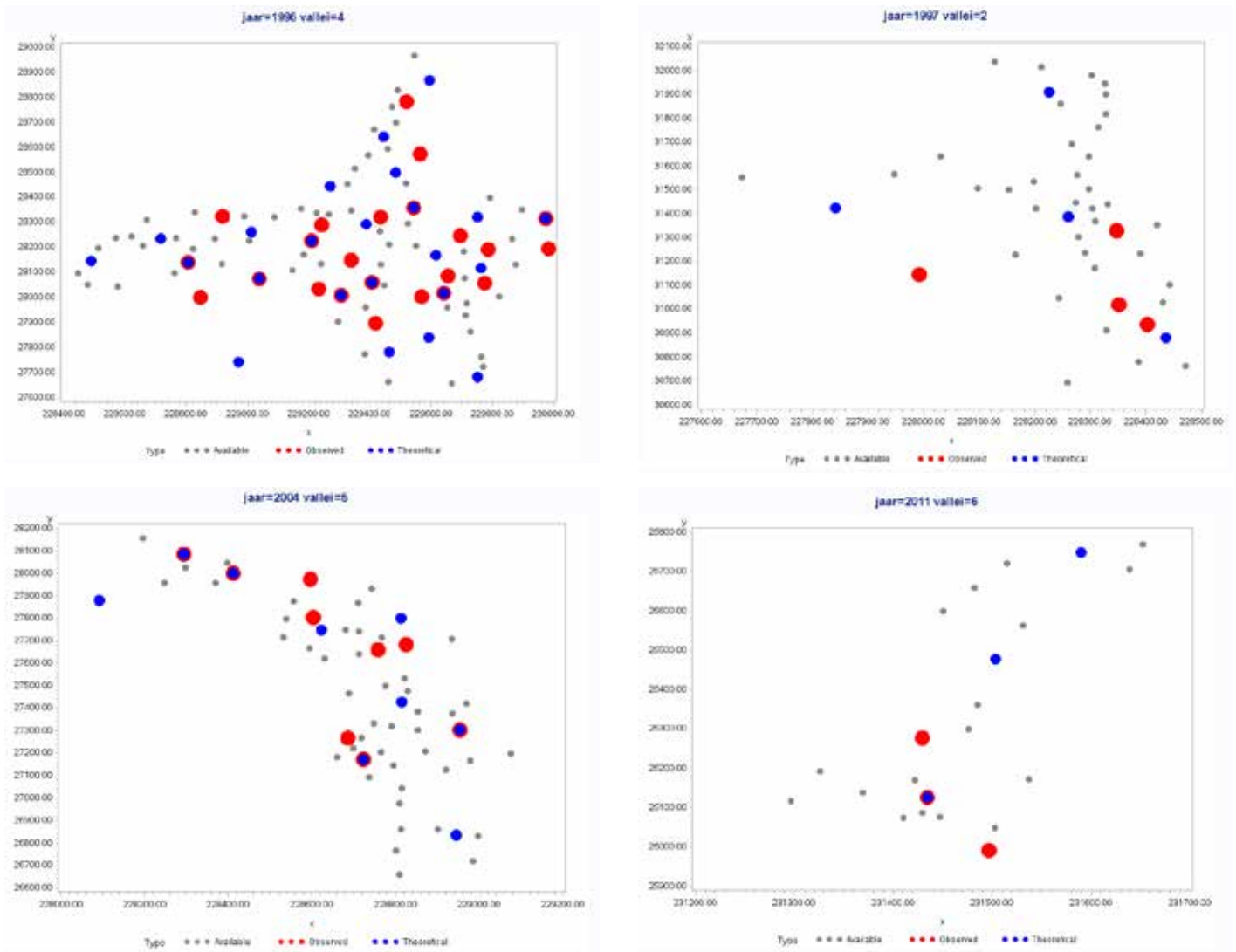


Figure 1. Available, observed and theoretical distribution of Red-Backed Shrike *Lanius collurio* territories for some valley and year combinations. Grey circles indicate ever occupied territories, red observed occupied territories for the respective year and blue the theoretical maximal spread.

simulaties vormen een significantie-envelop. Als de curve van het geobserveerde puntenpatroon boven die van de Monte-Carlo simulaties ligt, dan kunnen we de hypothese van een random patroon verwerpen op het 0,01 significantieniveau. We gebruikten hiervoor het *spatstat* package van R (Baddeley & Turner 2005).

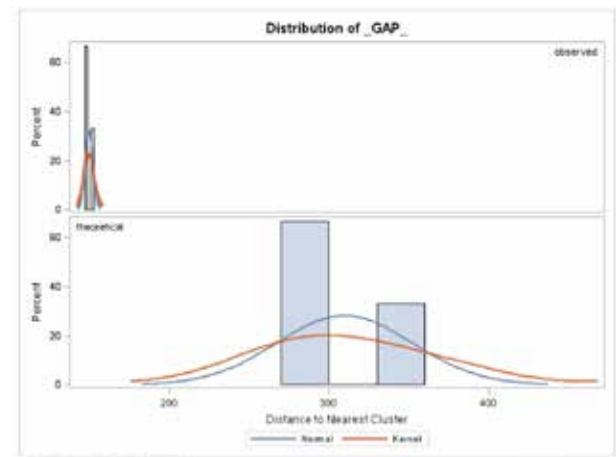
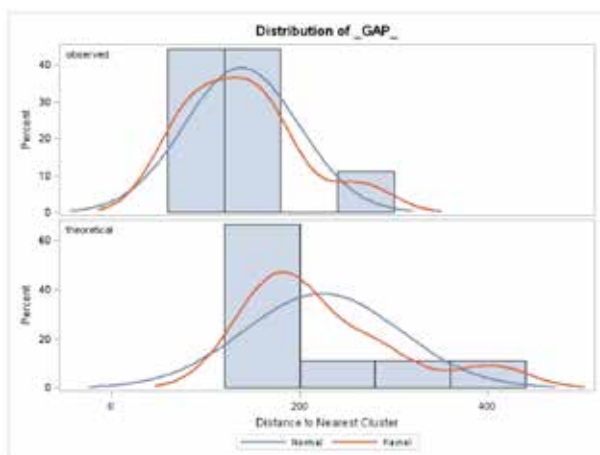
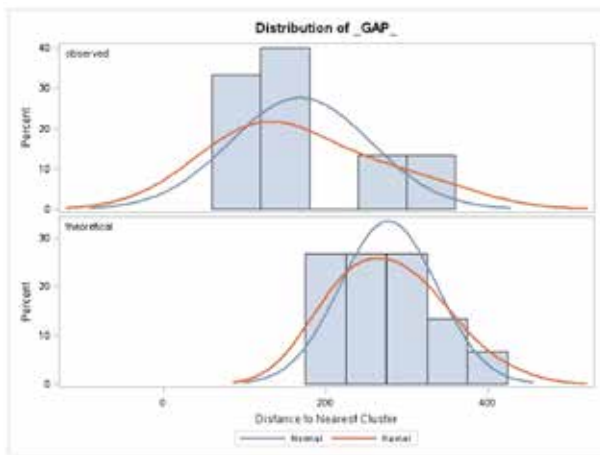
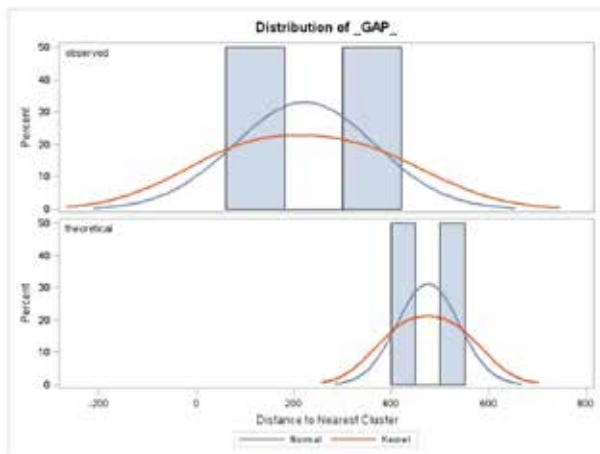
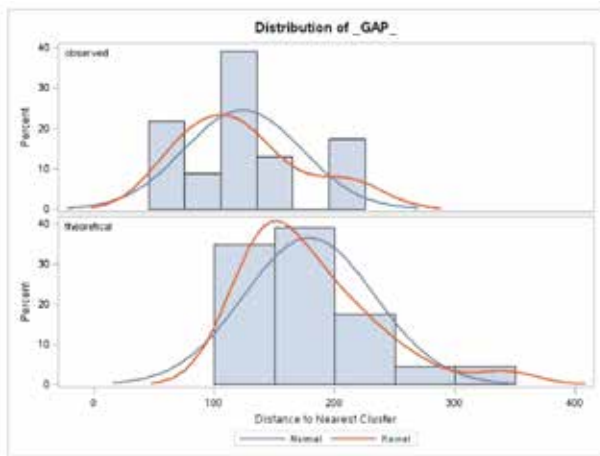
Afwijking ten opzichte van maximale spreiding (afstoting of niet)

Indien conspecifieke aantrekkende verspreiding van Grauwe Klauwieren in belangrijke mate beïnvloedt verwachten we een geclusterd voorkomen van de territoria. Dit zou natuurlijk ook het gevolg kunnen zijn van een geclusterd voorkomen van geschikte habitat (Baddeley & Turner 2005). Om hiervoor zo veel mogelijk te corrigeren, werden dichte bossen en woonkernen, die als ongeschikt habitat worden beschreven voor Grauwe Klauwieren (Kristin 1995, Brambilla *et al.* 2010), uit de analyse verwijderd. Als territoriale vogels daarentegen alleen een territorium kiezen omwille van het landschap, zonder invloed van sociale aantrekkende, dan kunnen we veronderstellen dat ze zich binnen de beschikbare habitats op een maximale afstand van elkaar zouden vestigen, teneinde zo weinig mogelijk intra-specifieke competitie te ondervinden. Testen of de geobserveerde verspreiding significant verschilt van de maximale spreiding, laat toe om vast te stellen of er een aantrekkende optreedt door soortgenoten.

Statistiek
 We gebruiken de niet-parametrische Wilcoxon-test via PROC NPAR1WAY (SAS Institute, 1999) die de *nearest-neighbour distance* van de geobserveerde verspreiding vergelijkt met die van de maximale, theoretische spreiding. Als deze theoretische verspreiding significant afwijkt van de geobserveerde, nemen we aan dat de vogels zich niet louter vestigen op basis van territorialiteit.

Maximale spreiding

De maximale, theoretische spreiding werd bepaald via *K-means clustering* (SAS Institute, 1999). Deze methode bundelt dichtbij elkaar gelegen punten en zondert verder van elkaar gelegen punten af. Door evenveel clusters te bepalen, op basis van de ooit bezette sites, als geobserveerde territoria per jaar en per vallei bekomen we evenveel clusters als territoria die zo ver mogelijk uiteen liggen. Het zwaartepunt of centroïde van elk cluster werd vervolgens gebruikt om het dichtste ooit bezette punt te vinden (identificatie van dat punt met de kortste afstand tot de artificiële cluster centroïde). De maximale spreiding zal dus evenveel ooit bezette locaties opleveren als geobserveerde waardoor we beide versies kunnen vergelijken. De theoretische, maximale spreiding weerspiegelt zo de minst concurrerende verspreiding mogelijk binnen de ooit bezette beschikbare habitats en komt overigens overeen met bestaande territoria in het veld. Deze benadering houdt in dat er zich geen grote wij-



» **Figuur 2.** Histogrammen van de *nearest neighbour distance* van de geobserveerde en theoretische verspreiding van territoria voor enkele combinaties van vallei en jaar.

» **Figure 2.** Histograms of *nearest neighbour distance* of the observed and theoretical spread of territories for some valley and year combinations.

zingen hebben voorgedaan in het habitat zoals gerooide houtkanten waar in het begin Grauwe Klauwierden geïmagineerd hebben. Dit impliceert dat voor de ruilverkavelde gebieden (zie Van Nieuwenhuysse & De Middelmeer, 2016b) mogelijk de situatie ondertussen enigszins veranderd is.

Figuur 1 illustreert de beschikbare, theoretische en geobserveerde verspreiding voor een aantal combinaties van jaar en vallei. Voor elk jaar en elke vallei werden de *nearest neighbour distance* van de geobserveerde en theoretische, maximale spreiding onderworpen aan PROC NPAR1WAY (SAS Institute, 1999). De Wilcoxon-test controleert of de distributie van de theoretische en de geobserveerde afstanden significant van elkaar afwijken. **Figuur 2** geeft een aantal voorbeelden van histogrammen van de *nearest neighbour distance* van de geobserveerde en theoretische verspreiding van territoria voor enkele combinaties van vallei en jaar. Als de beide verdelingen significant van mekaar afwijken bekijken we de respectievelijke afstanden door middel van een *box plot* (**Figuur 3**) die de gemiddelde afstand toont (ruit), het eerste (linkerkant box) en het derde kwartiel (rechtterkant box).

Tot slot werd via lineaire regressie (PROC REG, SAS Institute 1999) bekeken in welke mate het significantieniveau van de Wilcoxon-test van elk jaar een lineair verband vertoont met het geobserveerde aantal territoria per jaar per vallei.

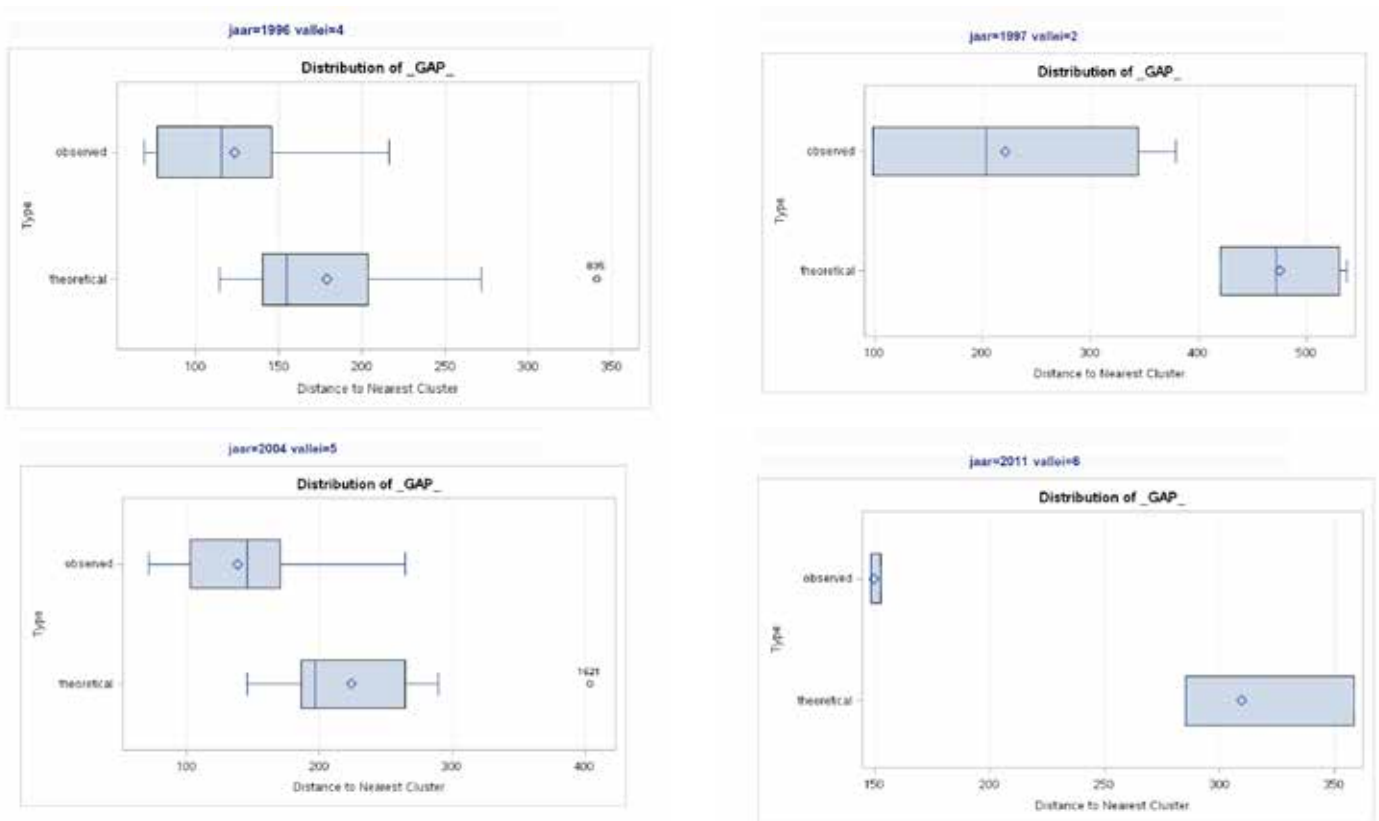
Resultaten

Random verspreiding ten opzichte van dichtheid

Onafhankelijk van de schaal werd voor de L-functie in 8 op 10 jaren een niet-random voorkomen vastgesteld. In de overige jaren werd een random verspreidingspatroon waargenomen (**Figuur 4**).

De kans dat een niet-random patroon werd geobserveerd bleek afhankelijk te zijn van de dichtheid in dat jaar in tegenstelling tot wat men zou verwachten. Bij lage dichtheid zou de clustering het opvallendste zijn en het meest afwijken van random verspreiding. Voor elke afstand r waarvoor de L-functie werd berekend, bleek de kans op een niet-random patroon significant hoger bij hogere populatiedensiteiten (voor $r=500$, $t=5,65$ $p<0,0001$; voor $r=1000$, $t=4,06$ $p=0,0009$; voor $r=1500$, $t=4,32$ $p=0,0003$) (**Figuur 5**). Zodra de kaap van 2 à 2,5 territoria per km^2 overschreden wordt, is de kans groter om een niet-random verspreiding waar te nemen.

Als sociale aantrekkingsgrootte is, dan verwachten we dat bij minder vogels een verspreiding van territoria in groepjes die relatief dichter



】 **Figuur 3.** Box plots van de *nearest neighbour distance* van de geobserveerde en theoretische verspreiding van territoria voor enkele combinaties van vallei en jaar.

】 **Figure 3.** Box plots of *nearest neighbour distance* of observed and theoretical distribution of territories for some valley and year combinations.

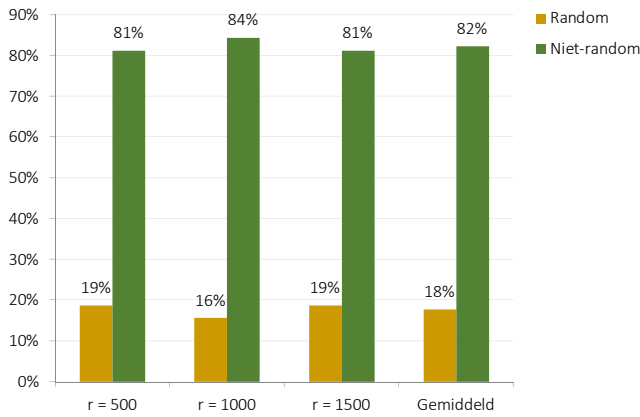


】 **Grauwe Klauwier** *Lanius collurio* mannetje. 17 mei 2017. Harzé (Lg)
(Foto: René Dumoulin)

bij elkaar zitten ten opzichte van de vrije ruimte tussenin opvallend gaat worden, terwijl bij meer vogels de ruimte sowieso meer gelijkmatig opgevuld wordt en aantrekking minder opvallend is. Eens boven 2 territoria per km² kunnen de vogels niet langer willekeurig verdeeld zitten omdat er onvoldoende vrije ruimte over blijft om random, vrije paartjes te kunnen toevoegen aan de populatie. De L-test gaat vooral na of er beïnvloeding is van het aanwezig aantal territoria op de plaats waar de volgende vogel zich random kan vestigen. Bij lage aantallen heeft een bijkomende vogel veel vrije ruimte om zich te vestigen. Bij hoge aantallen is veel van de ruimte al ingenomen door territoria en een bijkomende vogel wordt beïnvloed in zijn keuze door plaatsgebrek en kan zich dus niet random vestigen.

Afwijking ten opzichte van maximale spreiding

Omdat de valleien gescheiden worden door bossen of dorpen is een analyse van het ganse gebied wellicht niet gedetailleerd genoeg. Daarom hebben we meer in detail getest per jaar en per vallei. De geobserveerde spreiding werd getest ten opzichte van de theoretische maximale spreiding. Via de Wilcoxon-test werd gekeken in welke mate de verdeling van de geobserveerde spreiding van *nearest neighbour distance* per jaar en per cluster significant afweek van de verdeling van de theoretische maximale spreiding van *nearest neighbour distance*. **Figuur 6** geeft een overzicht van de verschillende testen en de mate waarin de geobserveerde *nearest neighbour distance* significant afwijkt van de theoretische maximale spreiding. **Figuur 7** illustreert de dichtheidsafhankelijkheid van de afwijking ten opzichte van de theoretische, maximale spreiding of clustering per vallei. Elk punt stelt een Wilcoxon-probabiliteit (P-waarde) voor voor een jaar en een vallei.



Figuur 4. Procentuele weergave van het aantal jaar dat een random (oker) respectievelijk een niet-random (groen) verspreiding werd waargenomen voor de verschillende schalen waarvoor de L-functie werd afgelezen.

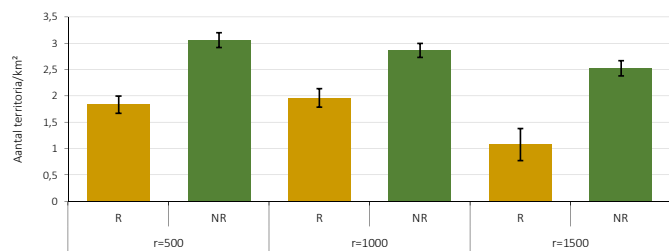
Figure 4. Percentage representation of the year count with a respective random (ocher) and non-random (green) distribution observed for the different spatial scales for which the L-function was calculated.

Discussie

Ondanks het feit dat verhoogde lokale densiteiten van Grauwe Klauwieren een negatief effect leken te hebben op het broedsucces (Müller *et al.* 2005, Schaub *et al.* 2013), werd in 8 op 10 jaren een niet-random verspreidingspatroon waargenomen. Een geaggregeerde verspreiding werd ook bij andere populaties van Grauwe Klauwier gevonden (Bibby 1973, Jakober & Stauber 1987, 1988) alsook bij andere soorten van het geslacht *Lanius* (Ettersson 2000, Iseemann *et al.* 2000, Ettersson 2003).

De L-functie die gebruikt werd om de verspreidingspatronen te analyseren is ontwikkeld om clustering te detecteren die ontstaat als gevolg van interacties met soortgenoten. Ze gaat uit van een studiegebied met uniforme habitatkwaliteit. Elk deel van de oppervlakte zou dus evenveel kans hebben om Grauwe Klauwieren aan te trekken. Indien er in dat geval een clustering van territoria ontstaat, dan zou deze volledig te wijten zijn aan het effect van conspecificke aantrekking (Stamps 1988, Scott & Lee 2013).

In onze analyses werd echter maar een ruwe onderverdeling gemaakt tussen geschikt en ongeschikt habitat. Aangezien we geen extra habitatparameters in rekening brachten, is het waarschijnlijk dat de geobserveerde verspreidingspatronen ook beïnvloed worden door landschapparameters, zoals de aanwezigheid van geschikte neststruiken. Clustering van territoria bleek afhankelijk van de densiteit aan territoria in dat jaar. Hoe hoger de densiteiten, hoe hoger de kans op geclusterde territoria. Er lijkt een drempelwaarde te bestaan tussen 2 en 2,5 territoria per km² vanaf wanneer clustering optreedt volgens Ripley. Bij lage densiteiten gaan koppels meer gespreid, dus verder van elkaar voorkomen in tegenstelling tot wat men zou ver-



Figuur 5. Per schaal worden de gemiddelde densiteiten weergegeven waarop een random en een niet-random patroon gevonden werd.

Figure 5. Average densities per spatial scale for which a random respectively a non-random pattern was found.

wachten bij een sterke sociale aantrekking. Om enkel en alleen het effect van aantrekking door soortgenoten te kunnen testen, moeten er meer details over habitatkwaliteit in het gebied in het model opgenomen worden. Dit doen we door de theoretische verspreiding te nemen op basis van alle ooit bezette sites in de periode 1983-2014.

Analoog zien we een geclusterd verspreidingspatroon bij grotere aantallen via de theoretische ten opzichte van de geobserveerde *nearest neighbour distance*. De kans op clustering neemt systematisch toe met het aantal geobserveerde territoria. Door deze dichtheidsafhankelijkheid komen de kleinere valleien amper tot significantie ondanks het gebruik van een niet-parametrische test waarbij het aantal observaties geen invloed heeft op de test. Het feit dat de clustering afhangt van de dichtheid wijst op een asociale component van het vestigingsgedrag omdat we net bij lage dichtheden groepering beter zouden moeten kunnen opmerken. Bij hogere dichtheden kan clustering optreden omdat het aantal beschikbare plaatsen stilaan opgevuld. Voor lagere aantallen zien we hogere P-waarden en dus minder significantie. We zien ook geen lineaire toename met de dichtheid voor deze kleinere valleien. **Figuur 7** illustreert per vallei de relatie tussen de P-waarden van de Wilcoxon-test en het aantal geobserveerde territoria per jaar. Voor grotere dichtheden zien we lagere P-waarden en dus meer significante verschillen tussen geobserveerde en maximale *nearest neighbour distances*.

Als ze kunnen (als de ruimte er is) gaan Grauwe Klauwieren dus liever alleen zitten. Bij lage densiteiten verspreiden individuen zich over het gebied om competitie tegen te gaan, maar bij hoge densiteiten gaan ze ofwel clusteren rond de beste habitatspots ofwel automatisch clusteren wegens plaatsgebrek. Als er effectief sociale clustering optreedt zouden we die vooral verwachten in de beste habitats bij lage densiteiten en niet bij hoge densiteit waarbij het competitieve aspect overheerst.

| Jaar | Aantal Geobserveerd | | | | | | Totaal |
|---------------|------------------------|----------|----------|---------------------|----------|----------|--------|
| | Zonder ruilverkaveling | | | Met ruilverkaveling | | | |
| | Vallei 1 | Vallei 2 | Vallei 3 | Vallei 4 | Vallei 5 | Vallei 6 | |
| 1983 | 1 | 1 | 2 | 2 | 0 | 0 | 6 |
| 1984 | 2 | 3 | 3 | 3 | 0 | 0 | 11 |
| 1985 | 1 | 3 | 4 | 7 | 3 | 0 | 18 |
| 1986 | 3 | 3 | 10 | 5 | 5 | 0 | 26 |
| 1987 | 2 | 6 | 9 | 8 | 5 | 0 | 30 |
| 1988 | 1 | 4 | 11 | 7 | 6 | 0 | 29 |
| 1989 | 2 | 4 | 11 | 8 | 5 | 1 | 31 |
| 1990 | 3 | 3 | 9 | 7 | 4 | 1 | 27 |
| 1991 | 1 | 3 | 7 | 3 | 5 | 0 | 19 |
| 1992 | 1 | 3 | 11 | 10 | 7 | 0 | 32 |
| 1993 | 1 | 4 | 13 | 14 | 11 | 0 | 43 |
| 1994 | 1 | 4 | 15 | 10 | 14 | 0 | 44 |
| 1995 | 2 | 5 | 11 | 20 | 9 | 6 | 53 |
| 1996 | 1 | 5 | 16 | 23 | 10 | 4 | 59 |
| 1997 | 2 | 4 | 14 | 19 | 7 | 4 | 50 |
| 1998 | 2 | 1 | 15 | 19 | 10 | 2 | 49 |
| 1999 | 2 | 2 | 13 | 16 | 14 | 3 | 50 |
| 2000 | 1 | 4 | 21 | 12 | 10 | 6 | 54 |
| 2001 | 0 | 3 | 17 | 7 | 8 | 4 | 39 |
| 2002 | 0 | 1 | 17 | 8 | 6 | 4 | 36 |
| 2003 | 0 | 5 | 20 | 15 | 6 | 3 | 49 |
| 2004 | 1 | 7 | 19 | 12 | 9 | 4 | 52 |
| 2005 | 1 | 4 | 14 | 9 | 4 | 3 | 35 |
| 2006 | 1 | 5 | 19 | 11 | 4 | 3 | 43 |
| 2007 | 0 | 5 | 19 | 13 | 4 | 3 | 44 |
| 2008 | 0 | 3 | 16 | 12 | 8 | 3 | 42 |
| 2009 | 0 | 5 | 17 | 13 | 1 | 2 | 38 |
| 2010 | 0 | 4 | 16 | 15 | 3 | 0 | 38 |
| 2011 | 0 | 5 | 18 | 14 | 1 | 3 | 41 |
| 2012 | 1 | 5 | 26 | 15 | 4 | 1 | 52 |
| 2013 | 1 | 7 | 19 | 17 | 5 | 3 | 52 |
| 2014 | 1 | 6 | 16 | 8 | 3 | 3 | 37 |
| Totaal aantal | 35 | 127 | 448 | 362 | 191 | 66 | 1229 |



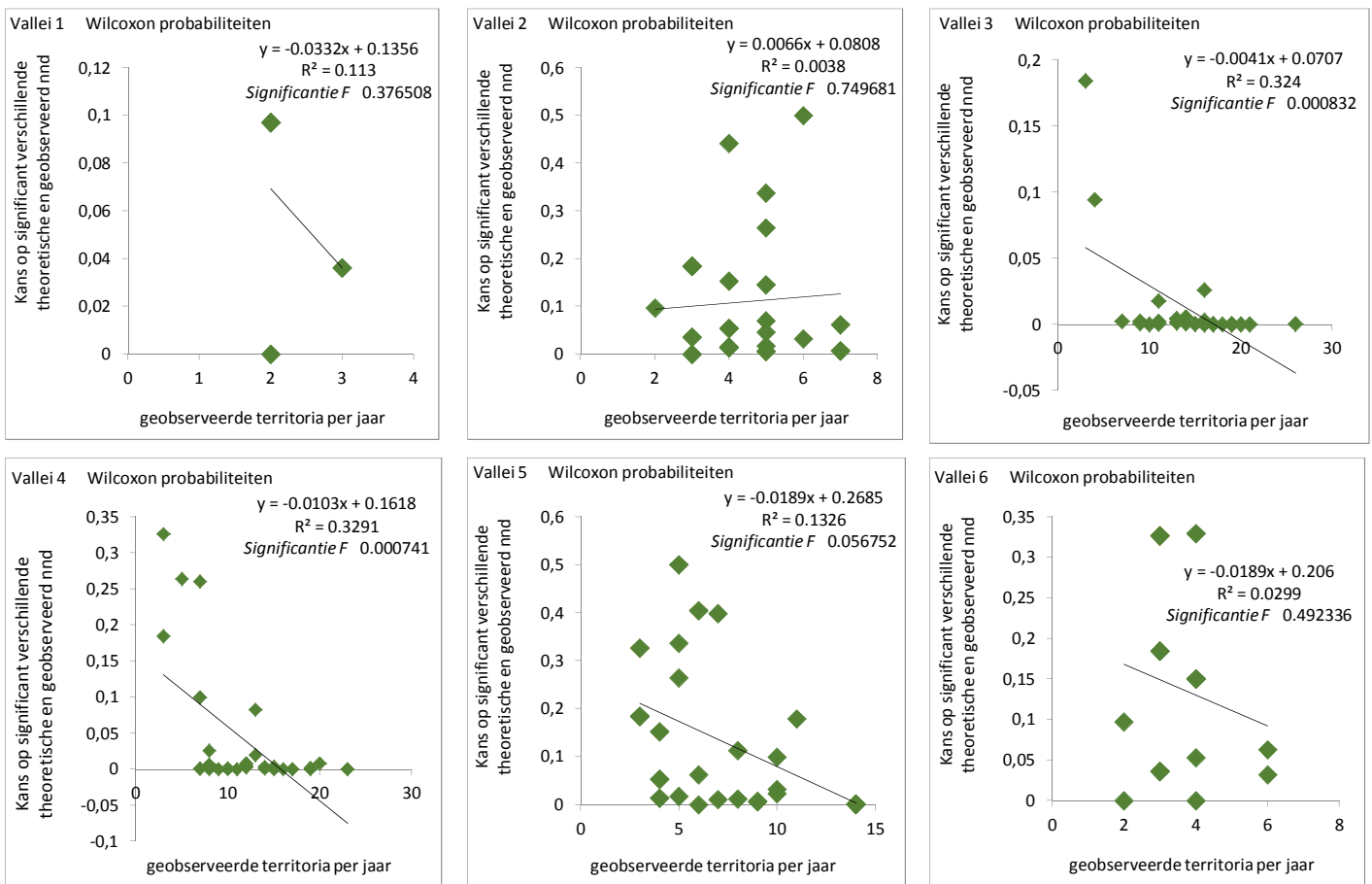
► Grauwe Klauwier juveniel. 9 augustus 2017. Bohan (Na) (Foto: Frederik Noppe)

| Jaar | Verschillen gemiddelde nearest neighbour distance geobserveerde min maximale spreiding (m) | | | | | |
|----------------|--|----------|----------|---------------------|----------|----------|
| | Zonder ruilverkaveling | | | Met ruilverkaveling | | |
| | Vallei 1 | Vallei 2 | Vallei 3 | Vallei 4 | Vallei 5 | Vallei 6 |
| 1983 | - | - | - | - | - | - |
| 1984 | - | 116 | 1200 | 84 | - | - |
| 1985 | - | 46 | 1178 | 247 | 156 | - |
| 1986 | 331 | 280 | 594 | 99 | 193 | - |
| 1987 | - | 117 | 531 | 169 | -34 | - |
| 1988 | - | 111 | 381 | 153 | 29 | - |
| 1989 | - | 242 | 458 | 169 | -37 | - |
| 1990 | 348 | 64 | 594 | 71 | 143 | - |
| 1991 | - | 282 | 756 | 255 | 68 | - |
| 1992 | - | 157 | 368 | 117 | 20 | - |
| 1993 | - | 305 | 327 | 57 | 11 | - |
| 1994 | - | 356 | 355 | 169 | 60 | - |
| 1995 | - | 47 | 377 | 53 | 102 | 18 |
| 1996 | - | 228 | 358 | 55 | 44 | 63 |
| 1997 | - | 254 | 316 | 88 | 107 | -40 |
| 1998 | - | - | 342 | 66 | 78 | - |
| 1999 | - | - | 366 | 110 | 56 | 92 |
| 2000 | - | 33 | 288 | 98 | 63 | 41 |
| 2001 | - | 35 | 312 | 215 | 29 | 58 |
| 2002 | - | - | 349 | 242 | 138 | 80 |
| 2003 | - | 60 | 320 | 109 | 44 | 5 |
| 2004 | - | 92 | 306 | 111 | 86 | -5 |
| 2005 | - | 289 | 173 | 207 | 327 | 32 |
| 2006 | - | 53 | 264 | 175 | 210 | 149 |
| 2007 | - | 160 | 256 | 96 | 132 | 122 |
| 2008 | - | 142 | 270 | 98 | 108 | 41 |
| 2009 | - | 137 | 306 | 65 | - | - |
| 2010 | - | 209 | 249 | 114 | 120 | - |
| 2011 | - | 114 | 301 | 105 | - | 160 |
| 2012 | - | 90 | 208 | 89 | 271 | - |
| 2013 | - | 126 | 296 | 98 | 107 | 149 |
| 2014 | - | 62 | 384 | 183 | 191 | 209 |
| Aantal geteste | 2 | 28 | 31 | 31 | 28 | 16 |

| Jaar | Probabiliteit verschillende distributie nearest neighbour distance geobserveerde versus maximale spreiding (P-waarde Wilcoxon test (Left Sided) Normal Approximation) | | | | | |
|----------------|---|----------|----------|---------------------|----------|----------|
| | Zonder ruilverkaveling | | | Met ruilverkaveling | | |
| | Vallei 1 | Vallei 2 | Vallei 3 | Vallei 4 | Vallei 5 | Vallei 6 |
| 1983 | - | - | - | - | - | - |
| 1984 | - | 0,18 | 0,18 | 0,33 | - | - |
| 1985 | - | 0,00 | 0,09 | 0,00 | 0,18 | - |
| 1986 | 0,04 | 0,04 | 0,00 | 0,26 | 0,02 | - |
| 1987 | - | 0,03 | 0,00 | 0,03 | 0,50 | - |
| 1988 | - | 0,05 | 0,00 | 0,10 | 0,00 | - |
| 1989 | - | 0,05 | 0,00 | 0,01 | 0,50 | - |
| 1990 | 0,04 | 0,00 | 0,00 | 0,26 | 0,15 | - |
| 1991 | - | 0,04 | 0,00 | 0,18 | 0,34 | - |
| 1992 | - | 0,18 | 0,00 | 0,00 | 0,40 | - |
| 1993 | - | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,18 | - |
| 1994 | - | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - |
| 1995 | - | 0,34 | 0,02 | 0,01 | 0,01 | 0,03 |
| 1996 | - | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,10 | 0,15 |
| 1997 | - | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| 1998 | - | - | 0,00 | 0,00 | 0,02 | - |
| 1999 | - | - | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,04 |
| 2000 | - | 0,44 | 0,00 | 0,01 | 0,03 | 0,06 |
| 2001 | - | 0,18 | 0,00 | 0,00 | 0,11 | 0,15 |
| 2002 | - | - | 0,00 | 0,00 | 0,06 | 0,05 |
| 2003 | - | 0,26 | 0,00 | 0,00 | 0,40 | 0,33 |
| 2004 | - | 0,06 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,33 |
| 2005 | - | 0,01 | 0,01 | 0,00 | 0,01 | 0,33 |
| 2006 | - | 0,07 | 0,00 | 0,00 | 0,05 | 0,18 |
| 2007 | - | 0,02 | 0,00 | 0,02 | 0,01 | 0,18 |
| 2008 | - | 0,18 | 0,00 | 0,01 | 0,01 | 0,33 |
| 2009 | - | 0,01 | 0,00 | 0,08 | - | - |
| 2010 | - | 0,15 | 0,03 | 0,00 | 0,18 | - |
| 2011 | - | 0,15 | 0,00 | 0,00 | - | 0,04 |
| 2012 | - | 0,05 | 0,00 | 0,00 | 0,05 | - |
| 2013 | - | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,26 | 0,18 |
| 2014 | - | 0,50 | 0,00 | 0,01 | 0,33 | 0,04 |
| Aantal geteste | 2 | 28 | 31 | 31 | 28 | 16 |

► Figuur 6. Overzicht van de respectievelijke Wilcoxon-testen en de mate waarin de geobserveerde nearest neighbour distance significant afwijkt van de theoretische, maximale spreiding.

► Figure 6: Overview of the respective Wilcoxon-tests and the degree in which the observed nearest neighbour distance differs significantly from the theoretical, maximal spread.



Figuur 7. Regressie van de respectievelijke kans op verschillen tussen de geobserveerde *nearest neighbour distance* ten opzichte van de theoretische, maximale spreiding versus het aantal geobserveerde territoria per jaar. (A-F: Vallei 1 - Vallei 6).

Figure 7. Regression of the respective probability for differences between the observed *nearest neighbour distances* and the theoretical, maximal spread versus the number of observed territories per year. (A-F: Valley 1 - Valley 6).

Naast habitatgeschiktheid en conspecifieke aantrekking kunnen verspreidingspatronen van Grauwe Klauwieren ook beïnvloed worden door interacties met andere soorten. De aanwezigheid van potentiële predatoren kan bijvoorbeeld een invloed uitoefenen op de territoriumkeuze. Grauwe Klauwieren mijden broedlocaties die dicht tegen nesten van kraaien, gaaien en andere predatoren gelegen zijn (Söderström 2001, Roos & Pärt 2004). Variaties in aantallen predatoren kunnen ook een invloed hebben op de druk om met meer op beperktere oppervlakte bijeen te broeden.

Dankwoord

Deze bijdrage is gebaseerd op het Master proefschrift van Lore De Middelmeer waarvoor haar in 2015 de eerste Ornithologieprijs Wim Dings 'De Wielewaal' werd uitgereikt (zie www.uantwerpen.be/ornithologieprijs). Het proefschrift werd voor dit artikel herwerkt door begeleider Dries Van Nieuwenhuysse en Lore.

Na 36 jaar kwam in 2015 een einde aan het lange termijn onderzoek naar Grauwe Klauwieren in de Gaume. Aangezien er geen geïnteresseerde vrijwilligers waren om dit werk verder te zetten, werd besloten alle resterende materiaal nog zo veel mogelijk te publiceren. Dit laatste artikel zien we dan ook als kers op de taart.

Om in schoonheid te eindigen zijn we qua statistiek deze keer wel erg diep moeten gaan. Graag speciale dank aan Marc Herremans, Koen Knapen, Koen Steenhoudt, Kenneth en Eef Van den Bergh voor hun suggesties om tot een werkbare, reproduceerbare oplossing te komen voor de maximale spreiding en bijkomende statistische testen. Het is hoopgevend dat mensen nog steeds vrijwillig tot het

uiterste willen gaan uit liefde voor het vak, de wetenschap en de vriendschap. De biologische wetenschap kan gelukkig nog steeds zo mooi zijn.

Het was met veel genoeg een half leven hieraan te wijden en een jongensdroom van een 14-jarige jonge enthousiasteling na te streven. In de hoop dat dit als voorbeeld kan dienen voor een volgende generatie (amateur-)biologen. Dat half leven vol klauwieren is natuurlijk alleen maar mogelijk geweest dankzij tal van helpers, sympathisanten en gelijkgestemden waar Dries veelal samen mee is opgegroeid. Alles dient dan ook beschouwd te worden als de vrucht van iedereen die hier ooit aan meegewerkt heeft. En dat is onbetaalbaar. Bedankt hiervoor.

Dries Van Nieuwenhuysse, Speistraat 17, B- 9550 Herzele
(corresponderend auteur; dries_van_nieuwenhuysse@hotmail.com)
Lore De Middelmeer, Speistraat 13, B- 9550 Herzele

Referenties

- Baddeley, A. & Turner, R. (2005) Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. 12, 1-42. <http://www.jstatsoft.org/v12/i06/>
- Besag, J. & Diggle, P.J. 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Journal of Applied Statistics* 26: 327-333.
- Bibby, C. 1973. The Red-backed Shrike - A vanishing British species. *Bird Study* 20: 103-110.
- Brambilla, M., Casale, F., Bergero, V., Bogliani, G., Crovetto, G.M., Falco, R., Roati, M. & Negri, I. 2010. Glorious past, uncertain present, bad future? Assessing effects of land-use changes on habitat suitability for a threatened farmland bird species. *Biological Conservation* 143: 2770-2778.
- Etterson, M.A. 2000. Monte Carlo simulation tests for non-randomness in the spatial distribution of breeding shrikes. *Ring* 22: 173-179.
- Etterson, M.A. 2003. Conspecific attraction in Loggerhead Shrikes: implications for habitat conservation and reintroduction. *Biological Conservation* 114: 199-205.
- Isenmann, P., Debout, G. & Lepley, M. 2000. La Pie-grièche à Poitrine Rose *Lanius minor* nicheuse à Montpellier (sud France). *Alauda* 68: 123-131.
- Jakober, H. & Stauber, W. 1987. Dispersionsprozesse in einer Neuntöter-Population. *Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* 48: 119-130.
- Jakober, H. & Stauber, W. 1988. Zur Bestandssituation des Neuntöters (*Lanius collurio*) am nördlichen Albrand bei Geislingen. *Ornithologische Jahreshefte für Baden-Württemberg* 4: 83-87.
- Kristin, A. 1995. Why the Lesser Grey Shrike (*Lanius minor*) survives in Slovakia: Food and habitat preferences, breeding biology. *Folia Zoologica* 44: 325-334.
- Moller, A.P. 1991. Density-dependent extra-pair copulations in the swallow *Hirundo rustica*. *Ethology* 87: 316-329.
- Muller, K.L., Stamps, J.A., Krishnan, V.V. & Willits, N.H. 1997. The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes aedon*). *The American Naturalist* 150: 650-661.
- Müller, M., Pasinelli, G., Schiegg, K., Spaar, R. & Jenni, L. 2005. Ecological and social effects on reproduction and local recruitment in the Red-backed shrike. *Oecologia* 143: 37-50.
- Ripley, B.D. 1977. Modeling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society Series B - Methodological* 39: 172-212.
- Roos, S. & Pärt, T. 2004. Nest predators affect spatial dynamics of breeding Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*). *Journal of Animal Ecology* 73: 117-127.
- SAS Institute Inc. 1999. SAS/STAT® User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Schaub, M., Jakober, H. & Stauber, W. 2013. Strong contribution of immigration to local population regulation: evidence from a migratory passerine. *Ecology* 94: 1828-1838.
- Scott, T.A. & Lee, P.Y. 2013. Reconciling social interaction with habitat selection in territorial species. *Theory in Biosciences* 132: 41-46.
- Söderström, B. 2001. Seasonal change in Red-backed Shrike *Lanius collurio* territory quality - the role of nest predation. *Ibis* 143: 561-571.
- Stamps, J.A. 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *American Naturalist* 131: 329-347.
- Stewart, S.L.M., Westneat, D.F. & Ritchison, G. 2010. Extra-pair paternity in Eastern Bluebirds: effects of manipulated density and natural patterns of breeding synchrony. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 463-473.
- Van Nieuwenhuysse, D. & De Middelée, L. 2016a. Effect van ruilverkaveling op populatie Grauwe Klauwier in de Gaume (1983-2015). *Natuur.oriolus* 82(2): 37-41.
- Van Nieuwenhuysse, D. & De Middelée, L. 2016b. Aankomstpatronen en specifieke gedragingen van de Grauwe Klauwier in de Gaume in de lente. *Natuur.oriolus* 82(4): 123-131.

Samenvatting – Summary – Résumé

De verspreiding van een territoriale soort als de Grauwe Klauwier wordt bepaald door een combinatie van habitatgeschiktheid en interacties met soortgenoten. Dit onderzoek behandelde de eventuele clustering van de territoria van de Grauwe Klauwier, en daarnaast ook het sociaal gedrag van deze soort.

Grauwe Klauwieren blijken elkaar meer aan te trekken bij de vestiging in hun broedgebied naarmate de dichtheden toenemen. In 8 op 10 onderzoeksjaren (1983-2014) werd een niet-random verspreiding aangetroffen, onafhankelijk van de verspreiding van historisch ooit bezette habitats. Het vestigingsproces in de lente van 2013 verliep bovendien niet random tussen de verschillende valleien (Van Nieuwenhuysse & De Middelée, 2016b). Mannetjes groepeerden zich op een dichtheidsafhankelijke manier naarmate er meer territoria bezet werden. Zo lijkt het clusteringsgedrag te verklaren als competitief gedrag om de beste habitats te pakken te krijgen, eerder dan als een gevolg van sociale aantrekkingskracht. In het geval van lage dichtheden kiezen de vogels ervoor om zich niet gegroepeerd maar willekeurig of wel zo ver mogelijk van elkaar te verspreiden. Deze dichtheidsafhankelijkheid doet ons besluiten dat de kwaliteit van de geclusterde habitats louter op basis van de landschapsparameters wordt ingeschat door de Grauwe Klauwier en dat het groepeeringsgedrag bij hogere dichtheden wordt veroorzaakt door competitie voor voedsel, broedplekken en uitkijkposten voor jacht op de meest geschikte plaatsen binnen de geschikte habitatvlekken.

Clustered distribution of Red-Backed Shrike in the Gaume (Lx)

The distribution of a territorial species like the Red-Backed Shrike *Lanius collurio* is determined by a combination of habitat suitability and conspecific interactions. This research studies possible clustering of territories and the social behaviour of the species. Red-Backed Shrikes seem to attract each other when settling in their breeding quarters when densities increase. In 8 out of 10 study years between 1983 and 2014 a non-random distribution was observed, independent of the distribution of the ever occupied habitats. The settlement process occurred non-

randomly too in the spring of 2013. Males aggregated when densities increased. The clustering behaviour seems explicable as competitive behaviour to acquire the best habitats, rather than as a consequence of social attraction. On low densities the birds do not settle aggregated but randomly or even as far as possible from each other. This density-dependence makes us conclude that the quality of the clustered habitats, as seen by Red-Backed Shrikes is rather induced by the landscape characteristics. The clustering behaviour at higher densities is caused by conspecific competition for resources within clustered habitats.

Distribution en noyaux de la Pie-grièche écorcheur dans la Gaume (Lx)

La répartition d'une espèce territoriale telle que la Pie-Grièche écorcheur *Lanius collurio* est déterminée par une combinaison d'aptitudes à l'habitat et par des interactions avec les congénères. Cette étude a porté sur le regroupement éventuel des territoires de la Pie-grièche écorcheur ainsi que sur le comportement social de cette espèce.

Les Pie-grièches écorcheurs semblent s'attirer lors de l'établissement dans leur aire de reproduction à mesure que les densités augmentent. Dans 82% des années de recherche (1983-2014), une répartition non aléatoire a été constatée, quelle que soit la répartition des habitats historiquement occupés. En outre, le processus d'installation au printemps de 2013 ne s'est pas déroulé au hasard entre les diverses vallées (Van Nieuwenhuysse & De Middelée, 2016b). Les mâles se sont regroupés selon la densité, à mesure que de plus en plus de territoires ont été occupés. Ainsi, le comportement de regroupement semble s'expliquer comme un comportement concurrentiel pour obtenir les meilleurs habitats plutôt que par l'attraction sociale. Dans le cas de densités faibles, les oiseaux choisissent de ne pas se grouper mais de se disperser de façon aléatoire, largement éparpillés. Cette dépendance à la densité nous fait conclure que la qualité des habitats en noyaux n'est interprétée par la Pie-grièche écorcheur qu'à partir des paramètres du paysage et que le comportement de regroupement lors de densités plus élevées est causé par la concurrence pour les ressources dans les habitats en noyaux.