

Factoren die van invloed zijn op de ontwikkeling van weidevogelpopulaties



Factoren die van invloed zijn op de ontwikkeling van weidevogelpopulaties

Belangrijke factoren tijdens de trek, de invloed van waterpeil op voedselbeschikbaarheid en graslandstructuur op kuikenoverleving

Eds.
Wolf Teunissen
Eddy Wymenga



SOVON-onderzoeksrapport 2011/10
A & W-rapport 1532
Alterra rapport 2187
Dit rapport is samengesteld
in opdracht van Directie Kennis,
Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit



COLOFON

© SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen, Bureau Altenburg & Wymenga, Veenwouden en Alterra, Wageningen

Dit rapport is samengesteld in opdracht van Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.

Wijze van citeren gehele rapport:

Teunissen, W.A. & Wymenga, E. (Eds.) 2011. Factoren die van invloed zijn op de ontwikkeling van weidevogelpopulaties. Belangrijke factoren tijdens de trek, de invloed van waterpeil op voedselbeschikbaarheid en graslandstructuur op kuikenoverleving. SOVON onderzoeksrapport 2011/10. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen. A&W-rapport 1532. Bureau Altenburg & Wymenga, Veenwouden. Alterra rapport 2187, Alterra, Wageningen.

Wijze van citeren delen bijv. hoofdstuk 2:

Hooijmeijer, J., Bruinzeel, L. W., Kamp, J. van der, Piersma, Th. & Wymenga, E. 2011. Grutto's onderweg. pp. 15-54. *In*: Teunissen, W.A. & Wymenga, E. (Eds.) 2011. Factoren die van invloed zijn op de ontwikkeling van weidevogelpopulaties. Belangrijke factoren tijdens de trek, de invloed van waterpeil op voedselbeschikbaarheid en graslandstructuur op kuikenoverleving. SOVON onderzoeksrapport 2011/10. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen. A&W-rapport 1532. Bureau Altenburg & Wymenga, Veenwouden. Alterra rapport 2187, Alterra, Wageningen.

Niets uit dit rapport mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van SOVON en/of de opdrachtgever.

ISSN: 1382-6271

SOVON Vogelonderzoek Nederland
Natuurplaza (gebouw Mercator 3)
Toernooiveld 1
6525 ED Nijmegen
Tel: 024 7410410
E-mail: info@sovon.nl
Homepage: www.sovon.nl

Inhoud

Samenvatting	5
Dankwoord	7
1. Inleiding	9
1.1. Achtergrond	9
1.1.1. Kennis voor weidevogelbescherming	9
1.1.2. Sturende factoren in de jaarcyclus	9
1.2. Vraagstelling en doel	9
2. Grutto's onderweg	13
2.1. Inleiding	13
2.1.1. Vraagstellingen	13
2.2. Materiaal en methode	15
2.2.1. Satelliet telemetrie	15
2.2.2. Implanteren zenders	15
2.2.3. Veldonderzoek Guinee-Bissau	19
2.3. Resultaten	20
2.3.1. Functioneren van de zenders	20
2.3.2. Betrouwbaarheid van de peilingen: calibratie op de grond	21
2.3.3. Implantatie in het broedseizoen	21
2.3.4. Wegtrek uit Nederland	22
2.3.5. Overleving en aankomst in Nederland	23
2.3.6. De complete jaarcyclus	24
2.3.7. Grutto's in Guinee-Bissau	29
2.3.8. Individuele patronen	34
2.4. Discussie	36
2.4.1. Belangrijkste bevindingen	36
2.4.2. Effecten van geïmplanteerde zenders	37
2.4.3. Dynamiek in de verspreiding en aantallen in West-Afrika	38
2.5. Conclusies	40
3. Het belang van waterpeil en bemesting voor de voedsel-beschikbaarheid van weidevogels	41
3.1. Achtergrond	41
3.2. Materiaal en methode	42
3.2.1. Studiegebieden en behandelingen	42
3.2.2. Gemeten variabelen	44
3.2.3. Vogelobservaties	45
3.2.4. Conditie van Grutto's in de loop der tijd	46
3.2.5. Analyse	46
3.3. Resultaten	47
3.3.1. Weersomstandigheden	47
3.3.2. Effecten van waterpeilverhoging en bemesting	47
3.3.3. Variabelen die het voorkomen van prooidieren en vegetatiehoogte verklaren	51
3.3.4. Het voorkomen van weidevogels op de proefvlakken	52
3.3.5. Factoren die het foerageersucces van Grutto's verklaren	53
3.3.6. Veranderingen in de conditie van Grutto's	55
3.4. Discussie	55
3.4.1. Effect van de experimentele behandeling op waterpeil en bodemovocht	56
3.4.2. Effecten van waterpeilverhoging en bemesting op voedselbeschikbaarheid van weidevogels	56
3.4.3. Het effect van bemesting en waterpeil op het voorkomen van weidevogels	58
3.4.4. Factoren die het foerageersucces van Grutto's bepalen	58
3.4.5. Veranderingen in de conditie van Grutto's gedurende het broedseizoen	59
3.4.6. Onderzoeksvragen	59
3.4.7. Implicaties voor het beheer van weidevogels	60

4. Vegetatiestructuur en de groei van Gruttokuikens	61
4.1. Inleiding	61
4.1.1. Onderzoeksvragen	61
4.2. Materiaal en methode	61
4.2.1. Gebiedsbeschrijving	61
4.2.2. Kuikens	63
4.2.3. Enclosures	64
4.2.4. Foerageerexperimenten	64
4.2.5. Waarnemingen	64
4.2.6. Vegetatie	65
4.2.7. Bemonstering vegetatiebewonende arthropoden	66
4.2.8. Faeces	66
4.2.9. Analyses	67
4.3. Resultaten	68
4.3.1. Graslandkenmerken	68
4.3.2. Dieet van de kuikens	70
4.3.3. Ongewervelden in relatie tot vegetatiekenmerken	70
4.3.4. Groeisnelheid kuikens	70
4.3.5. Foerageersucces	73
4.4. Discussie	77
4.4.1. Kuikengroei	77
4.4.2. Foerageersucces	79
4.4.3. Dieet	79
4.4.4. Geschiktheid graslandtypen	80
4.4.5. Implicaties voor beheer	81
4.4.6. Onderzoeksvragen	81
5. Synthese	83
5.1. Van individuele keuzes naar sturende factoren	83
5.2. Grutto's buiten de broedtijd	83
5.3. Water als sturende factor bij de keuze van broed- en foerageergebied	85
5.4. Vegetatiestructuur als sturende factor voor kuikenoverleving	87
5.5. Eindconclusie	88
Literatuur	89
Bijlagen	
Bijlage 1	
Bijlage 2	

Samenvatting

De Kenniskring Weidevogellandschap (voormalige ministerie Landbouw, Natuurbeheer en Voedselveiligheid (LNV)) heeft SOVON Vogelonderzoek Nederland, Bureau Altenburg & Wymenga en Alterra gevraagd onderzoek uit te voeren naar een aantal sturende factoren die de ontwikkeling van weidevogelpopulaties kunnen beïnvloeden. Deze factoren zijn onderscheiden op basis van een evaluatie die door de Kenniskring is uitgevoerd. Uit deze evaluatie kwamen drie als belangrijk ingeschatte factoren naar voren:

1. Hoe verloopt de trek van de Grutto en wat zijn de belangrijke doortrek- en overwinteringsgebieden?
2. Wat is de betekenis van waterpeil voor de voedselopname door de Grutto? Hoe werkt dit en in hoeverre is waterpeil van invloed op andere factoren die voor weidevogels en de Grutto in het bijzonder van belang zijn?
3. Is de structuur van het grasland bepalend voor het opgroeisucces van gruttokuikens? Zo ja, wat zijn dan de kenmerken van een goede graslandstructuur?

Aanpak

Deze drie deelonderwerpen zijn op zeer verschillende wijzen onderzocht. De trek van Grutto's is onderzocht door Grutto's uit te rusten met geïmplanteerde satellietzenders. In dit onderzoek is nauw samengewerkt met de Rijksuniversiteit Groningen en de US Geological Survey (USGS). De effecten van waterpeil zijn onderzocht door in een drietal gebieden het waterpeil te verhogen op een aantal percelen en tegelijk de helft daarvan normaal te bemesten en de andere helft niet. Dit laatste werd ook gedaan op een aantal referentiepercelen waar het waterpeil niet kunstmatig omhoog was gebracht. De effecten van graslandstructuur zijn onderzocht door kuikens in vier verschillende graslandtypes te laten foerageren in gecontroleerde omstandigheden en hun gewichtsverandering tijdens die periode te gebruiken als maat voor de kwaliteit van die vegetatie.

Trek van de Grutto

De techniek van geïmplementeerde zenders leverde veel inzichten op, maar ging ook wel gepaard met technische problemen. De zenders leken geen effect te hebben op de overleving van de vogels, maar wel op de reproductie van de individuen.

Grutto's verdwijnen al relatief snel na het broedseizoen uit Nederland. Vogels die niet succesvol waren verlaten al rond half juni ons land, terwijl succesvolle vogels dat ongeveer een maand later doen.

De satellietpeilingen lieten zien dat ongeveer 75%

van de Grutto's in Afrika overwinterd en 25% in Europa. Het belang van die laatste gebieden lijkt daarmee toegenomen als overwinteringsgebied. Tegelijk blijken er grote individuele verschillen te bestaan in trekstrategie. Dit kan zowel betrekking hebben op het tempo waarin ze naar het zuiden trekken (rechtstreeks of met tussenstops), de locatie waar ze overwinteren en de trek terug naar het noorden, waarbij sommige individuen min of meer dezelfde weg terug volgen langs de westkust van Afrika en Europa, terwijl anderen via Mali, Tunesië en de Camarque terugkeren.

In verhouding tot het verleden zijn de aantallen overwinterende vogels in Guinee-Bissau sterk afgenomen en tegelijk lijken de Grutto's nu een veel dynamischer gebruik te maken van het overwinteringshabitat in West-Afrika. Hoewel ook al in het verleden aanwijzingen werden gevonden voor dit fenomeen. Het is daarom niet met zekerheid te zeggen of hier sprake is van een nieuwe ontwikkeling of dat we nu door nieuwe technieken en betere tellingen, beter in staat zijn dit te constateren. De indruk bestaat dat er nog steeds voldoende favoriet biotoop aanwezig is in deze regio. Niettemin blijft het zaak de ontwikkelingen in deze gebieden goed te blijven volgen omdat verwacht wordt dat ook in deze gebieden de interacties tussen het gebruik van het overwinteringsgebied door Grutto's en mensen eerder zal toenemen dan afnemen.

Waterpeil

De achteruitgang onder weidevogels wordt al jaren toegeschreven aan de voortschrijdende intensivering van het agrarisch landgebruik. Een belangrijk aspect daarvan is de verlaging van het waterpeil, waardoor de grasgroei sneller op gang kan komen en er eerder kan worden gemaaid. Naast het risico dat nesten worden uitgemaaid heeft dit vooral gevolgen voor de beschikbaarheid van het voedsel. Regenwormen migreren bijvoorbeeld dieper in de grond naarmate de uitdroging van de grond toeneemt.

Uit de experimenten kwam naar voren dat vochtige bodems meer regenwormen in de bovenste laag bevatten dan droge bodems en er dus meer wormen beschikbaar zijn voor de Grutto's. Eendrempelwaarde lijkt te liggen bij een bodemvochtigheid van 30%. Onder die waarde neemt de bereikbaarheid van voedsel in versneld tempo af. In droge periodes als de bodemvochtigheid onder de drempelwaarde daalt kunnen Grutto's overschakelen op emelten, maar de vraag is of de dichtheden daarvan voldoende zijn om te voldoen aan de voedselbehoefte van een Grutto. Het foerageersucces van Grutto's bleek vooral afhankelijk te zijn van de datum in het seizoen, de indringingsweerstand van de bodem en de dichtheid van emelten. Dit laatste kan indirect worden

beïnvloed door bodemvochtigheid omdat emelten in het algemeen een voorkeur hebben voor percelen met een hoge vochtigheidsgraad. Tegenstrijdig daarmee is de bevinding dat het foerageersucces toeneemt als de indringingsweerstand van de bodem toeneemt terwijl de bodemvochtigheid dan juist lager is. Hoe deze relaties precies liggen zal onderwerp moeten zijn van aanvullende studies.

Niettemin kan worden geconcludeerd dat het belang van een hoog waterpeil en bodemvochtigheid voor een goede en stabiele voedselbeschikbaarheid essentieel is. De indringingsweerstand lijkt daarbij een goede graadmeter voor de geschiktheid van het biotoop. Een lage indringingsweerstand kan het meest betrouwbaar gerealiseerd worden door al in het begin van de winter het waterpeil op te hogen in een gebied. Indien op korte termijn de indringingsweerstand verlaagd moet worden, bijvoorbeeld bij langdurige droogte in het broedseizoen wordt aanbevolen om de bodemvochtigheid te verhogen door water in de greppels op te pompen. Naar verwachting is dit minder effectief dan in de winter het waterpeil op de juiste hoogte brengen.

Vegetatiestructuur

Het effect van vegetatiestructuur op de groei van gruttokuikens is niet goed te meten doordat kuikens onder leiding van hun ouders naar de meest geschikte percelen worden geleid en ze zich in de loop van de dag in verschillende typen percelen kunnen bevinden. Daarom zijn er eieren van Grutto's uitgebroed en zijn de kuikens gebruikt in een experimentele opstelling waarbij ze gedurende een dag in een grote ren werden geplaatst onder verschillende omstandigheden. Voor en na aanvang van een experiment werden de kuikens gewogen en werd de gewichtsverandering gebruikt als schatter voor de kwaliteit van de vegetatie. Het verschil in vegetatiestructuur werd bereikt door een ren te plaatsen op een perceel met regulier beheerd grasland, hergroei (dus na een eerste snede), beheerperceel (uitgestelde maaidatum) en reservaat.

Uit een vergelijking van de groei tussen de verschillende typen grasland bleek dat kuikens harder groeien als ze in een structuurrijke vegetatie lopen. Dit leek mede beïnvloed te worden doordat het aanbod aan grotere prooidieren in dit type vegetatie het grootst was. Ook waren de kuikens in percelen met een grotere vegetatiestructuur succesvoller met het foerageren. Muggen en vliegen waren veruit de meest voorkomende insecten in de faecesmonsters van de kuikens. Een afwijkend beeld werd aangetroffen in het perceel met hergroei; hierin werd in de faeces relatief veel regenwormen aangetroffen. Voedsel dan niet als gebruikelijk wordt beschouwd voor kuikens. De grote hoeveelheid muggen en vliegen lijkt verklaard te worden door het grote aanbod. Dat gold niet voor kevers, vliesvleugeligen en spinnen, vermoedelijk wordt

hierop actief geselecteerd. Volledige uitsluiting hierover kan pas worden verkregen als meer bekend is over de verteringsefficiëntie van de verschillende soorten en de monstering van het voedselaanbod nog beter wordt uitgevoerd.

De resultaten van de experimenten maken duidelijk dat perceelbeheer vooral gericht moet zijn op het vergroten van het aanbod grote prooidieren en larven. Mogelijk dat dit kan worden bereikt door extensivering van het beheer (minder mest, een hoge vochtigheid van de bodem, zo laag mogelijke maaifrequentie en geen of hoogstens extensieve beweiding). Dit moet echter nog beter worden onderbouwd door verder onderzoek. Percelen met hergroei blijken te weinig voedsel te bevatten voor een succesvolle groei van de kuikens. Bij de berekening van de hoeveelheid kuikenland in beheermonsters zou dit type grasland daarom niet meer meegerekend moeten worden.

Conclusie

Internationaal zal bescherming zich moeten richten op het behoud van een groot aantal gebieden waarvan Grutto's afhankelijk zijn. Dit geldt vooral voor de gebieden in Spanje en Portugal waar naar schatting een kwart van de populatie tegenwoordig overwintert. Maar ook de ontwikkelingen in Afrika verdienen onze aandacht. Het intensievere gebruik door de mens van gebieden die voor de Grutto belangrijk zijn leidt mogelijk tot veranderingen zoals die zich ook in de afgelopen jaren in Europa hebben afgespeeld. De actieve bescherming van de Grutto op het niveau van de flyway, dus met inbegrip van de essentiële gebieden in Spanje, Portugal en Afrika, lijkt ons een belangrijke stap voor het veiligstellen van de trekroute en het minimaliseren van de sterfte in de winterperiode.

In Nederland zal het beheer van gebieden die belangrijk zijn voor de Grutto zich meer moeten gaan richten op een beter beheer van het waterpeil en wel dusdanig dat tijdens het broedseizoen het vochtgehalte van de bodem niet onder de 30% zal dalen, dus ook in droge periodes. Onder die omstandigheden zal de voedselbeschikbaarheid voor de Grutto zo optimaal mogelijk zijn. Dit kan worden bereikt door al in het begin van de winter het waterpeil op de gewenste hoogte te zetten. Dit kan er ook toe leiden dat de structuur van de vegetatie gevarieerder wordt en dat is op zijn beurt weer gunstig voor het aanbod aan relatief grote insecten waar kuikens optimaal van kunnen groeien.

Dankwoord

Bij het onderzoek naar de trek van de Grutto was een groot aantal partijen en personen betrokken. Het project werd financieel mede mogelijk gemaakt door de Directie Kennis (Ministerie LNV), Provincie Fryslân en het consortium Nederland-Gruttoland. Gerrit Gerritsen zorgde voor waardevolle inhoudelijke inbreng en de voorlichting over het onderzoek. De US Geological Survey (USGS) leverde een zeer belangrijke bijdrage, zowel bij de voorbereiding, de uitvoering als de analyse bij het onderzoek naar gezenderde Grutto's; Dan Mulcahy, Lee Tibbits en Bob Gill waren verantwoordelijk voor de operaties; Lee Tibbits en David Douglas waren onmisbaar bij de verwerking en interpretatie van de satellietdata. David Tijssen opereerde als Texelse dierenarts ook een aantal Grutto's. Goasse Hylkema leende zijn camper uit als mobiele operatiekamer. De ANV 'De Súdwesthoeke' en individuele boeren in Zuidwest Fryslân, It Fryske Gea en Staatsbosbeheer gaven ons toestemming om op hun land naar nesten te zoeken en de vogels te vangen. Daarbij kregen we veel hulp van de plaatselijke vogelwachten van Stavoren/Warns, Koudum/Hemelum, Workum e.o. en individuele nazorgers. Medewerkers en studenten van de Vakgroep Dierecologie van de Rijksuniversiteit Groningen (RUG) vingden de vogels, voerden de nacontroles uit en zorgden voor veldwaarnemingen van de gezenderde vogels. Dit laatste werd ook gedaan door diverse individuele waarnemers in binnen- en buitenland. Rob Buiten en Vogelbescherming Nederland in de personen van Pien Eekhout en José van Doorn waren belangrijk voor de informatieverstrekking over het project in de vorm van interviews, artikelen en het bijhouden van de website waarop de vogels van dag tot dag gevolgd konden worden. Leo Zwarts, Jan van der Kamp (beiden Altenburg & Wymenga) en Jos Hooijmeijer (RUG) bezochten de locaties van de gezenderde vogels in Guinee-Bissau. Medewerkers van Wetlands International Mali – Mori Diallo en Sine Konta - zochten de vindplaats van vogel 'Gaast' op in de Binnendelta van de Niger, Idrissa Ndiaye bezocht locaties voor dit doel in de Senegal Delta. Roos Kentie, Ysbrand Galama, Job ten Horn, Libbe Zijlstra en Jos Hooijmeijer volgden de vogels naar Zuid-Iberië. Franske Hoekema (A&W) maakte de verspreidingskaarten. Rob Hendriks en Friso van der Zee (Directie Kennis, Ministerie LNV) en Helene de Jong (Provinsje Fryslân) waren nauw bij het onderzoek betrokken en we willen hen bedanken voor hun niet aflatende belangstelling. We willen iedereen ontzettend bedanken voor zijn/haar bijdrage en inzet!

Bij het waterpeilexperiment worden Wim Dimmers en Ruud van Kats (beiden Alterra) bedankt voor hun

hulp in het veld en in het lab. Susanne Klostermann en Andreas Barkow van NABU Naturschutzstation e.V., Kranenburg voor het beschikbaar stellen de onderzoekspercelen in het Hetter reservaat, het aanbrengen van de behandelingen en het leveren van onderzoeksgegevens over gruttoterritoria uit de periode 2008-2010. Jan Roodhart van Natuurmonumenten in de Eempolder voor zijn hulp bij de zoektocht naar geschikte onderzoekslocaties. Frans Richter voor het beschikbaar stellen van de onderzoekslocatie in de Maatpolder en de prettige en constructieve manier waarop de samenwerking verliep. Durk Durks van Nij Bosma Zathe voor het verlenen van medewerking aan het experiment en de verdere prettige samenwerking.

Een speciaal woord van dank is op zijn plaats voor de studenten Helen Schep, Naomi Keehnen, Sandra Sibma en Jeroen Noordhoek van Hogeschool Van Hall/Larenstein voor hun bijdragen aan het veldwerk voor het waterpeilonderzoek. Bij de uitvoering van het veldwerk overkwam hun een ernstig auto-ongeluk, dat echter een goede afronding van het veldwerk niet in de weg heeft gestaan (mede door extra ondersteuning vanuit A&W). Zoals het zich laat aanzien hebben ze geen langdurige gevolgen ondervonden van het ongeluk en we danken hen voor hun doorzettingsvermogen.

Het graslandexperiment had niet uitgevoerd kunnen worden zonder de zeer bereidwillige medewerking van lokale veehouders Cor Wiggers en Gert-Jan de Jong, en Jan Roodhart van Natuurmonumenten om de experimenten bij hen op het land te mogen uitvoeren. Cor Wiggers willen we echter in het bijzonder bedanken voor het feit dat we de nachtverblijven voor de kuikens en de onderzoekers bij hem op het terrein mochten plaatsen. Voor de hulp tijdens het vele veldwerk willen we allereerst de studenten Marieke Vriezokolk en Cors Onnes danken en daarnaast Elise Knecht (Alterra), Marten Sikkema (Altenburg & Wymenga), Wim Dimmers (Alterra) en Alex Schotman (Alterra). Ruud van Kats en Wim Dimmers stelden ook labruimte en materialen beschikbaar voor de faecesanalyse en Dennis Lammertsma en Johan Thissen hielpen Marieke Vriezokolk op weg met het analyseren van de faecesmonsters.

Tenslotte willen we de Kenniskring Weidevogel-landschap danken voor het verlenen van de opdracht om dit onderzoek te mogen uitvoeren en de inspirerende discussies bij het opzetten van de experimenten. Ernst Oosterveld willen we bedanken voor zijn bijdrage in het totale project aan zowel (de organisatie van) het veldwerk als de tekst van dit rapport.

1. Inleiding

1.1. Achtergrond

1.1.1. Kennis voor weidevogelbescherming

De Kenniskring Weidevogels is in 2006 ingesteld door het (voormalige) ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij (LNV) om na te gaan welke kennis over weidevogels nodig is om tot een effectieve bescherming te komen in Nederland¹, en sturing te geven aan de uitvoering van zulk onderzoek. Daartoe heeft zij verschillende onderzoeken geïnitieerd en het relevante beleid getoetst op de vraag of dit in voldoende mate is onderbouwd. Om sturing te geven aan deze vragen is jaarlijks een kennisagenda opgesteld, waarin kennisvragen werden geprioriteerd. In 2009 heeft een evaluatie plaatsgevonden van in hoeverre de reeds door de Kenniskring geïnitieerde onderzoeken hebben bijgedragen aan het oplossen van deze kennisvragen.

De centrale vraag bij de evaluatie was, welke kennisvragen ons in de weg staan om - vanuit de ecologie van de soorten - een effectieve strategie te voeren voor de bescherming van weidevogels, met als achterliggend doel het duurzaam instandhouden van een vitale weidevogelpopulatie in Nederland. Kortom, waar zitten de belangrijke leemten in kennis op dit moment. Om grip te krijgen op deze vraag is in september 2008 een expertbijeenkomst georganiseerd door de Kenniskring, en is op basis daarvan een evaluatienotitie opgesteld². Een belangrijk resultaat hiervan is geweest, dat de knelpunten en kennisleemten per fase in de levenscyclus zijn geanalyseerd.

1.1.2. Sturende factoren in de jaarcyclus

Er is voor gekozen om bovengenoemde vraag te benaderen vanuit de biologie van de soort en dat te doen via een indeling van de jaarcyclus. Dat biedt structuur en, omdat weidevogels in tijd en ruimte op verschillende plaatsen aanwezig zijn, meer grip op het handelingsperspectief bij het vaststellen van vragen. In de jaarcyclus onderscheiden we de overwintering, de aankomst en vestiging, de nestel- en broedfase, de kuikenfase tot vliegvlug

en tenslotte de fase waarin soorten zich weer voorbereiden op de wegtrek en overwintering (rui, opvetten, nazomertrek). Voor elk van deze fasen zijn belangrijke, sturende factoren aan te geven en ook meer of minder duidelijke leemten in kennis.

De indeling in fasen heeft als beperking dat overkoepelende aspecten tussen wal en schip kunnen vallen. Echter, met nadruk is de problematiek benaderd vanuit de populatiedynamica waarbij aanwas (nataliteit) en sterfte (mortaliteit) de ontwikkeling van de populaties sturen. Enkele recente onderzoeken, deels op aangeven van en ondersteund door de Kenniskring, zijn in dat licht van belang. Er is een bureaustudie uitgevoerd naar de overleving van Kievit, Grutto, Wulp en Tureluur in verschillende perioden van het jaar (Bruinzeel 2010). Deze studie geeft duidelijk aan, dat de zwakke schakel in de jaarcyclus gevormd wordt door de gebrekkige aanwas: bij al deze soorten ontbeert het aan voldoende reproductie om de populatie op peil te houden. Wel zijn er enkele duidelijke vragen omtrent de situatie in de overwinteringsgebieden en vooral de voorjaarstrek (Bruinzeel 2010). Daarnaast is er de langjarige populatiedynamische studie aan Grutto's van de RUG (CEES) in Fryslan, die voor de verschillende fasen belangrijke parameters blootlegt en, door het langjarige karakter ervan, ook de dynamiek daarin (Kentie *et al.* 2008).

In de afgelopen jaren is veel kennis verworven over weidevogels. Toch zijn er voor delen van de jaarcyclus nog duidelijke vragen te onderscheiden. Deels omdat die in het verleden niet goed zijn onderkend (voortschrijdend inzicht op basis van nieuw verworven kennis), deels omdat ze om andere redenen niet zijn onderzocht. Een deel van deze vragen is door de Kenniskring als prioritair aangemerkt en deze vormen onderwerp van de onderhavige studie, en worden in de volgende paragraaf uitgewerkt.

1.2. Vraagstelling en doel

Er kunnen in elk deel van de jaarcyclus, of een combinatie daarvan, belangrijke kennisleemten worden onderscheiden. Een aantal daarvan zijn door de Kenniskring als prioritair beoordeeld:

- Hoe verloopt de trek van de Grutto, welke (habitat)keuzen worden daarbij gemaakt op individueel niveau, en wat zijn belangrijke gebieden tijdens de overwintering, en vooral tijdens de terugtrek in het voorjaar. Belangrijke

¹ In 2010 is de Kenniskring Weidevogels opgeheven. Het onderhavige rapport is één van de laatste onderzoeken die in dit verband wordt opgeleverd.

² In de Kennisagenda van juni 2009 is naast de prioritaire vragen een overzicht opgenomen van de stand van de kennis omtrent weidevogels anno 2009. Deze notitie heeft aan de basis gestaan van de prioritering van de vragen, en de daarvan afgeleide onderzoeken. Verslag Kenniskring dd. 4-6-2009.

vragen die hieraan vast zitten hebben te maken met waarom weidevogels na aankomst niet eerder met de broedfase beginnen (Kleijn *et al.* 2010) en waar in de levenscyclus het eimateriaal wordt aangelegd. Dit soort vragen zijn alleen op het niveau van het individu te bepalen, onder meer door zenderonderzoek. De Kenniskring heeft dit als een belangrijke kennisleemte naar voren gebracht.

- In de discussies over de strategie van weidevogelbescherming, en vooral met betrekking tot de rol van agrarisch natuurbeheer, speelt water een sleutelrol omdat waterpeilen van groot belang lijken voor weidevogels en tegelijkertijd raken aan de inpasbaarheid van weidevogelbeheer in het boerenbedrijf. Aan de feitelijke rol van water voor weidevogels is in het verleden verassend weinig onderzoek gedaan (zie ook Verstraal 1987). Door de Kenniskring is onderzoek naar zelfstandige betekenis van waterpeil als cruciaal erkend, waarbij ook aandacht moet zijn voor de wijze waarop waterpeil overige omstandigheden ‘regisseert’.
- Recente kennis over weidevogels heeft veel inzicht gebracht in het belang van ‘kuikenland’. Dit heeft alles te maken met de opgroeiomstandigheden voor kuikens, die bepalend zijn voor het uiteindelijke aantal jonge vogels dat vliegvlug wordt. Een prioritaire vraag in dezen is de rol van de graslandstructuur. Huidige inzichten over schaal van mozaïekbeheer en de norm voor kuikenland zijn op beperkte gegevens gebaseerd. Dit soort gegevens spelen op dit moment in de regie van het beheer een zeer belangrijke rol. Een steviger onderbouwing van de kwaliteit van het kuikenland, in het bijzonder met het oog op de graslandstructuur, is door de Kenniskring als zeer wenselijk onderkend.

Deze drie kennisleemten zijn belangrijk als sturende factor in een bepaald deel van de jaarcyclus, maar elk op een verschillend schaalniveau. De vragen die spelen rond de trek en overwintering van de Grutto hebben te maken met habitatkeuzen op macroschaal, waarbij er mogelijk verschillende keuzen zijn van individuen. Hoe werken die door in fitnes en reproductie? Eenmaal in Nederland aangekomen, is er de keuze op ‘mesoschaal’ in de zin dat er een keuze wordt gemaakt -ook op individueel niveau – over waar wordt aangesterkt na aankomst en waar de vogels zich vestigen om te broeden. Waterpeil speelt daarin naar we denken een sleutelrol, maar hoe dat werkt en in welke zin het water een sturende factor is, is tot nog toe niet goed duidelijk. Als er succesvol is gebroed en er kuikens zijn verschenen breken weer belangrijke keuzemomenten aan, en wel op de schaal van het perceel en binnen een gebied: habitatkeuzes op microschaal, zowel van de kuikens als de oudervogels. De vraag is hoe de

graslandstructuur daarin een rol speelt.

Opverzoek van de Kenniskring Weidevogellandschap is door Dienst Regelingen opdracht verleend aan een consortium van Altenburg & Wymenga ecologische onderzoek (A&W), Alterra, Rijksuniversiteit Groningen (RUG) en SOVON Vogelonderzoek Nederland om gericht onderzoek uit te voeren naar de bovengenoemde drie vragen. Er is bewust voor gekozen om het onderzoek op de Grutto te richten, als soort waarvoor Nederland een internationale verantwoordelijkheid heeft en die als model wordt gezien voor broedvogels van het gangbare agrarische landschap en waar al veel over bekend is.

1.3. Aanpak en leeswijzer

In dit rapport worden de resultaten gepresenteerd van drie deelstudies, die zich elk richten op een kennisleemte in een bepaald deel van de jaarcyclus. Elk van de deelonderzoeken verschilt in de wijze van aanpak, zowel op schaalniveau, onderzoeksmethodieken als logistiek. Deze aanpak is voor elk van de onderdelen in de relevante hoofdstukken uitgewerkt. De algehele coördinatie van het project was in handen van Wolf Teunissen (SOVON). In de organisatie van het onderzoek zijn de drie vragen als aparte onderdelen behandeld, waarbij de taakverdeling als volgt tot stand gekomen is:

Onderzoek aan de trek van de Grutto via GPS-zenders: trekkers Bureau Altenburg & Wymenga (Leo Bruinzeel en Eddy Wymenga) en RUG (Jos Hooijmeijer en Theunis Piersma), met ondersteuning van een groot aantal partijen (zie dankwoord). Voor dit deelonderzoek werd aanvullende financiering gekregen van de Provincie Fryslân en materiële en personele ondersteuning van de US Geological Survey (USGS).

Onderzoek aan de rol van water: trekker Alterra (David Kleijn) met ondersteuning van de andere partners in het consortium (SOVON en Altenburg & Wymenga).

Onderzoek aan de betekenis van de graslandstructuur: trekker SOVON (Maja Roodbergen en Wolf Teunissen) met ondersteuning van de andere partners in het consortium (Altenburg & Wymenga en Alterra).

De resultaten van de deelonderzoeken worden gepresenteerd in hoofdstukken 2-4, waarbij in elk hoofdstuk respectievelijk aan bod komen de achtergrond en vraagstelling, doel, materiaal en methode, resultaten, discussie en conclusies. In hoofdstuk 2 richten we ons op de trek van

de Grutto, die de verschillende fasen beslaat waarin de Grutto buiten Nederland is. We gaan in op het moment van voorbereiding en vertrek, de verschillende verplaatsingen en stopplaatsen tijdens de overwintering en de terugtrek naar Nederland. Ondanks het innovatieve karakter van dit onderzoek, met alle risico's van dien, heeft het een schat aan informatie opgeleverd. Eenmaal terug in Nederland breekt de broedperiode aan en maken de vogels keuzes op meso- en microschaal: waar gaan ze zich vestigen, waar wordt gebroed, waar gevoerageerd etc. In hoofdstuk 3 gaan we in op de vraag hoe water daarin een rol speelt, in het bijzonder tijdens de vestigingsfase en de periode daarna (broedfase). Vervolgens gaan we in hoofdstuk 4 in op de kuikense fase: wat is de betekenis van de graslandstructuur voor de opgroei van kuikens? Hoe werkt dit door in de overleving van de kuikens? Elk van de hoofdstukken is zelfstandig leesbaar en sluit af met een paragraaf met duidelijke conclusies over de resultaten.

In de synthese (hoofdstuk 5) grijpen we terug op de kennisvragen in deze inleiding. Zijn de verschillende kennisleemten door het uitgevoerde onderzoek opgelost of ten dele opgelost? En zo nee, waar liggen dan de cruciale stappen om dat wel te doen. Zo ja, wat betekent dit voor de inzet van deze kennis in de weidevogelbescherming? Wat is het handelingsperspectief nu deze kennis beschikbaar is, en op welke niveaus en via welke wegen kan deze kennis ingezet worden bij de strategie en keuzes omtrent weidevogelbescherming en –beheer?

2. Grutto's onderweg

Jos Hooijmeijer, Leo W. Bruinzeel, Jan van der Kamp, Theunis Piersma & Eddy Wymenga

Onderzoek aan trekvogels heeft het laatste decennium een impuls gekregen door de ontwikkeling van satellietzenders. Geregeld verschijnen nieuwe generaties satellietzenders op de markt en gestaag daalt het gewicht, waardoor deze techniek voor steeds meer en kleinere vogelsoorten geschikt wordt. In 2009 werd aangetoond dat deze techniek ook geschikt was voor een soort met het gedrag en formaat van de Grutto. Een team van Amerikaanse onderzoekers (Gill *et al.* 2009) toonde aan dat Rosse grutto's (*Limosa lapponica baueri*), voorzien van een geïmplanteerde satellietzender, zonder problemen non-stop een trans-continentale vlucht van 3000 tot 5000 kilometer konden maken. Deze studie werd wereldnieuws toen bleek dat één van de geïmplanteerde vrouwtjes een non-stop vlucht maakte van Alaska naar Nieuw Zeeland. Met 11.600 kilometer was dat de langste non-stop vlucht ooit gedocumenteerd voor een vogel. Nu is deze techniek ook voor de Grutto ingezet. In dit hoofdstuk presenteren we de bewegingen van een aantal gezenderde Grutto's die zijn gevolgd vanuit het broedgebied in Fryslân tot in de overwinteringsgebieden. Het onderzoek levert nieuwe kennis over de trek en overwintering van de Grutto en vooral ook over de belangrijke stopplaatsen buiten het broedseizoen.

2.1. Inleiding

De overwinteringsgebieden van de Grutto werden voor het eerst grondig in kaart gebracht in de winter van 1983-1984 door Altenburg & Van der Kamp (1985). Grutto's bleken vooral te overwinteren in de rijstgebieden langs de West-Afrikaanse kust in Senegal, Gambia en Guinee-Bissau. Daarnaast kwamen ook grote concentraties Grutto's voor in de Binnendelta van de Niger in Mali. Twintig jaar later (2005-2006) bleek, dat de verspreiding in de winter op hoofdlijnen nog vergelijkbaar was, maar dat het gebruik van bepaalde stopplaatsen tijdens de voorjaarstrek in belangrijke mate was gewijzigd (Kuijper *et al.* 2006). Bovendien kwam er ook meer zicht op de herkomst van de Grutto's in verschillende delen van het overwinteringsgebied.

In deze periode van twintig jaar vonden grote veranderingen in de broedgebieden plaats (waaronder een toename van de IJlandse broedpopulatie en een zeer sterke afname van de Nederlandse broedpopulatie – Gill *et al.* 2008). In tabel 2.1 staat weergegeven wat de stand van zaken is (vóór het onderhavige onderzoek) rond de kennis

van de verschillende gebieden langs de trekroute van de Grutto en de rol die deze gebieden innemen als najaars, voorjaars- en/of overwinteringsgebied van de Nederlandse deelpopulatie van de nominate ondersoort.

Ten opzichte van veel andere trekvogels is de kennis over de jaarcyclus van Grutto vrij groot; we weten echter nog maar weinig over temporele verschillen tussen en binnen de jaren. En hoewel de Grutto van een relatief klein aantal gebieden gebruik maakt en daar relatief goed te tellen is, blijft het vanwege het grote verspreidingsgebied in West-Afrika moeilijk een compleet beeld te krijgen. Uit een eerdere studie naar de overleving van de Grutto (Bruinzeel 2010) weten we ook dat er, behoudens lokale jacht in West Afrika, geen grootscheepse knelpunten in de jaarcyclus buiten de broedgebieden zitten. Tot nog toe zijn vooral tellingen van Grutto's uitgevoerd (en aanvullend onderzoek aan habitatkeuze en voedsel: Zwarts *et al.* 2009 en Kleijn *et al.* 2010). Tellingen geven echter alleen een beeld van *waar* Grutto's zitten en *hoeveel*. Tellingen vormen slechts het vertrekpunt voor onderzoek naar het begrijpen van *waarom* Grutto's specifiek van bepaalde locaties gebruik maken. Een beter begrip van wetmatigheden die ten grondslag liggen aan de verspreiding, maakt het mogelijk om in de toekomst gefundeerde uitspraken te doen over hoe de gruttopopulatie zal reageren op veranderingen die zich in de overwinteringsgebieden en doortrekgebieden afspelen.

Op dit moment staan er twee methodes ter beschikking die geschikt zijn om deze problematiek aan te pakken. Enerzijds kan door middel van kleurringonderzoek van veel individuen, op een relatief hoog detailniveau, informatie worden verzameld. Anderzijds kan met behulp van satellietzenders van een klein aantal individuen, op zeer hoog detailniveau, informatie worden verzameld. De voornaamste reden om Grutto's van satellietzenders te voorzien is om er achter te komen hoe deze individuele trekvogels hun jaarcyclus indelen in ruimte en in tijd.

2.1.1. Vraagstellingen

In de inleiding zijn de aanleiding tot dit onderzoek en de hoofdvragen nader gemotiveerd. Meer specifiek kunnen puntsgewijs de volgende vragen worden geformuleerd:

- Hoe snel verlaten adulte Grutto's het broedgebied na een onsuccesvol of succesvol legsel en waar

Tabel 2.1. Samenvatting van de kennis over het gebruik van verschillende gebieden door de Grutto (*Limosa limosa limosa*, Nederlandse deelpopulatie) tijdens de jaarcyclus. Deze tabel is gebaseerd op de verschillende onderzoeken die in de afgelopen decennia hebben plaatsgevonden aan de trek van de Grutto en zijn samengevat door Kuijper et al. (2006), Zwarts et al. (2009) en Kleijn et al. (2010).

Belangrijke gebieden	Najaarstrek	Winter	Voorjaarstrek
Nederland, broedgebied.	Broedgebied: Sterke afname van het aantal broedvogels, maximum ± 130.000 paar in de jaren '50 en '60, afnemend tot 85.000-100.000 in de jaren '80, afnemend tot minder dan 45.000-50.000 midden in de jaren 2000. Dalende trend van -1,5% in de jaren '70, -2% in de jaren '80, -3,5% in de jaren '90, -4% in de jaren 2000 ¹ en de laatste jaren is de afname groter dan 5% per jaar ³ .		
Nederland, concentratiegebieden.	Grutto's arriveren steeds vroeger op de verzamelplaatsen (en vertrekken eerder uit Nederland). De aantallen volgen de populatie trend (dalen). ¹	nvt	
Frankrijk, West. Gebieden langs de Atlantische kust, vooral de Vendée.	Van beperkt belang voor juvenielen, zeer gering voor volwassenen. ^{1,2}	nvt	In het verleden belangrijk <i>stop-over-sites</i> , thans van marginaal belang.
Frankrijk, Zuid. Gebieden in het stroomgebied van de Rhône, vooral de Camargue.	Zeer gering belang voor volwassenen en juvenielen van de biogeografische populatie die in Nederland broedt.	Zeer gering belang voor volwassenen en juvenielen van de biogeografische populatie die in Nederland broedt.	Onduidelijk, mogelijk neemt een klein aantal Grutto's de route Mali-Tunesie-Zuid-Frankrijk naar Nederland
Iberië, Centraal, Zuid, West en Oost.	Van beperkt belang voor juvenielen, zeer gering voor volwassenen	Beperkt belang in het verleden, gebied wordt tegenwoordig in toenemende mate gebruikt. Maar merendeel vogels overwintert in West-Afrika.	Beperkt belang in het verleden, gebied wordt tegenwoordig massaal gebruikt als <i>stopover-site</i>
Marokko	Van beperkt belang, rol in het verleden onbekend.	Van beperkt belang, rol in het verleden ook relatief beperkt.	Van beperkt belang, in het verleden een belangrijke <i>stopover-site</i> .
Senegal (rivier en delta).	Overwinteringsgebied: Zeer grote aantallen in het verleden. Tegenwoordig veel kleinere aantallen en vogels arriveren eerder.		
Gambia	Vroeger (mond. Med. Dupuy in Altenburg & van de Kamp 1983) vele duizenden rond Georgetown in een grote rijstperimeter aldaar. Altenburg & van de Kamp (1983) zagen er toen (in oktober of begin november) maar heel weinig, mogelijk dat aantallen van Dupuy betrekking hebben op de periode vòòr oktober. Tijdens de laatste aerial survey (aug 2009) waren de aantallen zeer klein (zie Kleijn et al. 2010).		
Casamance	Overwinteringsgebied: Functie in het verleden onbekend, aantallen in november-december zeer klein; tegenwoordig belang substantieel, vele duizenden in juli-september, bulk van de vogels arriveert eerder. Na september lijken deze aantallen zich te voegen bij de vogels in Guinee Bissau, een shift binnen het overwinteringskerngebied van de Grutto.		
Guinee-Bissau	Overwinteringsgebied: Zeer grote aantallen in het verleden. Tegenwoordig kleinere aantallen en vogels arriveren eerder.		
Mali, Inner Niger Delta	Overwinteringsgebied: Populatie stabiel (terwijl populatie in West-Afrika is gedaald met 70% over periode 1983-2005). Op grond van ringdichtheid (zeer laag) en populatie trend (stabiel) wordt er van uitgegaan dat hier weinig Nederlandse Grutto's overwinteren.		

Bronnen:

¹ ZWARTS, L., R. BIJLSMA, J. VAN DER KAMP, E. WYMENGA 2009. Living on the Edge: wetlands and birds in a changing Sahel. KNNV Publishers. 568 pp. Zeist, The Netherlands (en referenties daarin).

² KUIJPER, D.P.J., E. WYMENGA, J. VAN DER KAMP & D. TANGER (ED.) 2006. Wintering areas and spring migration of the Black-tailed Godwit: bottlenecks and protection along the migration route. A&W/Vogelbescherming Nederland. 152 pp.

³ VAN PAASSEN, A. & W. TEUNISSEN 2010. Weidevogelbalans 2010. Landschapsbeheer Nederland, Utrecht & SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

- gaan zij dan naar toe?
- Hoe en wanneer gebruiken individuele Grutto's de stop-over sites en overwinteringsgebieden? In hoeverre zijn Grutto's afhankelijk van natuurlijke wetlands en aangelegde habitats zoals rijstcultuur en verschilt dat per locatie?
 - Wat zijn de belangrijkste overwinteringsgebieden en wanneer zijn de vogels daar aanwezig? Welke habitats prefereren ze? In welke mate kunnen ze daar switchen tussen natuurlijke habitats en rijstcultures en wat betekent dat voor de trekstrategie?
 - We weten hoe de Grutto-populatie in het algemeen de stop-over sites en overwinteringsgebieden gebruikt, maar hoe groot is de individuele variatie in trekgedrag?
 - Hoe verloopt de aankomst in het broedgebied en hoeveel tijd zit er tussen aankomst en start van de eileg? Waar bevinden de Grutto's zich dan en wordt daar de nutritieve basis gelegd voor de aanmaak van de eieren? Wat zijn de consequenties van de hierboven genoemde keuzes voor het reproductief succes?

2.2. Materiaal en methode

2.2.1. Satelliet telemetrie

Satellietzenderonderzoek heeft de laatste jaren een enorme vlucht genomen. De meest gebruikte methode om de vogel van een zender te voorzien is met een klein harnas. Hierbij wordt de zender met behulp van een tuigje op de rug vastgemaakt. De zender is voorzien van een zonnepaneeltje waardoor deze zenders licht in gewicht zijn (kleinere batterij nodig) en in principe lang mee gaan. Sinds enkele jaren vliegen er in Nederland verschillende vogelsoorten met dergelijke zenders rond: Grauwe kiekendieven, Purperreigers, Ooievaars, Kleine mantelmeeuwen en Scholeksters. In de Verenigde Staten zijn ook diverse soorten steltlopers op deze manier gezenderd.

Er zijn grofweg twee typen zenders: zenders die gebruik maken van GPS techniek en zenders die in contact staan met Argos-satellieten. Deze laatste maken gebruik van een techniek gebaseerd op het Doppler-effect en geven een minder nauwkeurige plaatsbepaling. GPS-zenders zijn echter zwaarder of hebben als nadeel dat de informatie moet worden uitgelezen door een grondstation waardoor er geen directe informatie over de vogels beschikbaar is. Satellietzenders worden weliswaar steeds kleiner en lichter maar tot voor kort was het alleen mogelijk om relatief grote soorten van een dergelijke zender te voorzien. Inmiddels is het mogelijk om ook middelgrote steltlopers op die manier te zenderen. Een nadeel van harnaszenders is dat

zij de aërodynamica van de vogel beïnvloeden en niet meerekken als de vogel in gewicht, en dus in omvang, toeneemt. Beide eigenschappen maken dit type zender daarom waarschijnlijk minder geschikt voor lange-afstandstrekkingen. Door het aanleggen van vetreserves voor de trek neemt de vogel in omvang toe waardoor het tuigje zou kunnen gaan knellen en de vliegcapaciteit nadelig beïnvloed zou kunnen worden. Sterke vermagering door verbranding van vet en spierweefsel tijdens de trek kan er vervolgens toe leiden dat het harnas te ruim komt te zittent. In het beste geval valt de zender dan af, maar de vogel zou er ook verstrikt in kunnen raken.

Er is daarom voor vogels met grote variatie in lichaamsgewicht gedurende de jaarcyclus een speciale satellietzender ontwikkeld. Deze wordt geïmplant in een luchtzak in de buikholte. De luchtzak vormt een onderdeel van het ademhalingssysteem en uit meerdere onderzoeken bij diverse vogelsoorten is gebleken dat daar een steriele zender inbracht kan worden, zonder gevaar voor de vogel. Het meest aansprekende voorbeeld hiervan vormen Rosse grutto's (*Limosa lapponica baueri*) die *non-stop* de Grote Oceaan bleken over te steken van Alaska naar Australië (Gill *et al.* 2009). Meer informatie over de opzet en resultaten van dit type onderzoek is te vinden op de website van de U.S. Geological Survey, counterpart in dit project (<http://alaska.usgs.gov/science/biology/shorebirds/index.html>). Om bovenstaande redenen is er bij dit zenderonderzoek voor gekozen om de zenders te implanteren en de U.S. Geological Survey bij dit onderzoek als partner te betrekken.

2.2.2. Implanteren zenders

Wetgeving

Voor het inbrengen bij wilde dieren van de zenders is formeel toestemming nodig en verkregen van de dierexperimenten-commissie van de RUG (DEC 4339F) en heeft de Voedsel- en Waren-autoriteit een ontheffing verstrekt in het Kader van de Wet op de Dierproeven. Daarnaast viel het onderzoek tevens onder de Flora & Faunawet-ontheffing van de RUG.

Vangst en gewicht van de zenders

De zenders waren afkomstig van Microwave Telemetry en wegen 26 gram, inclusief antenne. Tussen 10 en 17 mei 2009 werden 15 vrouwelijke Grutto's met behulp van een inloopkooi op het nest gevangen. De nesten lagen verspreid over Zuidwest Fryslân, het gebied waar de RUG een langlopend populatieonderzoek aan weidevogels uitvoert. De gezenderde Grutto's kregen een naam die verwijst naar het dichtstbijzijnde dorp. Het vangen vond plaats in de laatste dagen van de incubatietijd, vlak voordat de eieren uitkwamen. De



Gebruikte satellietzenders met als vergelijking een ei van de Grutto (links) en een vogel wordt geopereerd onder het toezien oog van een lokale weidevogelbeschermer (rechts).



De zender is in de vlucht zichtbaar als een dun sprietje



Loslaten van een met zender uitgeruste Grutto

ervaring leert dat de kans op verlaten van het nest dan minimaal is. De vogels werden geselecteerd op lichaamsgewicht, zodat de zender niet meer dan 8% van het totale lichaamsgewicht zou bedragen. Deze norm wordt door deskundigen als veilig aangemerkt bij het gebruik van geïmplanteerde zenders. Aangezien vrouwen de zwaardere sexe zijn bij Grutto's en om de onderzoeksgroep zo homogeen mogelijk te houden, werden voor dit experiment alleen vrouwelijke vogels gebruikt. Deze keuze is ook relevant voor de vraag naar processen die spelen rondom aankomst in de broedgebieden en begin van de eileg, omdat het de vrouwtjes zijn die de energie en nutriënten voor een legsel moeten opnemen.

Implanteren

Na vangst werden de vogels zo snel mogelijk overgebracht naar een in een camper ondergebrachte mobiele operatieruimte. Hier werden de vogels onder volledige narcose (*propofol*) gebracht, geïntubeerd, voorzien van pijnstillers en aangesloten op een hartmonitor. De zenders werden geïmplanteerd door een uit Alaska (VS) ingevlogen team van USGS bestaande uit een dierenarts, een anesthesist en een assistent die de operatie reeds vele malen met succes hebben uitgevoerd bij vergelijkbare steltlopersoorten. Na het sluiten van de wond werden de vogels in een donkere kist geplaatst en

na volledig herstel losgelaten; de vogels waren dan alert en konden zelfstandig wegvliegen. Tijdens de verkoever- of hersteltijd werden biometrische gegevens genoteerd en werd de vogel ge(kleur) ringd. De aanrijtijd (of pre-operatietijd), operatietijd en hersteltijd bedroegen gemiddeld 33, 24 en 52 minuten (tabel 2.2).

De hele behandeling van vangst tot loslaten duurde gemiddeld één uur en 50 minuten. Om de effecten van het vangen en de operatie te monitoren, is 24 uur na de operatie de status van het nest gecontroleerd en is er geprobeerd de gezenderde vogel in het veld terug te vinden en op het oog vast te stellen of de vogel gezond oogt. In de daaropvolgende weken is voor zover mogelijk geprobeerd vast te stellen welke vogels succesvol jongen hebben grootgebracht.

Geprogrammeerde activiteit van de zenders

Aangezien de batterijen van de geïmplanteerde zenders niet tussentijds opgeladen kunnen worden, bepaalt de levensduur van de batterij hoe lang er posities van de gezenderde vogels kunnen worden doorgegeven. Om deze periode zo lang mogelijk te maken, zijn de zenders vooraf geprogrammeerd zodat ze ongeveer 11 maanden mee zouden kunnen gaan en vooral tijdens de trek posities door zouden geven. Door de zender alternerend een aantal uren

Tabel 2.2. Biometrie, vangstdatum en bijzonderheden omtrent de operatie voor de verschillende gezenderde individuen (n=15).

Individu	vangstdatum	gewicht (g)	Vleugellengte (mm)	Snavel lengte (mm)	Kop-plus-snavel (mm)	Tarsus (mm)	Tarsus + teen (mm)	Sexe (Moleculair v=vrouwje)	Pre-operatie duur (uren)	Operatie duur (uren)	Verkoever duur (uren)	Totale nateer tijd (uren)	gewicht zender (g)
Heidenskip	12-5-2009	320	-	109	148	93	135	V	0:37	0:25	0:40	1:42	25,4
Skarl	10-5-2009	328	231	113	152	89	138	V	0:45	0:24	0:41	1:50	25,5
Skuzum	16-5-2009	307	227	106	146	78	123	V	0:34	0:24	0:47	1:45	25,4
Starum	14-5-2009	310	230	107	149	89	136	V	0:53	0:20	0:53	2:06	25,2
Hylpen	10-5-2009	310	231	106	147	80	127	V	0:32	0:24	0:52	1:48	25,7
Warns	11-5-2009	326	231	107	149	86	131	V	0:24	0:24	1:14	2:02	25,4
Gaast	11-5-2009	325	231	101	139	98	123	V	0:27	0:25	0:38	1:30	25,4
Himmelum	13-5-2009	324	231	115	155	83	132	V	0:13	0:26	1:09	1:48	25,5
Nijhuizum	14-5-2009	308	223	105	147	81	125	V	0:26	0:21	0:53	1:40	25,7
Warkum	12-5-2009	327	226	114	155	85	129	V	0:14	0:27	1:01	1:42	25,6
Koudum	11-5-2009	312	222	93	135	81	123	V	0:34	0:26	0:52	1:52	25,4
Molkwar	16-5-2009	314	218	107	149	86	130	V	0:53	0:28	0:54	2:15	25,5
Parregea	11-5-2009	338	241	107	147	86	133	V	0:32	0:25	0:41	1:38	25,8
Bakhuzen	17-5-2009	315	221	107	147	83	130	V	0:15	0:24	1:06	1:45	25,7
Ferwâlde	16-5-2009	344	233	112	156	89	135	V	0:43	0:24	0:43	1:50	25,7

Tabel 2.3. Programmering van de zenders (voorafgaand aan het onderzoek aangevraagd). Dit betekent, dat de zender 1 keer per drie dagen contact kan maken met de satelliet, waarbij de zender gedurende 4 uur een signaal uitzend.

Periode	Frequentie uitgezonden signaal	Zendtijd
15 mei - 31 mei 2009	1x per 3 dagen	4 uur
1 juni – 15 augustus 2009	1x per 1,5 dagen	4 uur
15 augustus – 1 december 2009	1x per 6 dagen	6 uur
1 december 2009 – 15 februari 2010	1x per 3 dagen	4 uur
16 februari 2010– 15 april 2010	elke dag	4 uur

aan te zetten, gevolgd door een periode waarin de zender uit staat, kan stroom worden bespaard en waardoor de batterij langer meegaat. De exacte programmering van de verwachte 700 uur batterijtijd is weergegeven in tabel 2.3.

Registreren van de locaties

Via de website van CLS/ ARGOS komen de satellietpeilingen binnen en worden de locaties berekend. Niet alle peilingen zijn van gelijke kwaliteit, de werkelijke positie bevindt zich binnen een range van in het beste geval 150 meter en in het slechtste geval vele honderden kilometers van de berekende locatie (eigen waarnemingen/USGS). Het is dan ook noodzakelijk om onwaarschijnlijke

posities eruit te filteren. Dit is gebeurd met door de USGS ontwikkelde software. In de uren (timeslots) dat de zender aan staat, worden meestal meerdere plaatsbepalingen gedaan. Hieruit kan de peiling met de beste kwaliteit worden geselecteerd en kan ook worden bepaald of de vogel vloog of zich op de grond bevond. Afhankelijk van weersomstandigheden, geografische positie en de habitat waar de vogel zich bevindt, kan een signaal beter of slechter worden opgevangen door de satellieten. Het is dan ook niet ongebruikelijk dat een vogel één of meerdere uitzendperiodes wordt gemist. Het is dan niet mogelijk om te bepalen waar de vogel zich in de tussentijd heeft bevonden. Wanneer in de vlucht peilingen worden gemist, dan is het bijvoorbeeld

niet mogelijk om te zeggen wanneer de vogel exact vertrokken is of aangekomen. Doordat de zenders niet continu aan staan, zit daar op zich al een marge in waarvan de grootte afhankelijk is van de tijd van het jaar (zie tabel 2.3). De zenders geven niet alleen informatie door over de positie van de vogel maar registreren ook lichaamstemperatuur, activiteit en batterijspanning. Wanneer een vogel dood is, kan dat op afstand worden vastgesteld, zolang de zender maar contact kan maken met de satellieten. Evenzo kan zenderuitval door batterijproblemen worden aangetoond wanneer de batterijspanning een gestaag verval in de tijd laat zien.

Veldwaarnemingen

Na terugkeer in het broedgebied in het voorjaar van 2010 hebben we intensief gezocht naar de nesten van de gezenderde vogels en hebben we de lotgevallen daarvan vastgelegd. Ook nadat de zenders gestopt waren, konden de vogels herkend worden aan de kleurringen, aangezien elk gevangen individu van kleurringen is voorzien. Een meerwaarde van dit onderzoek is dan ook dat daadwerkelijk in het veld kon worden vastgesteld wat de lange termijn effecten zijn van de geïmplanteerde zenders op overleving en reproductie.

Box 1. Pilot-project zonnecelzenders met harnas

Vijf juveniele vogels zijn voorzien van een op de rug aangebrachte zender, die wordt gevoed door een zonnepaneel. Een zender met zonnepaneel kan langduriger blijven uitzenden dan een zender met batterijen. De bevestiging vond plaats met behulp van een tuigje, waarvan de lussen om de poten en vleugels worden gelegd en strak worden getrokken. Bij o.a. roofvogels, purperreigers en lepelaars zijn hiermee goede ervaringen opgedaan in binnen- en buitenland. De reden dat bij de adulten niet voor deze manier van zenderen is gekozen (zie de hoofdtekst), is dat we verwachtten dat volwassen Grutto's tijdens de trek problemen zouden kunnen krijgen met het tuigje. Op het moment van vangen zijn de volwassen vogels namelijk aan het broeden en hebben ze flink ingeteerd op hun reserves. In aanloop naar de trek vetten ze echter sterk op. Bij de aanleg van het tuigje worden de lussen strak aangetrokken om te voorkomen dat de vogels de zender afschudden. Bij een sterk opgevette vogel zouden de lussen echter te strak komen te zitten en de vogel bij het vliegen kunnen hinderen. Om die reden is er voor gekozen om bij wijze van proef, enkele vliegvlugge jonge vogels te voorzien van een harnaszender. Juvenielen in juli zijn namelijk vaak al behoorlijk zwaar en bovendien verwachtten we dat juvenielen minder vet zullen aanleggen omdat er aanwijzingen zijn dat jonge vogels de trek in meerdere korte etappes afleggen.

In de nacht van 2 juli 2009 werden met behulp van mistnetten, tien juveniele Grutto's gevangen op de Dijkgateweide, Wieringermeer (NH). De zwaarste vijf individuen werden voorzien van een zender en (kleur)ringen en ter plaatse weer losgelaten. De andere vijf werden alleen ge(kleur)ringd. Uit de peilingen bleek dat de vogels nog geruime tijd in Nederland verbleven en zich tot in augustus op verschillende plekken in Nederland ophielden, waaronder Noord-Fryslân, Ameland, de Wieringermeer en de omgeving van Hoorn. Eén vogel vertrok eind juli en vloog non-stop naar het natuurpark Coto Doñana ten zuiden van Sevilla, Zuid-Spanje.

Na half augustus waren er geen harnaszenders meer in de lucht. We verwachten niet dat dit te maken heeft gehad met een te grote belasting voor de vogels. We baseren ons hierbij op de terugvondst van een losse zender op de Dijkgateweide. Er werd in de omgeving van de zender geen kadaver gevonden en er waren ook geen bijtsporen op de zender te zien die zouden wijzen op predatie. Bovendien waren de bevestigingslussen nog in tact. Dat wijst er op, dat de zender los is geraakt, en dat we te voorzichtig zijn geweest bij het aantrekken van de lussen waardoor de vogels kans hebben gezien om de zenders af te schudden. Wanneer deze in het water of in dichte vegetatie vallen, kunnen ze geen verbinding meer maken met de satellieten. Het uitvallen van de zenders zou natuurlijk ook aan een technisch mankement kunnen liggen. Meer zekerheid over het lot van de gezenderde juvenielen hopen we in 2011 te krijgen als de vogels zich ergens in Nederland als broedvogel vestigen en aan de hand van de kleurringen herkend worden.

Achteraf gezien was het een goede beslissing om vooral in te zetten op geïmplanteerde satellietzenders, omdat deze vogels nu bewezen hebben dat ze met deze last succesvol hun trek kunnen vervolgen. De kleine steekproef met de harnaszenders laat zien dat er aan deze methode problemen kleven. Vooraf hadden we gehoopt een deel van de vogels tot in het overwinteringsgebied te kunnen volgen en wellicht meer te weten te komen over het overblijven van jonge Grutto's in Afrika in hun tweede levensjaar. Gezien de problemen met vruchtbaarheid van vogels met geïmplanteerde zenders (zie resultaten sectie) is het toch de moeite waard om nader te onderzoeken of harnaszenders ook bij broedende Grutto's in de toekomst met succes toegepast kunnen worden.

2.2.3. Veldonderzoek Guinee-Bissau

Dankzij de tellingen die sinds 1982 in de Afrikaanse wintergebieden zijn verricht (Altenburg & van der Kamp 1985, Bos *et al.* 2006, van der Kamp *et al.* 2006, Kuijper *et al.* 2006, Kleijn *et al.* 2010; samengevat in Zwarts *et al.* 2009), is bekend dat de Grutto's die in NW-Europa broeden zich 's winters vooral concentreren in de rijstpolders langs de mangrovekust tussen Zuid-Senegal en Guinee-Conakry en dat de meeste te vinden zijn in Guinee-Bissau (figuur 2.1). Ook de meeste gezenderde vogels werden na aankomst in Afrika in Guinee-Bissau geregistreerd (zie resultaten). Enkele zijn tijdelijk in de Senegal Delta neergestreken. Om een idee te krijgen van het habitat tijdens de aanwezigheid van de Grutto's daar, is dit gebied kort bezocht door Idrissa Ndiaye, ornitholoog in Senegal die eerder met ons samenwerkte voor grutto-onderzoek. In de winterperiode is door een team (Hamilton Monteiro, Jos Hooijmeijer, Jan van der Kamp, Leo Zwarts) ook Guinee-Bissau bezocht. Hoewel in de weken voor onze veldmissie de gezenderde vogels uit Guinee-Bissau al waren vertrokken (twee naar de Binnendelta van de Niger in Mali, één naar de Senegal Delta), werd besloten om toch volgens plan naar deze streek af te reizen en daar de gebieden te bezoeken die door de gezenderde Grutto's waren gebruikt en om te proberen te achterhalen waarom de vogels uit Guinee-Bissau waren vertrokken.

Een aantal rijstpolders die eerder geteld waren in de periode 1983-2009 in het noorden, midden en zuiden van Guinee-Bissau werden bezocht tussen 10 en 23 december 2009. Daarnaast werd in het zuiden van het land een rijstpolder bezocht waar één van de gezenderde Grutto's langdurig heeft verbleven. Ook werden in het noorden drie nog niet eerder bezochte rijstgebieden geteld, waaronder een gebied waarin een gezenderde vogel eerder in het seizoen was gepeild. Van elk gebied werd het

getelde terrein afgebakend met een GPS of aan de hand van topografische kaarten ingetekend. De data werden toegevoegd aan een GIS-bestand waarin alle topografische kaarten van Guinee-Bissau zijn opgenomen en ook alle telgebieden die eerder waren bezocht. Van elk bezocht gebied werd geschat welk deel dit jaar in cultuur was gebracht en van het in cultuur gebrachte deel, welk percentage was geoogst en welk percentage (nog) onder water stond. De betreffende gebieden werden afgezocht op Grutto's en als ze werden aangetroffen werd genoteerd in welk terreintype ze zich ophielden. Er werd daarbij een onderscheid gemaakt tussen wel/niet in cultuur gebracht, wel/niet geoogst en nat/droog. De activiteit werd gescoord en de wijze van foerageren genoteerd. Alle Grutto's werden systematisch afgezocht op kleurringen en het aantal geringde en ongeringde vogels vastgelegd. Een aantal malen werd een schatting gemaakt van de bolling van de buik ('*abdominal profile*') als indicatie voor de mate waarin de vogels al waren opgevet.

Overall werden mensen die in het veld aan het werk waren, gevraagd of ze de Grutto ("kiir" in de lokale taal in Guinee-Bissau) kenden, de vogels recent nog hadden gezien en zo ja waar en in welke periode van het jaar de vogels aanwezig waren, en of er tegenwoordig meer of minder vogels waren. Dergelijk onderzoek werd eerder ook uitgevoerd in Guinee-Bissau en in de Casamance (van der Kamp *et al.* 2008, Kleijn *et al.* 2010). De Grutto's werden vier maal eerder in december geteld: in 1982, 1983, 2004 en 2005. Als gevolg van de uitgestrektheid werd telkens slechts een deel van elk rijstgebied geteld. Het kost veel tijd om de meeste rijstpolders te bereiken (slechte ontsluiting). Omdat bovendien de gebieden lopend moesten worden doorkruist, kon er per werkdag niet meer dan 1000 ha, maar meestal minder, worden afgezocht. De beschikbare tijd varieerde tussen de jaren en daardoor ook het teloppervlak.



Figuur 2.1. De meeste Grutto's overwinteren in West Afrika in de rijstvelden langs de mangrovekust van Zuid Senegal, Guinee-Bissau en Guinee-Conakry, op de kaart aangeduid als de coastal rice zone.



Bij de tellingen maakten we dankbaar gebruik van de dammetjes die de rijstboeren hebben aangelegd om de waterstand ter plaatse te kunnen reguleren.

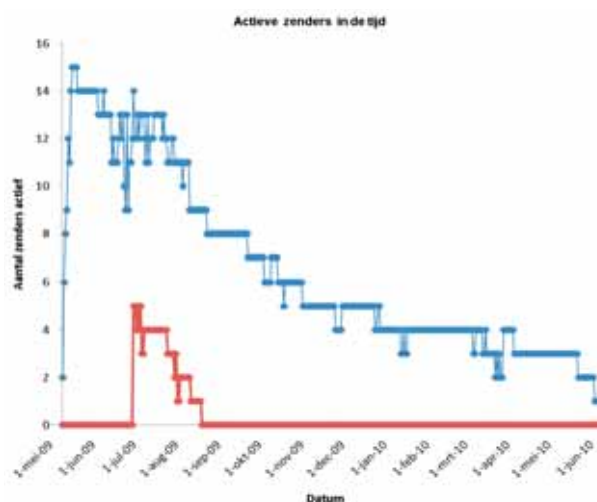
2.3. Resultaten

2.3.1. Functioneren van de zenders

Al in de eerste week na het implanteren van de zenders werden we geconfronteerd met het falen van de techniek en viel de eerste zender uit. Tegen het eind van 2009 waren nog maar vijf van de 15 zenders in de lucht. Deze vijf zenders bleven functioneren tot het eind van hun ingestelde levensduur (figuur 2.2). Los van één vogel die gepredeerd werd in 2009, is gebleken dat alle negen uitgevallen zenders last hadden van technisch falen, dat in drie gevallen was gerelateerd aan het wegvallen van de batterijspanning. Hoewel het contact tussen de meeste vogels en de satelliet niet meer tot stand kwam, konden de vogels aan de hand van hun kleurringen in het veld worden herkend. Zeven vogels konden op deze manier in het erop volgend broedseizoen worden teruggevonden en hiermee kon sterfte van de vogels uitgesloten worden als mogelijke oorzaak voor het wegvallen van contact met de satelliet. De gerealiseerde levensduur van de zenders kwam in deze studie op zes maanden, terwijl ze geprogrammeerd waren om 11 maanden mee te gaan.

Eén individu is waarschijnlijk gevangen in een visnet in Mali en de zender kon worden getraceerd (box 2 in sectie 2.3.7). Deze is vervolgens gebruikt

om de nauwkeurigheid in de praktijk te testen . Een andere vogel is gepredeerd teruggevonden in het broedgebied in het late voorjaar van 2010. Dit betekent dat één jaar na implanteren in totaal nog tien vogels in leven waren, drie vogels waren gestorven en van twee individuen was de status onzeker.



Figuur 2.2. Verloop van de activiteit van de zenders in de tijd. Met een rode lijn zijn de zenders met een tuigje weergegeven, met een blauwe lijn de geimplanteerde zenders. Als snel na aanbrengen daalde het aantal actieve zenders bij de tuigjes. Uitval trad ook op bij de geimplanteerde zenders maar dit ging geleidelijk.

2.3.2. Betrouwbaarheid van de peilingen: calibratie op de grond

In Sévaré, Mali (UTM/UPS: 30P 038 30 25/ 160 58 49) werd in de periode 23 januari tot 27 februari 2010 een satellietzender op het dak van een woonhuis geplaatst (afkomstig van de gevangen vogel 'Gaast'). Analyse van de peilingen van deze stationaire zender toonde aan dat de berekende locaties enigszins afweken van de werkelijke locatie. De gemiddelde afwijking bedroeg bij 'categorie 3' metingen gemiddeld 369 m (sd = 241m, range 60-880m). Minder betrouwbare metingen (categorie A en categorie B) gaven een afwijking van gemiddeld 3482 m (sd = 2631m, range 300-9190m). De gemiddelde afwijking over alle metingen tezamen bedroeg 1780 m (sd = 1927m).

2.3.3. Implantatie in het broedseizoen

Na implantatie in mei 2009 is voor elk individu het nestsucces en het uitvliegsucces van de kuikens genoteerd (tabel 2.4). Nestcontrole één dag na implantatie liet zien dat 14 van de 15 nesten nog bebroed werden en dat één nest in de tussentijd was gepredeerd. In de daarop volgende week kwamen 12 van de 14 nesten uit (één nest werd verlaten en één nest werd gepredeerd). Twee gruttoparen slaagden erin om één of meer kuikens vliegvlug te krijgen, zes paartjes kregen met zekerheid geen kuikens vliegvlug en voor vier paartjes kon het uitvliegsucces niet met zekerheid bepaald worden (tabel 2.4).

Predatie van één van de vogels heeft plaatsgevonden enkele dagen na de implantatie. Dit zou (mede) veroorzaakt kunnen zijn door de ingreep van de implantatie, maar dit kan ook toeval zijn. Na de

operatie is deze vogel op twee verschillende dagen waargenomen tijdens het verdedigen van de jongen, waarbij het gedrag van de vogel geen bijzonderheden vertoonde die zouden kunnen wijzen op een slechte conditie. Er was dan ook geen reden om aan te nemen dat de sterfte van deze vogel te wijten was aan de ingreep.

De twee nesten die gepredeerd werden lagen beide op percelen die gemaaid werden vlak na de implantatie. Tijdens het maaiproces werden de nesten ontzien en deze waren vervolgens duidelijk herkenbaar als kleine *patches* van lang gras in het perceel. Het is algemeen bekend dat hierdoor de zichtbaarheid voor predatoren toeneemt en deze nesten hebben altijd een lager uitkomstsucces ten opzichte van nesten op ongemaaide percelen (Teunissen 2000).

Dat nesten van de Grutto soms verlaten worden ten gevolge van een vangactie is bekend, echter in het algemeen is de kans hierop aan het eind van het incubatiestadium erg klein. Over de afgelopen zeven jaar heeft dit dan ook zeer zelden plaatsgevonden (J. Hooijmeijer eigen waarn.). Het is niet uitgesloten dat Grutto 'Starum' (tabel 2.4) haar nest heeft verlaten ten gevolge van de ingreep.

Tussen de 2 en de 6 vogels slaagden erin succesvol jongen groot te brengen, dit wijkt niet noemenswaardig af van het huidige algemene beeld waarbij gruttoparen jaarlijks niet meer dan 0,2-0,6 kuikens produceren per paar (Schekkerman 2008).

Van de 15 vogels werd één individu dus vroegtijdig gepredeerd, de overige 14 ondernamen allemaal de trektocht naar het zuiden.

Tabel 2.4. Nestresultaat (een week na vangst), aanwezigheid van uitgevlogen kuikens, al of niet migratie naar het zuiden en het uiteindelijke overwinteringsgebied van de gezenderde individuen.

Individu	nest resultaat	uitgevlogen kuikens?	migratie zuid-waards?	overwinteringsgebied
Heidenskip	gepredeerd	nee	ja	West Afrika
Skarl	reeds uitgekomen	onzeker	ja	West Afrika
Skuzum	reeds uitgekomen	nee	ja	onbekend (geen peilingen)
Starum	verlaten	nee	ja	onbekend (geen peilingen)
Hylpen	reeds uitgekomen	ja	ja	zuidelijk Iberisch schiereiland
Warns	reeds uitgekomen	nee	dood	
Gaast	reeds uitgekomen	onzeker	ja	West Afrika
Himmelum	gepredeerd	nee	ja	zuidelijk Iberisch schiereiland
Nijhuizum	reeds uitgekomen	ja	ja	West Afrika
Warkum	reeds uitgekomen	nee	ja	West Afrika
Koudum	reeds uitgekomen	onzeker	ja	onbekend (geen peilingen)
Molkwar	reeds uitgekomen	nee	ja	West Afrika
Parregea	reeds uitgekomen	nee	ja	zuidelijk Iberisch schiereiland
Bakhuzen	reeds uitgekomen	nee	ja	West Afrika
Ferwâlde	reeds uitgekomen	onzeker	ja	West Afrika

2.3.4. Wegtrek uit Nederland

Acht vogels gingen uiteindelijk op weg naar West-Afrika en drie vogels verkozen het Iberisch schiereiland als overwinteringsgebied. Van de overige drie vogels is de bestemming, door het vroegtijdig uitvallen van de zenders, onbekend gebleven.

Timing van de wegtrek

Het vertrek uit het broedgebied en uit Nederland viel voor de meeste Grutto's samen, de vogels

verlieten dus direct vanuit het broedgebied ons land (tabel 2.5). Gemiddeld vertrokken de vogels op 23 juni uit het broedgebied, met een ruime spreiding van twee maanden tussen de vroegste (4 juni) en de laatste vertrekdatum (5 augustus). De gemiddelde vertrekdatum uit Nederland was 26 juni (de vroegste 5 juni en de laatste 5 augustus). Deze patronen zijn vergelijkbaar met wat er bekend is over de populatie als geheel (Zwarts *et al.* 2009).

In tabel 2.6 hebben we de datum van vertrek uit Nederland gerelateerd aan het broedsucces. De individuen zijn hierbij uitgesplitst op grond van het

Tabel 2.5. Vangstdatum, laatste satellietpeiling in het broedgebied en de laatste satelliet peiling in Nederland voor de 15 geïmplanteerde individuen. Naast de individuele waarden is het gemiddelde en de range (vroegste en de laatste) weergegeven. Individuen gemarkeerd met een (*) hielden zich na vertrek uit het broedgebied nog even op elders in Nederland.

Individu	vangst datum	laatste peiling broedgebied	laatste peiling Nederland
Heidenskip	12 mei 2009	20 juni 2009	20 juni 2009
Skarl	10 mei 2009	9 juli 2009	9 juli 2009
Skuzum	16 mei 2009	5 juni 2009	5 juni 2009
Starum*	14 mei 2009	14 juni 2009	22 juni 2009
Hylpen	10 mei 2009	24 juni 2009	24 juni 2009
Warns	11 mei 2009		
Gaast	11 mei 2009	22 juni 2009	22 juni 2009
Himmelum*	13 mei 2009	4 juni 2009	15 juni 2009
Nijhuizum	14 mei 2009	5 augustus 2009	5 augustus 2009
Warkum	12 mei 2009	20 juni 2009	20 juni 2009
Koudum	11 mei 2009		
Molkwar*	16 mei 2009	1 juli 2009	23 juli 2009
Parregea	11 mei 2009	24 juni 2009	24 juni 2009
Bakhuzen	17 mei 2009	15 juni 2009	15 juni 2009
Ferwâlde	16 mei 2009	15 juni 2009	26 juni 2009
<i>gemiddelde</i>		<i>23 juni 2009</i>	<i>26 juni 2009</i>
<i>Min</i>		<i>4 juni 2009</i>	<i>5 juni 2009</i>
<i>Max</i>		<i>5 augustus 2009</i>	<i>5 augustus 2009</i>

Tabel 2.6. Laatste satellietpeiling in het broedgebied en de laatste satellietpeiling in Nederland, voor de 13* geïmplanteerde individuen, uitgesplitst naar het broedsucces van het afgelopen seizoen. Naast de individuele waarden is het gemiddelde per groep weergegeven.

uitgevlogen kuikens?	Individu	laatste waarneming broedgebied	laatste waarneming Nederland
Ja	Nijhuizum	5 augustus 2009	5 augustus 2009
	Hylpen	24 juni 2009	24 juni 2009
	<i>gemiddeld</i>	<i>15 juli 2009</i>	<i>15 juli 2009</i>
Nee	Heidenskip	20 juni 2009	20 juni 2009
	Skuzum	5 juni 2009	5 juni 2009
	Starum	14 juni 2009	22 juni 2009
	Himmelum	4 juni 2009	15 juni 2009
	Warkum	20 juni 2009	20 juni 2009
	Molkwar	1 juli 2009	23 juli 2009
	Parregea	24 juni 2009	24 juni 2009
	Bakhuzen	15 juni 2009	15 juni 2009
	<i>gemiddeld</i>	<i>16 juni 2009</i>	<i>22 juni 2009</i>
	Onzeker	Gaast	22 juni 2009
Skarl		9 juli 2009	9 juli 2009
Ferwâlde		15 juni 2009	26 juni 2009
<i>gemiddeld</i>		<i>25 juni 2009</i>	<i>25 juni 2009</i>

*Individuen Koudum (zender defect) en Warns (dood) zijn hierin niet opgenomen

Tabel 2.7. Overwinteringszone (Europa of Afrika) en de succesvolle bestemmingen (met tussen haakjes de duur van verblijf in het gebied in dagen), voor 13 gezenderde individuen, uitgesplitst naar het broedsucces van het paar in het voorafgaande jaar. Individuen voorzien van een * konden vrijwel jaarrond gevolgd worden, zie paragraaf 3.5.

uitgevlogen kuikens?	Individu	Overwinteringszone	Successievelijke bestemmingen (duur in dagen)
ja	Nijhuizum*	Afrika	Guinee-Bissau (55)->Senegal (94)->W-Iberië (60)->NL
	Hylpen	Europa	Frankrijk (2)->Iberië (>176)
nee	Heidenskip	Afrika	Guinee-Bissau (>37)->?
	Skuzum	Onbekend	Iberië (>14)->?
	Starum	Onbekend	O-Iberië(>47)->?
	Himmelum*	Europa	Z-Iberië (279)->NL
	Warkum	Afrika	Guinee-Bissau (36)->Casamance (>53)->?
	Molkwar	Afrika	Marokko (7)->Senegal (>15)->?
	Parregea*	Europa	W-Iberië (>257)->NL
	Bakhuzen	Afrika	Z-Iberië (2)->Senegal (>30)->?
	onzeker	Gaast	Afrika
Skarl*		Afrika	Z-Iberië (10)->Senegal (125)->Mali (94)->NL
Ferwâlde		Afrika	Z-Iberië (8)->Guinee-Bissau (97)->?

feit of ze wel of geen vliegvlugge kuikens hebben geproduceerd. Twee paartjes hebben met zekerheid kuikens geproduceerd, de vrouwen van deze paartjes vertrokken op respectievelijk 5 augustus en 24 juni (gemiddeld op 15 juli) uit zowel het broedgebied als uit Nederland. De negen vrouwen van de paartjes die het seizoen zonder kuikens afsloten, vertrokken gemiddeld op 16 juni uit het broedgebied en op 25 juni uit Nederland. We kunnen stellen dat vrouwelijke Grutto's zonder uitgevlogen jongen half juni vertrekken, voor Grutto's met jongen is er meer spreiding maar die vertrekken gemiddeld rond half juli.

Van 13 gezenderde Grutto's kon van 11 individuen met zekerheid de overwinteringszone worden aangewezen (tabel 2.7). Hiervan overwinterde 75% (n=8) in Afrika en 25% (n=3) in Europa. Voor twee individuen (Skuzum en Starum) kon de overwinteringszone niet worden bepaald. Van deze vogels viel de zender uit op het moment dat ze op het Iberische schiereiland waren. Individuen 'Skuzum' en 'Starum' waren op het moment dat de zender het begaf respectievelijk 14 en 47 dagen op het Iberisch schiereiland aanwezig en het is niet uitgesloten dat ze vervolgens hun reis nog verder vervolgden naar Afrika.

Stopplekken

Grutto's maken onderweg gedurende langere of kortere tijd gebruik van verschillende stopplekken. In het verleden waren sommige kustgebieden in Frankrijk van groot belang als stopplaats, vooral tijdens de voorjaarsstrek. Als tabel 2.7 wordt vergeleken met tabel 2.1 wordt duidelijk dat de gebieden in Frankrijk vrijwel niet benut werden door de gezenderde individuen. Individu 'Hylpen' heeft eind juni twee dagen gepleisterd in West-

Frankrijk. Dit viel samen met een periode van zeer slecht weer in Zuid-Europa.

Van vertrekkende Grutto's op weg naar Nederland is bekend dat ze ruim voldoende vetreserves aanleggen om de route naar het zuiden in één ruk te voltooien (Zwarts *et al.* 2009). Individu 'Skarl' heeft op de terugweg naar Nederland rond half maart twee weken gependend in de Camargue in Zuid-Frankrijk. Dit individu volgde de route waarbij op de heenweg de Oost-Atlantische flyway lang de kust wordt aangehouden, waarna werd overwinterd in de Binnendelta van de Niger, in Mali en vervolgens de terugweg werd aangevangen via Tunesië en Frankrijk naar Nederland. Ook deze vogel werd op het moment dat zij uit Tunesië vertrok geconfronteerd met zeer slecht weer in Zuid-Europa, wat reden kan zijn dat ze is uitgeweken naar de Camargue in plaats van de laatste etappe naar Nederland in één vlucht te voltooien. Alleen individu 'Molkwar' heeft begin augustus een korte stop gemaakt van ongeveer een week in Marokko.

2.3.5. Overleving en aankomst in Nederland

In het voorjaar van 2010 werden 11 vogels teruggezien in het studiegebied in Fryslân (tabel 2.8). In totaal tien individuen werden teruggezien in de nabijheid van de vangstlocatie. Gemiddeld waren deze vogels terug in het gebied op 27 maart (range 19 maart – 12 april). Deze datum verschilt niet van controle vogels uit dezelfde populatie, die niet waren voorzien van een satellietzender; deze arriveerden gemiddeld op 26 maart (n=392). Van twee vogels was het onduidelijk of ze in leven waren en waar ze uithingen. Tussen de 11 (minimum) en 13 (maximum) vogels (van de in totaal 15) hebben een jaar met een interne zender overleefd. Dit komt neer op een overlevingskans van tussen de

Tabel 2.8. Aankomst in het broedgebied in 2010, aanwijzingen voor territoriaal gedrag en eventuele broedgegevens voor de 15 gezenderde individuen.

Individu	terugkomst in broedge-bied?	aanwijzingen voor territoriaal gedrag	broedgegevens
Heidenskip	ja	nee	geen broedsel
Skarl	ja	nee	geen broedsel
Skuzum	ja	copulerend	geen broedsel
Starum	ja	broedend	wel broedsel, maar misvormde eieren
Hylpen	ja	onbekend	onbekend
Warns	dood	-	-
Gaast	dood	-	-
Himmelum	ja	gepaard	nee, dood in broed seizoen
Nijhuizum	ja	alarmerend	onbekend
Warkum	ja	gepaard	geen broedsel
Koudum	ja	nee	geen broedsel
Molkwar	onbekend	onbekend	onbekend
Parregea	ja	gepaard	geen broedsel
Bakhuzen	ja	copulerend	geen broedsel
Ferwâlde	onbekend	onbekend	onbekend

0,73 (minimale schatting) en de 0,87 (maximale schatting). De gemiddelde overlevingskans van een niet-gemanipuleerde Grutto zit met een waarde van 0,8 (Roodbergen *et al.* 2008, Bruinzeel 2010) hier precieustussenin. De overleving van de geïmplanteerde vogels wijkt ook niet noemenswaardig af van niet-geïmplanteerde vogels in dezelfde populatie (tussen 2004 en 2010 lag de jaarlijkse overleving in deze populatie tussen de 0,8 en 0,9). We concluderen dat er geen aanwijzingen zijn dat de geïmplanteerde zenders de overlevingskans beïnvloeden.

Nestgegevens

Tabel 2.8 laat zien, dat een groot aantal vogels terugkeerde naar het broedgebied, dat een groot deel van de vogels broedindicerend gedrag vertoonde, maar dat het aantal gevonden legsel opvallend klein was. Ondanks intensief zoeken naar nesten, werd maar van één gezenderde vogel een nest gevonden. Dit nest bevatte misvormde eieren. Een normaal grutto-ei heeft een gemiddelde afmeting van 54,5 mm x 37,3 mm (N=7.799). Dit legsel bestond uit twee eieren van 35,9 mm x 26,4 mm en 54,2 mm x 27,5 mm (zie foto). Helaas werd het legsel vroegtijdig gepredeerd, zodat de levensvatbaarheid niet vastgesteld kon worden, maar de gangbare opinie is dat dermate afwijkende eivormen en eivolumes een zeer lage levensvatbaarheid hebben. Dit soort afwijkende eimaten zijn zeer zeldzaam bij de Grutto. De combinatie van een opvallend klein aantal gevonden nesten en het feit dat het enige gevonden legsel misvormd was, zijn sterke aanwijzingen dat de geïmplanteerde zenders een nadelig effect hebben op het normale proces van eivorming bij Grutto's.

In tabel 2.9 is vermeld wat het wel en wee is geweest



Foto: Het enige gevonden legsel van de geïmplanteerde Grutto's bevatte twee eieren met een afwijkend formaat. Nest van individu "Starum" (foto: Bram Verheijen).

van de gezenderde Grutto's in het broedseizoen van 2010, voor zover we dat hebben kunnen vaststellen.

2.3.6. De complete jaarcyclus

Van in totaal vier individuen werd informatie verzameld gedurende de gehele jaarcyclus (tabel 2.10). Van de individuen 'Nijhuizum', 'Skarl' en, 'Parregea' waren voor meer dan 365 dagen peilingen beschikbaar (respectievelijk 392, 378 en 389 dagen). Voor individu 'Himmelum' waren 328 dagen beschikbaar, echter op het moment dat de zender uitviel, was de vogel al terug in het broedgebied. Door bevestigingen met reguliere zichtwaarnemingen kon voor dit individu alsnog de jaarcyclus compleet worden gemaakt. In de vervolganalyse wordt voor elk individu de peilingen

Tabel 2.9 Individuele bijzonderheden van de gezenderde Grutto's.

Individu	Technische falen	Laatste satelliet peiling	Bijzonderheden 2010
Heidenskip	ja, wegvallen batterij spanning	30-7-2009	Geen partner waargenomen; laatste observatie op 24/03/2010.
Skarl	nee	22-5-2010	Waargenomen tot 20/04/2010, hield zich op in een groot gebied in broedtijd.
Skuzum	ja	5-7-2009	Copulatie en nestbouw waargenomen tot half april, sat. data suggereren dat vogel stierf begin mei 2010.
Starum	ja	10-8-2009	Eieren gepredeerd, vogel vertrok vermoedelijk vroegtijdig uit broedgebied.
Hylpen	ja	28-12-2009	Alleen waargenomen op 22 juni 2010.
Warns	nee	14-5-2009	Partner niet waargenomen in 2010.
Gaast	nee	1-11-2009	Vogel stierf in November 2009 in Mali (zie bijlage), zender is terug gevonden.
Himmelum	nee	4-5-2010	Zender teruggevonden, 5 weken lang waargenomen in broedgebied.
Nijhuizum	nee	9-6-2010	Zelfde partner als in 2009, waargenomen gedurende het hele broedseizoen.
Warkum	ja	22-9-2009	Vogel loopt mank, waargenomen gedurende het broedseizoen.
Koudum	ja	20-5-2009	Waargenomen in het begin en eind van het broedseizoen (niet in mei).
Molkwar	ja, wegvallen batterij spanning	23-8-2009	Vogel was sub-adult in 2009 (tweede kalenderjaar).
Parregea	nee	3-6-2010	Waargenomen met partner gedurende het broedseizoen.
Bakhuzen	ja	27-7-2009	Copuleert met partner uit 2009, waargenomen gedurende het broedseizoen.
Ferwâlde	ja, wegvallen batterij spanning	18-10-2009	

Tabel 2.10. Per individu is weergegeven: het aantal dagen met een goede peiling, aantal dagen zeker onderweg (van A naar B), aantal dagen geen peiling, totaal aantal dagen geen peiling (de vorige twee parameters opgeteld), het totaal aantal wisselingen tussen gebieden (van A->B of vice versa), de ratio (totaal aantal dagen geen peiling gedeeld door het aantal wisselingen).

Parameter	Skarl	Parregea	Himmelum	Nijhuizum
Aantal dagen met een goede peiling	351	358	358	347
Aantal dagen zeker onderweg	4	2	3	7
Aantal dagen geen peiling	10	18	4	11
Totaal aantal dagen geen peiling	14	20	7	18
Aantal wisselingen tussen gebieden	5	2	2	5
Ratio (aantal dagen geen peiling/aantal wisselingen)	2,8	10	3,5	3,6
Gecorrigeerd aantal dagen geen peiling	-	7 (ipv 13)	-	-

teruggebracht of geëxtrapolerd naar een periode van exact 365 dagen.

Het foutencontroleprogramma van USGS maakt gebruik van meerdere peilingen op dezelfde locatie. Hierdoor worden peilingen van stationaire vogels betrouwbaarder. De plaatsbepaling van Grutto's die zich bewegen, bijvoorbeeld tijdens migratie van A naar B, zijn daardoor minder nauwkeurig. Dat betekent ook dat vogels die relatief veel bewegen,

ook op relatief veel dagen onbetrouwbaar gepeild worden. Voor de vier individuen hebben we de betreffende parameters in tabel 2.10 gezet.

Uit tabel 2.10 blijkt dat er een vaste verhouding is (2,8-3,6) tussen het aantal dagen zonder een goede peiling en het aantal grootschalige vliegbewegingen (voor drie individuen; Parregea is een uitzondering). Zodra een vogel zich over een grote afstand verplaatst, duurt het even voordat een betrouwbare peiling

Tabel 2.11. Jaarcyclus in dagen voor vier individuen (op hoofdlijnen).

	Skarl	Parregea	Himmelum	Nijhuizum	gemiddeld	min	max
NEDERLAND totaal	108	88	79	139	104	79	139
FRANKRIJK totaal	14	0	0	0	4	0	14
IBERIË totaal	10	257	279	60	152	10	279
AFRIKA totaal	219	0	0	148	92	0	219
onbekende locatie*	0	11	0	0	3	0	11
onbekend, geen informatie	10	7	4	11	8	4	11
onderweg van A naar B	4	2	3	7	4	2	7
<i>totaal dagen</i>	<i>365</i>	<i>365</i>	<i>365</i>	<i>365</i>			

Tabel 2.12. Jaarcyclus in dagen voor vier individuen in detail.

	Skarl	Parregea	Himmelum	Nijhuizum
Broedgebied (territorium)	1	1	46	1
Broedgebied (<15km)	107	87	22	99
Nederland (>15km)	0	0	11	39
West-Frankrijk (Vendee - Somme)	0	0	0	0
Zuid-Frankrijk	14	0	0	0
West-Iberië (Lissabon e.o.)	0	257	0	60
Zuid-Iberië (Coto Donana, Algarve)	10	0	279	0
Centraal-Iberië (Extremadura)	0	0	0	0
Oost-Iberië	0	0	0	0
Senegalrivier - delta	0	0	0	17
Senegalrivier - binnenland	125	0	0	76
Casamance/Guinee-Bissau	0	0	0	55
Mali, Inner Niger Delta	94	0	0	0
onbekende locatie (tussen Iberië en NL)	0	11	0	0
onbekend, geen informatie	10	7	4	11
onderweg van A naar B	4	2	3	7
<i>totaal dagen</i>	<i>365</i>	<i>365</i>	<i>365</i>	<i>365</i>

wordt verkregen. Ruwweg elke grote verplaatsing veroorzaakt dus drie dagen met minder betrouwbare peilingen. Uitzondering is individu 'Parregea', die relatief veel dagen heeft zonder goede peiling (in verhouding tot het aantal grote verplaatsingen). De enige verklaring is dat deze vogel zich een bepaalde tijd ergens zwervend heeft opgehouden of dat de zender problemen had. In beide gevallen zou dit zichtbaar moeten zijn aan een bepaalde periode in de tijd dat de zender geen goede plaatsbepalingen geeft. Dit is het geval. Parregea werd aaneengesloten slecht gepeild in de periode 14 maart - 28 maart 2010, toen de vogel zich ergens moest bevinden tussen Iberië (het overwinteringsgebied) en het Nederlandse broedgebied. Voor de analyse van de jaarcyclus houden we hier rekening mee en geven we Parregea een andere behandeling dan de drie andere vogels. We lassen een fictief gebied in tussen Iberië en Nederland waar Parregea in de periode 14 maart -28 maart toen ongeveer 13 dagen spendeerde. Dit is gebaseerd op 20 dagen dat er geen peiling is

minus 7 dagen (wat je zou verwachten op grond van het geschatte aantal peilingen op grond van het aantal gebiedswisselingen (twee) en de ratio tussen een gebiedswisselingen en het aantal dagen dat er vervolgens geen goede peiling is (3,5).

De jaarcyclus in dagen is voor deze vier individuen weergegeven in tabel 2.11 op hoofdlijnen en in tabel 2.12 in detail. In tabel 2.13 en tabel 2.14 is de jaarcyclus weergegeven in procenten.

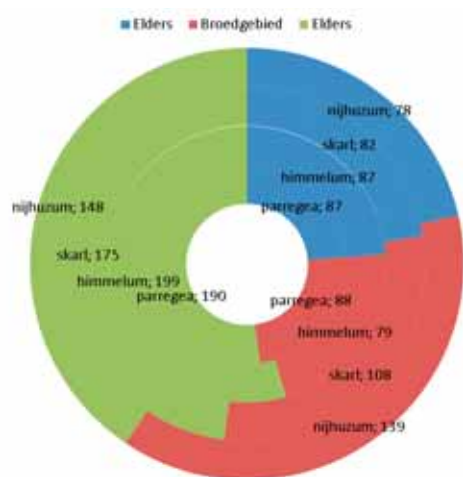
In figuur 2.3 is de versimpelde jaarcyclus weergegeven voor vier individuen. De aankomst in het Nederlandse broedgebied vertoont weinig variatie, echter in het vertrek uit het broedgebied zit aanzienlijke variatie. Nijhuizum vertrek later dan de andere drie individuen wat veroorzaakt werd doordat deze vrouw succesvol kuikens heeft grootgebracht, terwijl de overige drie vrouwen geen broedsucces hadden (zie tabel 2.8).

Tabel 2.13. Jaarcyclus in procenten voor vier individuen (op hoofdlijnen), (waarbij het aandeel 'onbekend' verdeeld is over de overige categorieën).

	Skarl	Parregea	Himmelum	Nijhuizum	gemiddeld	min	max
NEDERLAND totaal	30%	25%	22%	39%	29%	22%	39%
FRANKRIJK totaal	4%	-	-	-	-	-	4%
IBERIË totaal	3%	72%	77%	17%	42%	3%	77%
AFRIKA totaal	62%	-	-	42%	52%	42%	62%
onbekende locatie*	-	3%	-	-	3%	3%	3%
onbekend, geen informatie	-	-	-	-	-	-	-
onderweg van A naar B	1%	1%	1%	2%	1%	1%	2%
totaal dagen	100%	100%	100%	100%			
totaal dagen-onbekend	355	358	361	354			

Tabel 2.14. Jaarcyclus in procenten voor vier individuen.

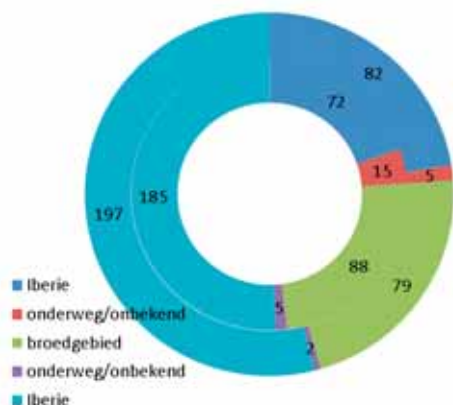
	Skarl	Parregea	Himmelum	Nijhuizum
Broedgebied (territorium)	-	-	13%	-
Broedgebied (<15km)	30%	24%	6%	28%
Nederland (>15km)	-	-	3%	11%
West-Frankrijk (Vendee - Somme)	-	-	-	-
Zuid-Frankrijk	4%	-	-	-
West-Iberië (Lissabon e.o.)	-	72%	-	17%
Zuid-Iberië (Coto Donana, Algarve)	3%	-	77%	-
Centraal-Iberië (Extremadura)	-	-	-	-
Oost-Iberië	-	-	-	-
Senegalrivier - delta	-	-	-	5%
Senegalrivier - binnenland	35%	-	-	21%
Casamance/Guinee-Bissau	-	-	-	16%
Mali, Inner Niger Delta	26%	-	-	-
onbekende locatie (tussen Iberië en NL)	-	3%	-	-
onbekend, geen informatie				
onderweg van A naar B	1%	1%	1%	2%
<i>totaal dagen</i>	<i>100%</i>	<i>100%</i>	<i>100%</i>	<i>100%</i>
<i>totaal dagen-onbekend</i>	<i>355</i>	<i>358</i>	<i>361</i>	<i>354</i>



Figuur 2.3. Grafische weergave van de jaarcyclus (de gehele cirkel omvat 365 dagen) voor de individuen Nijhuizum, Skarl, Parregea en Himmelum (NB. de verschillende kleuren voor de markering 'elders' geven de tijd weer in twee verschillende kalenderjaren). De top van de cirkel is 1 januari en het jaar verloopt met de wijzers van de klok. In elk segment is het aantal dagen weergegeven.

Parregea en Himmelum: Spaanse overwinteraars

In figuur 2.4 is de versimpelde jaarcyclus weergegeven voor Parregea en Himmelum. De aankomst en vertrek uit het Nederlandse broedgebied vertoont weinig variatie. Beiden hadden mislukte legsels, waardoor ze nog voordat de zomer begon, het land weer verlieten. Beiden overwinterden in Iberië waar ze respectievelijk 72% en 77% van het jaar doorbrachten. Slechts 22% en 25% van het jaar bevonden deze twee individuen zich in Nederland (zie tabel 2.13).



Figuur 2.4. Grafische weergave van de jaarcyclus (de gehele cirkel omvat 365 dagen) voor de individuen Parregea en Himmelum (NB. de verschillende kleuren voor de markering 'Iberie' geven de tijd op die locatie weer in twee verschillende kalenderjaren). De top van de cirkel is 1 januari en het jaar verloopt met de wijzers van de klok. In elk segment is het aantal dagen weergegeven.

De Senegal vallei

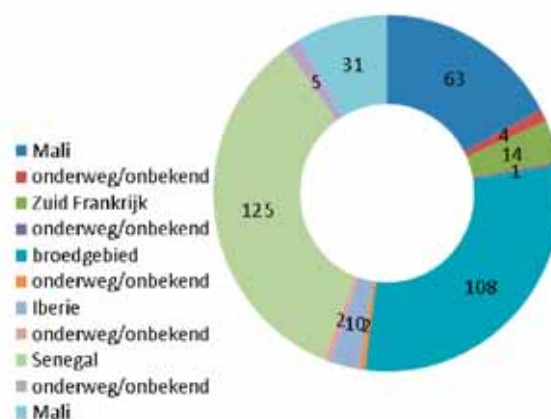
In West-Afrika overwinteren vrijwel alle Grutto's bezuiden de Sahara. Bovendien enkele (tijdelijke) meren in zuidelijk Mauritanië (zoals Lac de Mâl, Lac Aleg en Lac R'kiz) die soms heel aantrekkelijk kunnen zijn voor steltlopers als Kemphanen en Grutto's, zijn de reguliere wintergebieden in de Senegaldelta te vinden, de Binnendelta van de Niger in Mali en de rijstgebieden in Zuid-Senegal, Gambia en Guinee-Bissau.

Echter, een aantal individuen heeft ook kortere of langere tijd doorgebracht in de Senegalvallei. Dit is het bassin van de Senegal rivier, op de grens van Mauritanië en Senegal. Het gebied, grofweg tussen Richard Toll in het westen (stroomafwaarts) en Bakel in het oosten (stroomopwaarts) is 20-30 km breed en staat elk jaar bij hoge vloed onder water. Afhankelijk van de regenval en de vloed is het gebied meer of minder nat. Bij volledige overstroming kan hier een oppervlakte van 100.000 ha onder water staan; het overstromingsregime is afhankelijk van het peilbeheer in het stuwmeer achter de Manantali stuwdam, stroomopwaarts in de Senegal (Zwarts *et al.* 2009). Over de betekenis van deze vallei is maar zeer weinig bekend. Het feit dat

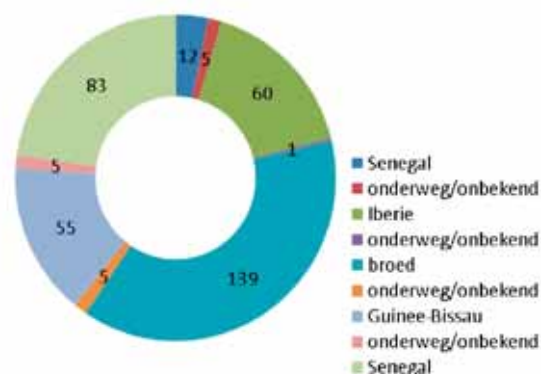
een aantal individuen van deze vallei gebruik maakt geeft aan dat dit gebied tegenwoordig mogelijk een belangrijke (aanvullende?) functie voor de Grutto heeft. Zoals eerder aangegeven, weten we nog maar weinig over temporele verschillen binnen en tussen jaren. We weten derhalve ook niet, of dit gebied jaarlijks deze rol speelt maar gezien de grootte van het jaarlijkse overstromingsgebied verwachten we dit wel.

Skarl en Nijhuizum: Afrikaanse overwinteraars

In figuur 2.5 en figuur 2.6 is de versimpelde jaarcyclus weergegeven voor Skarl en Nijhuizum, beide Afrikaanse overwinteraars. Skarl maakte gebruik van vier belangrijke gebieden (Zuid-Frankrijk, Iberië, Mali en Senegal) en Nijhuizum van drie (Iberië, Senegal en Casamance / Guinee-Bissau). Zij bevonden zich respectievelijk 30% en 28% van het jaar in Nederland.



Figuur 2.5. Grafische weergave van de jaarcyclus (de gehele cirkel omvat 365 dagen) voor Skarl (verschillende kleuren voor de markering 'Mali' geven de tijd weer in twee verschillende kalenderjaren). De top van de cirkel is 1 januari en het jaar verloopt met de wijzers van de klok. In elk segment is het aantal dagen weergegeven.



Figuur 2.6. Grafische weergave van de jaarcyclus (de gehele cirkel omvat 365 dagen) voor Nijhuizum (verschillende kleuren voor de markering 'Senegal' geven de tijd weer in twee verschillende kalenderjaren). De top van de cirkel is 1 januari en het jaar verloopt met de wijzers van de klok. In elk segment is het aantal dagen weergegeven.



Van de rijsthalmen worden, nadat ze zijn afgesneden, kleine bundels gemaakt. Die bundels liggen verspreid in het geoogste rijstveld als het land droog is, maar in natte polders wordt de rijst naar een droge plek in de buurt ge-bracht, vrijwel altijd een dijkje. De vrouwen voeren de bundels af naar het dorp, maar als de rijstvelden ver van het dorp liggen en een droge, kale plek in de buurt aanwezig is, wordt de rijst daar gedorst en worden alleen de rijst-korrels afgevoerd. Bij het afknippen van de halmen vallen er rijstkorrels uit de halmen op de grond of in het water, en ook op de verzamelplaatsen op dammetjes ligt veel valrijst. Voor de Grutto's is deze valrijst vanaf het begin van de oogst het hoofdvoedsel, al wordt er ook op de rijstbundels gefoerageerd. Foto's en compositie Leo Zwarts.

2.3.7. Grutto's in Guinee-Bissau

De rijstgebieden langs de mangrovekusten van Zuid-Senegal (Casamance) en Guinee-Bissau horen tot de belangrijkste overwinteringsgebieden van de Grutto's die in NW-Europa broeden. Dankzij de

tellingen in het verleden is er redelijk veel informatie over de verspreiding van de Grutto's (figuur 2.7). Een goed beeld van de aantalveranderingen door het jaar ontbreekt echter. Kleijn *et al.* (2010) interviewden een groot aantal boeren in het land. Zij gaven aan, dat Grutto's arriveren in de loop van september

en maximale aantallen bereikten eind november. De meeste boeren (16 van de 25) gaven aan dat de Grutto's in de loop der jaren is afgenomen. Ook bij het veldbezoek in 2009 is een aantal boeren (ca. 60, verspreid over Guinee-Bissau) gevraagd wat hun indruk was van het voorkomen van Grutto's. Daaruit kwam het volgende beeld naar voren:

- De Grutto's zijn algemeen wanneer de rijstvelden worden ontgonnen en rijst wordt aangeplant (juli-september).
- De Grutto's zijn tijdens de oogsttijd (half november – begin januari) alleen aanwezig in de nog natte rijstvelden.
- De Grutto's zijn sterk afgenomen, zeker in de oogsttijd en in mindere mate ook in de planttijd.

Deze resultaten wijken enigszins af van het eerder genoemde beeld, in die zin dat een ruimere periode voor de aanwezigheid van de Grutto's wordt geschetst. Dit wordt ook door waarnemingen bevestigd (H. Monteiro, Wetlands International). Wat in elk geval duidelijk is, is dat Grutto's een groot deel van het jaar in grotere, maar mogelijk wisselende aantallen in de rijstzone van Guinee-Bissau aanwezig zijn, met uitzondering van de droge tijd (januari – mei). Ook komt naar voren dat de aantallen van de soort (sterk) zijn afgenomen.

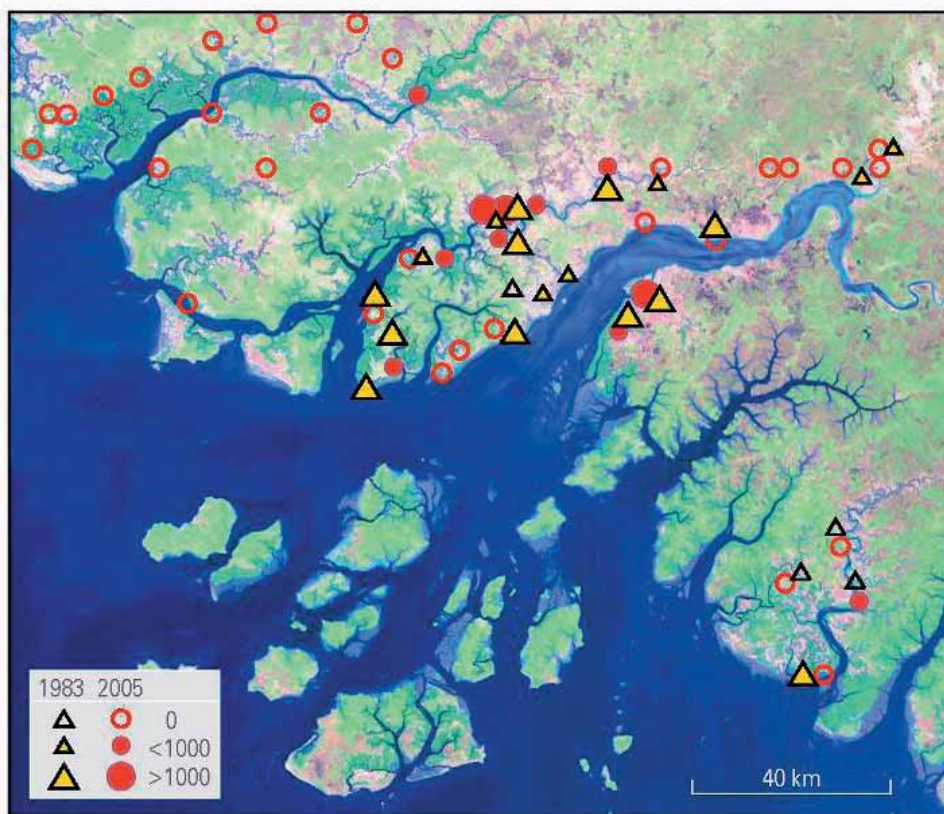
Tellingen

Het rijstareaal in Guinee-Bissau, zoals aangegeven op de oude Portugese topografische kaarten uit de jaren vijftig van de vorige eeuw, werd gescand.

Het totale oppervlak bedraagt 159.440 ha. Dat is een onderschatting omdat één kaart (west van Quinhamel; in het NW van Guinee-Bissau, met grote rijstpolders) in de verzameling ontbrak en een aantal kaarten langs de noordgrens (met een aantal kleine rijstpolders) niet werden gescand. Het totale rijst areaal, zoals aangegeven op de oude topografische kaarten schatten we daarom op 170.000 ha.

We bezochten in december 2009 in totaal 29 gebieden, in totaal 12.556 ha. Figuur 2.8 geeft de bezochte gebieden in 2009, maar ook in de drie voorafgaande winters (83-84, 04-05 en 05-06). In de meeste jaren werden dezelfde gebieden bezocht. We schatten dat van de in 2009 bezochte gebieden gemiddeld 56.4% in cultuur was gebracht. De rest was verwaarloosd en daardoor kaal of wel begroeid geraakt met mangroven of grassen. Van de wel in cultuur gebrachte rijstpercelen was in de tweede helft van december 2009 gemiddeld 43% geoogst. De oogst was begonnen in de laatste week van november. In december werd overall druk geoogst. Tussen 11 en 14 december was 23.8% geoogst; tussen 15 en 19 december 39.5% en tussen 20 en 24 december 87.5%. Sommige rijstpolders lagen helemaal droog, andere stonden volledig onder water. Gemiddeld stond van de rijstpolders die in 2009 in cultuur waren, in de tweede helft van december nog 43.5% onder water.

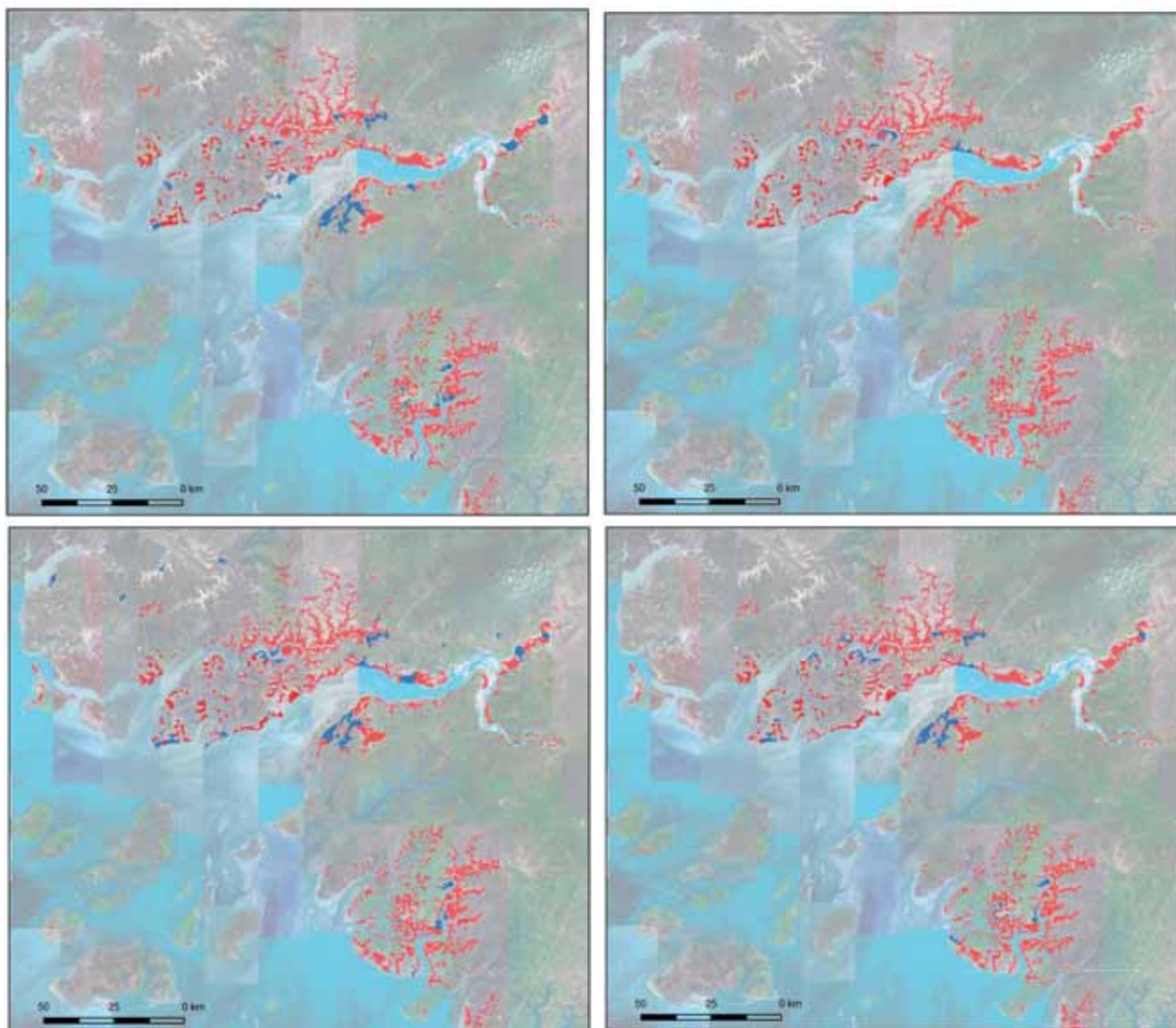
In de meeste rijstpolders werden in het geheel geen Grutto's gezien (figuur 2.9). Grote concentraties hielden zich op in Unche langs de Mansoa rivier



Figuur 2.7. De verspreiding van de Grutto's in Guinee-Bissau in december 1983 en in december 2004 +2005; zie figuur 3.8 voor de bezochte gebieden. Uit: Zwarts et al. (2009).

ten NO van Bissau (2500 vogels) en verder naar het westen (Dorse: 900 Grutto's, Blom 800 Grutto's). In totaal werden 4633 Grutto's geteld. Drie gebieden werden tweemaal bezocht: bij een herbezoek aan Unche werden niet 2500 (19 december), maar 1200 Grutto's gezien (21 december). In het grote rijstcomplex ZO van Unche werden op 11 december

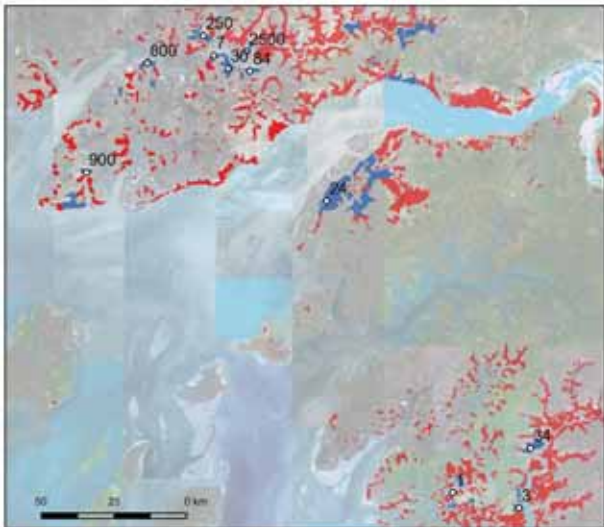
vijf Grutto's gezien en zeven op 19 december, in Blom 800 op 20 december en 850 op 21 december, in Dorse 900 op 18 december en 65 op 23 december; in het laatste geval was het gebied echter verstoord als gevolg van een jachtpartij. Dit geeft ook aan hoe variabel de aantallen kunnen zijn. Voor de totaalstelling is steeds de eerste telling gebruikt.



Figuur 2.8. Getelde (blauw) en niet-getelde (rood) rijstpolders in Guinee-Bissau in vier verschillende jaren (1983 linksboven; 2004 rechtsboven; 2005 linksonder; 2009 rechtsonder) op de achtergrond een Google beeld van Guinee-Bissau.

Tabel 2.15. Aantal getelde rijstpolders (n), het totale oppervlak van de getelde rijstpolders (ha en als % t.o.v. het geschatte totaal van 170.000 ha), het aantal getelde Grutto's (som) en de gemiddelde dichtheid van de Grutto's in de telgebieden. In 2005 werden ook tellingen verricht in 19 waterrijke gebieden waar geen rijst werd verbouwd. Deze 19 gebieden, vooral gelegen in het noorden en oosten van Bissau (zie figuur 3.7) met een totaaloppervlak van 3255 ha, zijn hier buiten beschouwing gelaten.

Jaar	Telgebieden, n	Telgebieden, ha	Telgebieden, %	Grutto's, som	Grutto's/ha
1983	25	14.009	8,24	22.641	1,62
2004	5	2.088	1,23	1.704	0,82
2005	34	13.284	7,81	5.768	0,43
2009	29	12.357	7,27	4.638	0,38



Figuur 2.9. Een uitsnede van 2009 met het aantal getelde Grutto's in 2009; geen Grutto's zijn aangetroffen in blauw gekleurde rijstpolders zonder witte stip.

De telresultaten zijn in tabel 2.15 vergeleken met eerdere tellingen.

Terreinkeuze

Van 2088 Grutto's, aanwezig in 10 groepen, werd de terreinkeuze bepaald. In 100% van de gevallen bevonden de vogels zich in natte rijstvelden die recent

waren geoogst. Een enkele keer werd waargenomen dat een Grutto een rijstkorrel plukte vanaf een nog niet geoogste plant. Dat komt niet vaak voor omdat Grutto's zich zeer zelden in het hoogopgaande rijstgewas begeven. De meeste rijst werd gegeten in geoogste percelen, ofwel vanaf de grond ('valrijst') ofwel van geoogste bosjes met halmen. De rijst werd geoogst door de mannen. Ze maakten bundels die ter plekke op de stoppels werden neergelegd en daarna werden verzameld in grotere oppers of op nabije dammetjes werden gelegd. Het was de taak van de vrouwen om de rijstplanten af te voeren. Heel soms werden de rijstbundels afgedekt met wat losse takken, maar meestal lagen de bundels onbeschermd. We weten niet hoe lang de bundels in het veld bleven liggen, maar in elk recent geoogst veld lagen overal geoogste rijstbundels. Grutto's foerageerden vaak op deze bundels, maar wisselden foerageerperiodes af met (verterings)pauzes in open, natte plekken in de buurt. Zowel tijdens het foerageren als tijdens de pauzes dronken de Grutto's geregeld. Eenmaal werden Grutto's waargenomen die in ondiep water muggenlarven aten.

Ringaflezingen

Zolang de Grutto's tussen de hoge rijststoppel foerageerden, viel het niet mee om ze te controleren op de aanwezigheid van kleurringen. Gelukkig



Optimaal foerageergebied voor Grutto's: afgerijpte rijst, geen gesloten rijstveld, maar een open gebied met veel water. Deze voor Grutto's ideale omstandigheden zijn in december maar op weinig plekken in Bissau te vinden. Op deze plek, ten oosten van Catio, werden 34 foeragerende Grutto's waargenomen.

hadden ze een voorkeur voor de meer marginale percelen en vlogen ze bij verstoring naar nabijgelegen plasjes in de rijstvelden of slikvelden langs de mangrove, waardoor in veel gevallen de poten goed bekeken konden worden. Het was opvallend dat de vogels met wat geduld tot op minder dan 100 meter te benaderen waren. In de rijstvelden in Spanje en Portugal waar de vogels in januari en februari verblijven is de opvliegafstand vaak meer dan 300-400 meter, zeker voor waarnemers te voet. In de rijstvelden op het Iberisch schiereiland wordt veel gejaagd; weliswaar niet op Grutto's maar het zorgt wel voor veel verstoring. Gezien het gedrag van de vogels in de rijstvelden in Guinee-Bissau lijkt de jachtdruk daar wel mee te vallen. Van 26 Grutto's kon uiteindelijk de volledige ringcombinatie worden afgelezen. Hiervan waren 16 vogels geringd met het ringschema van de RUG, 4 van de WUR/Alterra (Hans Schekkerman/ Maja Roodbergen), twee van een Frans project (LPO, Réserve Naturelle de Moëze-Oléron, Vendée), twee van een Spaans onderzoek (Universiteit van Badajoz, Extremadura), één Duitse vogel (Biologische Station Rieselfelder Münster) en één vogel van een onbekend project. Er werd ook minimaal één als nestjong met een codevlag geringde Grutto gezien maar de code kon helaas niet worden afgelezen. Eenmaal werd een verplaatsing binnen één dag vastgesteld tussen de twee rijstgebieden bij Unche en Blom, een afstand van ongeveer 40 km. Om de ringdichtheid te

bepalen werden in totaal 35 steekproeven genomen van gemiddeld 88 individuen (± 60 s.d.; met overlap tussen de steekproeven). In totaal werden zo 3092 vogels op ringen gecheckt. De ringdichtheid van vogels met een combinatie van het RUG-schema bedroeg 1 op 206 en dat is vrijwel gelijk aan de dichtheid die in Spaanse en Portugese rijstvelden wordt vastgesteld.

Abdomen en klee score

De mate van opbolling van het achterlijf tussen poten en staart (*abdominal profile*) wordt gebruikt als indicatie voor de conditie van vogels en opslag van vet voorafgaand aan de trek (Wiersma & Piersma, 1995). Hiervoor wordt een schaal van 1-5 gebruikt waarin 1 staat voor een magere vogel zonder vetvoorraad en 5 voor een zeer vette vogel herkenbaar aan een sterke bolling van het achterlijf achter de poten. Van 34 willekeurige Grutto's werd het *abdominal profile* gescoord. De gemiddelde score bedroeg $4,0 \pm 0,7$ (s.d.) wat er op wijst dat de vogels in goede conditie waren en gereed voor de trek naar Europa of elders. Van 19 gekleurde vogels werd de rui naar broedkleed gescoord. Vrijwel alle vogels waren nog in volledig winterkleed; één vogel vertoonde al een zweem van oranje op kop, hals en borst. Deze vogel en twee anderen hadden de eerste aanzet tot bandering op de buik. Geen enkele vogel had al de kenmerkende donkere broedkleedveren op mantel en schouderveren.

Tabel 2.16. De basisgegevens van drie aan ons getoonde ringen van een steltloper (1), een (Bengaalse) stern (2) en een Visarend (3)

Ring-nummer	Centrale	Gemeld	Gevonden (maand nauwkeurig)	Doods-oorzaak	Plaats	Coördinaaten (op 1 km nauwkeurig)
1 1006268	Lisboa	13-12-09	12-12-09	gevonden	Catio	11° 22'00"N - 15°09'02"W
2 6T072	Brussel	16-12-09	Juni 2008	gevonden	Caihar	11° 12'13"N - 15°23'44"W
3 M-56073	Helsinki	17-12-09	Dec. 2009	gevonden	Bindoro	11° 58'14"N - 15°21'35"W



Malinees dorp waar de reis van Gaast eindigde (foto's Mori Diallo & Sine Konta, Wetlands International, Mali)

Box 2. Gaast in Mali

Grutto's overwinteren grotendeels in West-Afrika, vooral in de rijstvelden in het kustgebied van Senegal, Gambia en Guinee-Bissau maar ook in de binnendelta van de Niger in Mali. Vooral de NW-Europese populatie overwintert voor een belangrijk deel in de Casamance (Zuid-Senegal) en in Guinee-Bissau. Hierbij dient wel opgemerkt, dat het de moeite waard is nieuwe en van oudsher natte gebieden in de midden-vallei van de Senegalrivier beter te bestuderen, aangezien enkele van de thans gezenderde Grutto's daar ook kortere of langere tijd verbleven. In Mali vormt zoals aangegeven de binnendelta van de Nigerrivier een heel belangrijk winterkwartier voor Grutto's. Deze zijn naar zich laat aanzien grotendeels afkomstig uit Centraal- en Oost-Europese broedgebieden (Zwarts et al. 2009). Ringterugmeldingen geven echter aan dat in het verleden een (klein) deel van deze winterpopulatie bestond uit NW-Europese vogels (Beintema & Drost 1986). Het is de vraag of dat heden ten dage nog zo is: het aantal terugmeldingen is in recente jaren (vrijwel) tot nul gereduceerd, en veelvuldige controle van duizenden Grutto's op aluminiumringen en kleurringen leverden even-min iets op (Zwarts et al. 2009).

Het was daarom een grote verrassing dat één van de gezenderde Grutto's (Gaast) in oktober opdook in de Malinese binnendelta. Gaast was op haar reis naar het zuiden eerst, van eind juni tot eind juli, in Zuid-Spanje geweest. Ze had vervolgens koers gezet naar de Senegaldelta, waar ze waarschijnlijk wat op krachten gekomen is. In de tweede helft van juli wordt hier water vanuit de rivier ingelaten, en kunnen vogels profiteren van tijdelijk beschikbaar voedsel totdat de waterstand te hoog wordt (waarnemingen Idrissa Ndiyaé). Haar voorlopige einddoel was Guinee-Bissau waar ze op 2 september werd gepeild in een groot rijstgebied ten zuiden van de hoofdstad Bissau. En toen werd het spannend: de periode waarin het tot nog toe gissen was naar de gruttoverspreiding brak aan, de rijst begint te groeien en dat maakt de polders ('bolanha's') onaan-trekkelijk voor de soort. De eerstvolgende peiling, die overigens anderhalve maand op zich liet wachten, gaf uitsluitsel: Gaast zat in Mali! Aanvankelijk liep ze in de ZW-hoek van de Binnendelta, in de buurt van Tenenkou waar een groot rijstcomplex ligt, ergens langs de hoogwaterlijn van de jaarlijks terugkerende vloed in de rivier. Kort daarna bleek ze iets stroomafwaarts opgeschoven, en daar 'bewoog' de zender niet meer al bleef het signaal in de lucht. De geregistreerde lichaamstemperatuur van de vogel gaf onomstotelijk aan dat Gaast dood moest zijn. In samenwerking met Wetlands International Mali is vervolgens snel een bootmissie op touw gezet, om de zender op te sporen. Dankzij de uitstekende terreinkennis van de schipper werd de 'plek des onheils' bereikt en de zender, na overleg met de dorpsoudste, gevonden. Dat Gaast in een visnet terecht zou zijn gekomen, is een onwaarschijnlijke verklaring; meer voor de hand ligt dat de vogel is gevangen. De zender is inmiddels weer in bezit en gebruikt voor calibratiedoeleinden.

Behalve Gaast is ook Skarl naar Mali vertrokken, vanuit de Senegalvallei. Skarl is tot begin maart in het centrale merengebied in de delta gebleven en heeft daarna koers gezet naar het noorden. Via Tunesie en de Camargue kwam Skarl weer in Nederland aan. Zoals Albert Beintema in het verleden al suggereerde, bestaat er dus wel degelijk een connectie tussen de grote overwinteringsgebieden. Op basis van de ook nog in de winter van 2008-2009 en de winter van 2009-2010 gecontroleerde (kleur)ringdichtheden verwachten we niet dat een groot deel van deze vogels deze route neemt.

Gevonden ringen

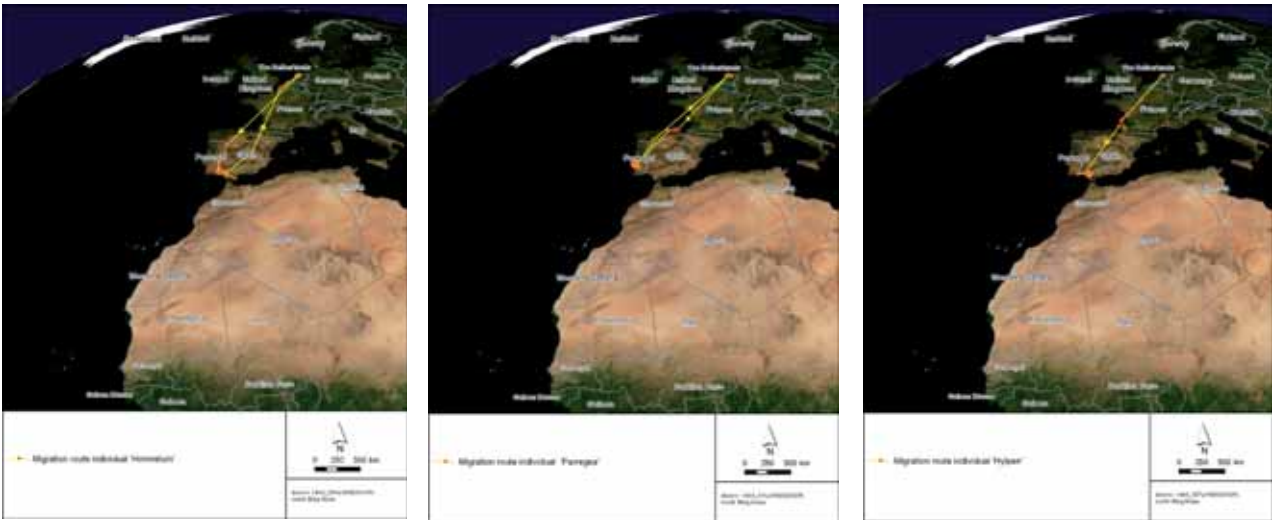
Overall werd mensen gevraagd of ze wisten of Grutto's waren geschoten of gevonden en of er ook vogels tussen zaten met ringen. Dat bleek inderdaad een aantal malen het geval, maar de ringen waren nooit bewaard. Drie ringen werden ons getoond (zie tabel 2.16); 1. een steltloper, 2. een stern (de vinder wees een Bengaalse Stern aan in het vogelboek) en 3. een Visarend. In alle gevallen waren de vogels, naar eigen zeggen, niet geschoten maar gevonden.

2.3.8. Individuele patronen

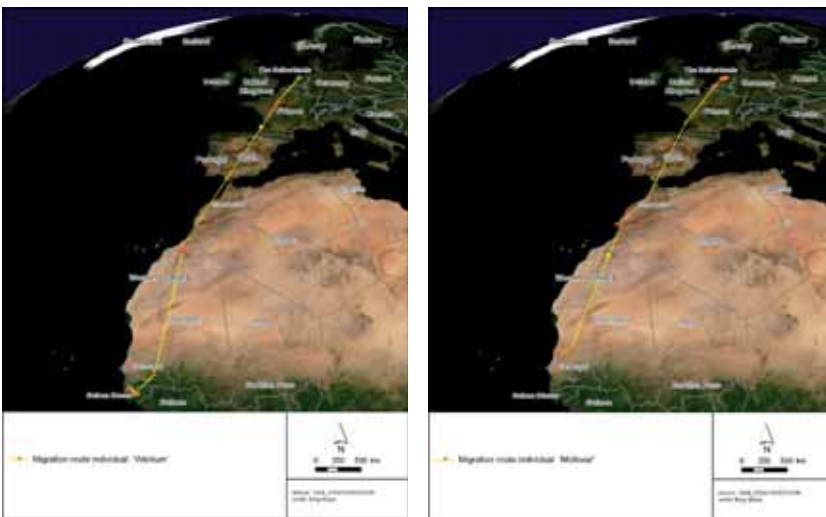
Uit het zenderonderzoek blijkt dat er veel variatie is in de onderlinge vliegpatronen. Er kunnen verschillende groepen worden onderscheiden. Eén daarvan betreft de vogels die met zekerheid in Iberië hebben overwinterd (Hylpen, Himmelum

en Parregea, figuur 2.10). Het overwinteren van Nederlandse broedvogels ten noorden van de Middellandse Zee is een nieuw gegeven. Wel was bekend dat in toenemende mate Nederlandse broedvogels gebruik maken van Spanje en Portugal als stopplekken (Kuijper *et al.* 2006, Lourenço *et al.* 2010). Twee individuen (Molkwar en Warkum) maakten echter geen gebruik van deze gebieden (figuur 2.11). Molkwar maakte echter wel een tussenstop in Marokko.

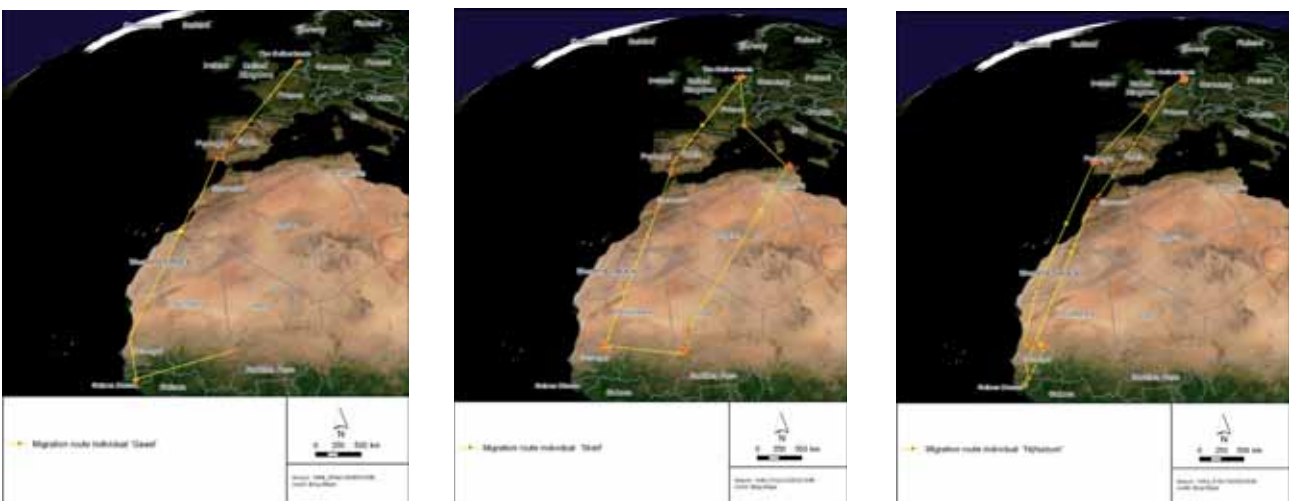
Van de Afrikaanse overwinteraars werd verondersteld dat ze vrijwel allemaal vanuit Guinee-Bissau, of de Casamance en Senegal via het Iberisch schiereiland terug naar Nederland zouden vliegen. Echter zeker één (Skarl) en waarschijnlijk (Gaast) twee individuen volgden deze route niet, en kozen voor de terugweg via Mali en vervolgens door het



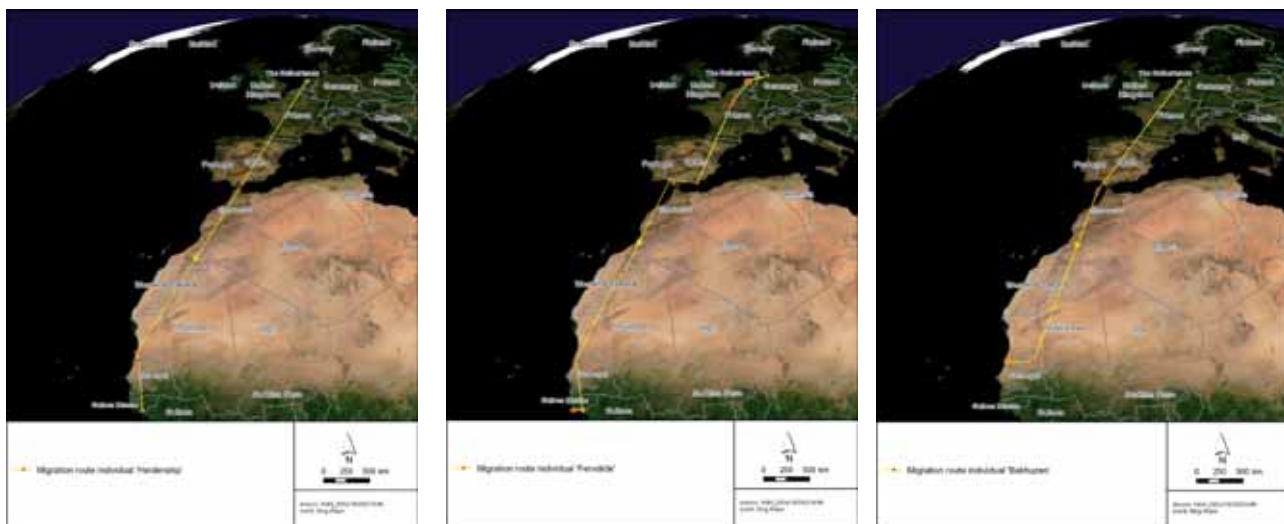
Figuur 2.10. Van drie individuen (resp. Himmelum, Parrega en Hylpen) kon met zekerheid worden vastgesteld dat ze hebben overwinterd in Spanje en Portugal ($n=3$).



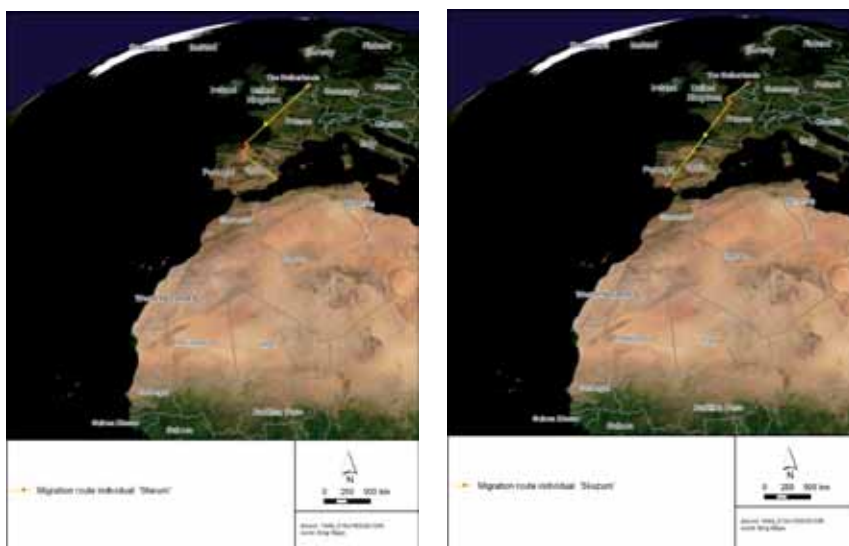
Figuur 2.11. Afrikaanse overwinteraars (resp. Warkum en Molkwar), waarvan niet duidelijk is welke voorjaarsroute ze volgden, maar die geen tussenstop in Iberië maakten tijdens de najaarstrek.



Figuur 2.12. Afrikaanse overwinteraars (resp. Gaast, Skarl en Nijhuzum) die terug vlogen (of poogden) via de centrale Middellandse zee (boven, $n=2$), of die in voorjaar en najaar dezelfde route volgden (onder, $n=1$).



Figuur 2.13. Afrikaanse overwinteraars (resp. Heidenskip, Ferwalde en Bakhuzen), waarvan niet duidelijk is welke voorjaarsroute ze aanhielden, maar die wel een najaarstussenstop in Iberië maakten.



Figuur 2.14. Van twee vogels- resp. Starum en Skuzum - weten we niet of ze hun reis voltooid hebben vanwege problemen met de zender. Waren het Iberische overwinteraars?.. of Afrikaanse overwinteraars op doorreis?

Middellandse Zeegebied (het Iberische schiereiland links liggen latend) naar Nederland. Van één individu (Nijhuizum) is zeker dat zij aan het klassiek beeld voldeed (figuur 2.12).

Drie in Afrika overwinterende vogels (Heidenskip, Ferwalde en Bakhuzen) maakten een najaarstussenstop in Iberië en hebben overwinterd in de Archipelago dos Bijagos in Guinee-Bissau (figuur 2.13). Het blijft van deze individuen onduidelijk hoe hun voorjaarstrek eruit zag. Van twee individuen is het onduidelijk of ze ten tijde van de zenderuitval al hun eindbestemming bereikt hadden (figuur 2.14).

Bij het verder uitsplitsen van een geringe steekproef bestaat de kans dat een beeld gegeneraliseerd wordt dat niet goed is onderbouwd. Daar moeten we dus erg voorzichtig mee zijn. De conclusie die we echter wel kunnen trekken is dat de resultaten laten zien, dat er aanzienlijk meer individuele variatie in trekpatronen aanwezig is onder de Nederlandse Grutto's dan

vooraf werd aangenomen. Algemene patronen zijn altijd simplificaties van de werkelijkheid, maar dit soort onderzoek laat zien dat maar een relatief klein aantal individuen het algemene beeld volgt. De huidige relatief homogene steekproef, die alleen bestaat uit vrouwelijke, volwassen Grutto's uit één gebied (en één jaar) in Nederland, toont al een aanzienlijke variatie in trekgedrag in ruimte en tijd. Het is aannemelijk dat een grotere, meer representatieve steekproef uit de gruttopopulatie eerder meer dan minder variatie in trekgedrag ten toon zal spreiden.

2.4. Discussie

2.4.1. Belangrijkste bevindingen

In mei 2009 werden in totaal 15 volwassen vrouwelijke Grutto's voorzien van een 26 grams geïmplanteerde satellietzender. Uit een globale

vergelijking met ongezenderde vogels zijn geen aanwijzingen verkregen dat de geïmplanteerde zenders hebben geleid tot een lagere overleving van nest of kuikens van de gezenderde vrouwtjes. De zenders waren geprogrammeerd zodat ze tenminste 11 maanden gegevens zouden doorgeven, echter de techniek liet te wensen over, zodat uiteindelijk slechts vier individuen vrijwel jaarrond gevolgd konden worden. In totaal 11 van de 15 vogels keerden terug naar de broedgebieden. Er zijn geen aanwijzingen dat de geïmplanteerde vogels een afwijkende overlevingskans hadden ten opzichte van onbehandelde controle vogels. Ondanks een grote zoekinspanning, werd van de geïmplanteerde Grutto's echter slechts één nest gevonden. Dit nest bevatte eieren waarvan de vorm en volume dermate afweek van het gangbare formaat, dat aangenomen mag worden dat deze niet levensvatbaar zijn. De combinatie van een opvallend klein aantal gevonden nesten en het feit dat het enige gevonden legsel misvormd was, zijn sterke aanwijzingen dat de geïmplanteerde zenders een negatief effect hebben op het normale proces van eivorming bij Grutto's.

De satellietpeilingen bevestigden op hoofdlijnen de voor deze soort bekende verblijfsgebieden in Europa en Afrika. Van de gezenderde Grutto's overwinterden 75% in Afrika en 25% in Europa. De satellietpeilingen toonden aan dat de gebieden in Iberië, die voorheen alleen beschouwd werden als doortrekgebieden, nu ook in belangrijke mate als overwinteringsgebied beschouwd moeten worden. Dit is een belangrijk nieuw feit. Daarnaast toonden de satellietpeilingen aan dat de Senegalvallei een totnogtoe onderbelicht gebied is geweest. Voorheen werd aangenomen dat belangrijke concentraties Grutto's zich in Senegal voornamelijk ten westen van Richard Toll ophouden, maar een flink aantal peilingen kwam uit de Senegalvallei ten oosten van Richard Toll. Een ander belangrijk resultaat is dat de individuele verschillen in trekstrategieën groot zijn. Slechts weinig individuen bleken te voldoen aan het gemiddelde (klassieke) beeld. Verder kwam uit de satellietpeilingen naar voren dat Grutto's waarvan het broedseizoen is mislukt gemiddeld rond 15 juni uit het broedgebied vertrekken en rond 25 juni Nederland verlaten en naar het zuiden afreizen. De Grutto's die wel jongen grootbrachten, vertrokken ongeveer een maand later.

Implicaties voor beleid

Het onderzoek liet veel variatie in trekstrategieën zien. De steekproef was relatief gering en het verdient aanbeveling om de steekproef uit te breiden en op die manier de variatie in trekstrategie nog verder te kunnen afbakenen. Op die manier kan een representatiever beeld gekregen worden hoe de gehele populatie zich gedraagt in ruimte en tijd.

In de West-Afrikaanse overwinteringsgebieden vertonen Grutto's aanzienlijke verplaatsingen binnen een winter. Het was bekend dat de Grutto's zich afhankelijk van de fenologie van de rijstbouw verplaatsen tussen gebieden, maar nieuw was het feit dat er aanzienlijke verplaatsingen binnen West-Afrika kunnen optreden. Het werd tevens duidelijk dat de Senegal vallei een belangrijke plek inneemt, waar verschillende waterstaatkundige ontwikkelingen spelen en het is zinvol daar een vinger aan de pols te houden. Terug op de agenda is de oostelijke trekroute, op grond van ringdichtheden en lange termijn fluctuaties in aantallen werd eerder geconstateerd dat de binnendelta van de Niger geen belangrijke rol inneemt voor Nederlandse Grutto's. Dit beeld verdient nuancering; de gezenderde vogels maakten wel gebruik van dit gebied, maar we weten niet voor welk aantal in de populatie dit geldt. Het verdient daarom aanbeveling om studies langs de kust in West-Afrika en in Mali te blijven stimuleren, om veranderingen, trends en kwetsbaarheden goed in kaart te hebben en te houden.

Dit onderzoek toont aan dat de gebieden op het Iberisch schiereiland niet alleen van belang zijn als tussenstations, maar dat ze voor een substantieel en groeiend aantal Grutto's het overwinteringsgebied vormen. In Europa staan boerenlandvogels in veel landen onder druk, dit heeft te maken met schaalvergroting en intensivering in de landbouw, die weer wordt aangestuurd door het Europese gemeenschappelijke landbouwbeleid. Door de veranderingen in het trekgedrag, wordt een deel van de gruttopopulatie niet alleen in de broedperiode en in de doortrektijd, maar over de gehele jaarcyclus, afhankelijk van het Europese gemeenschappelijke landbouwbeleid. Deze sterke afhankelijkheid maakt de soort kwetsbaar. De verandering in trekstrategie kan echter ook voordelen voor de bescherming van de soort impliceren omdat bescherming van Grutto's ook door Europese wetgeving is vastgelegd. Het uitvoeren van een risicoanalyse, waarin verschillende toekomstige scenario's van het gemeenschappelijk landbouwbeleid worden doorgerekend voor de Grutto kan een belangrijk hulpmiddel zijn om problemen vroegtijdig (voordat de onderhandelingen over het nieuwe Europese landbouwbeleid plaatsvinden) te onderkennen.

2.4.2. Effecten van geïmplanteerde zenders

Doordat een groot aantal satellietzenders al vroegtijdig stopte met het doorgeven van locaties, kon de link tussen het gedrag in ruimte en tijd buiten het broedseizoen niet direct gekoppeld worden aan parameters die het broedsucces omschrijven. Ook in de toekomst zullen deze vragen maar gedeeltelijk beantwoord kunnen worden met behulp van de techniek van geïmplanteerde satellietzenders.

In toenemende mate wordt bij vogelonderzoek gebruik gemaakt van interne zenders. De effecten van dit soort zenders op het gedrag, trekpatronen en op overleving en reproductie zijn niet uitvoerig onderzocht. Geïmplanteerde zenders veroorzaakten bijvoorbeeld bij Wilde eenden (*Anas platyrhynchos*) in gevangenschap milde tot matige lokale reacties op de luchtzakken, maar hun gedrag en hun activiteit werd niet beïnvloed door deze reacties (Korschgen *et al.* 1996). Bij Eidereenden (*Somateria molissima*) is aangetoond dat interne zenders in de buikholte een negatief effect hebben op het duikgedrag (Latty *et al.* 2010), maar bij deze soort werd geen effect gevonden op de legdatum, legselgrootte of uitkomstsucces (Guillemette *et al.* 2002). Geïmplanteerde Canadese ganzen (*Branta canadensis*) vertoonden een kleine afwijking in de timing van de trek, maar er werd geen effect gevonden op de vruchtbaarheid of op de overleving in het daaropvolgende jaar (Hupp *et al.* 2006). De overleving van Harlekijneenden (*Histrionicus histrionicus*) werd niet beïnvloed door interne zenders, maar bij deze soort werd wel een verhoogde mortaliteit vastgesteld tijdens en na de operatie (Mulcahy & Esler 1996). Bij Zeekoeten (*Uria aalge* en *Uria lomvia*) veroorzaakten interne zenders een verandering van nestgedrag (Meyers *et al.* 1998). Eén van de weinige studies aan steltlopers, toonde aan dat interne zenders niet interfereren met het trekgedrag bij Rosse grutto's (*Limosa lapponica baueri*), een soort die een buitengewoon lange non-stop migratievlucht maakt over de Stille oceaan (Gill *et al.* 2009). Bij deze soort werd vastgesteld dat de behandelde individuen normaal terugkeerden naar de broedgebieden, maar informatie over het broedsucces was niet voorhanden. Wat deze case-studies laten zien, is dat op voorhand niet goed is te voorspellen hoe een ingreep als een interne zender de *life history* van een soort beïnvloed. In de meeste gevallen is er ergens een schakel in de jaarcyclus die negatief beïnvloed wordt. In de toekomst wordt het zaak deze voor- en nadelen goed in kaart te brengen, zodat de techniek toegepast kan worden op die delen van de jaarcyclus waar de interferentie met natuurlijke processen afwezig of minimaal is.

2.4.3. Dynamiek in de verspreiding en aantallen in West-Afrika

De tellingen in de rijstvelden van Guinee-Bissau laten een sterke afname zien. In ruim 20 jaar tijd is de winterpopulatie in Guinee-Bissau afgenomen met 78% (Zwarts *et al.* 2009, zie ook Kleijn *et al.* 2010). Daarbij zijn twee opmerkingen te maken. Ten eerste is slechts een deel van het gebied geteld en de meetfout is daarom aanzienlijk (wat ook mede wordt veroorzaakt doordat Grutto's in grote groepen foerageren en niet homogeen zijn verdeeld). De afname is waarschijnlijk echter groter dan tabel 2.15 suggereert. Na 1983 werden gebieden

herbezocht waar tijdens de eerste systematische telling Grutto's in 1983 werden gezien. Bij de 2009-telling werden de gebieden geselecteerd waar tijdens vorige tellingen de grootste aantallen warenesignaleerd. Tijdens het veldwerk is ook gekeken naar indicaties voor slaaptrek (waarmee slaapplaatsen en foerageergebieden kunnen worden opgespoord) maar die zijn ook tijdens het reizen van en naar de telgebieden niet verkregen. Toch kan niet geheel worden uitgesloten dat in Guinee-Bissau, net als in Senegal, er veranderingen zijn opgetreden in de belangrijkste gebieden die gebruikt worden door de Grutto's. De jaar op jaar veranderingen worden natuurlijk ook bepaald door factoren buiten Guinee-Bissau. Veel regenval in het noorden kan bijvoorbeeld aanleiding zijn voor Grutto's om noordelijker te blijven hangen (Marokko, Senegal). Vanuit het verleden zijn daar ook aanwijzingen voor (Zwarts *et al.* 2009). Niettemin laten de tellingen over een periode van 20 jaar een sterke daling zien, parallel aan de krimp van de broedpopulatie in NW Europa.

De Grutto's blijken in 2009 vrijwel verdwenen te zijn uit het zuiden (omgeving van Catio) en het midden van het land (omgeving van Tite); ze zijn daar in elk geval ondanks het gerichte onderzoek niet of nauwelijks aangetroffen. Een mogelijk verklaring schuilt in het gebruik van de rijstvelden. In totaal 90% van de bezochte rijstvelden rondom Tite (4132 ha) was tijdens het bezoek in 2009 niet meer in cultuur en was deels veranderd in mangroven, maar vooral in een dichte, hoge grasvegetatie en daardoor ongeschikt geworden als voedselgebied voor Grutto's. Rondom Catio werd nog 53% van het rijstgebied bebouwd, maar was het merendeel droog. Slechts gemiddeld 27% van de polders was nat. De meeste Grutto's zijn geconcentreerd in de natte rijstvelden rondom de Mansoa rivier en dat was in vroegere jaren ook zo, maar dan met veel grotere aantallen. Eind december 1982/begin januari 1983 werden 17.000 Grutto's geteld in de rijstvelden tussen Nhacra en Ensalma (Zwarts ongepubl.).

Er bestaat nog steeds onduidelijkheid over de vraag wat Grutto's nu doen na de planttijd. We weten uit het onderzoek van Van der Kamp *et al.* (2008) en Kleijn *et al.* (2010) dat Grutto's in de loop van juni en juli in de Casamance arriveren en later ook in Guinee Bissau. Ze foerageren dan op rijstpercelen waar rijst net is ingeplant of die niet zijn omgeploegd. We weten niet precies wat ze dan eten, maar vermoeden dat het rijstkorrels (oude? nieuw zaaigoed?) kunnen zijn, maar het kan ook goed om dierlijk voedsel gaan. Wanneer de rijst flink begint te groeien, dus na de planttijd, is er een periode waarin de rijstpercelen minder geschikt lijken te zijn. Er zijn dan geen rijstkorrels die gegeten kunnen worden en bovendien hebben we al die jaren nooit Grutto's in

dichte en hoge rijstpercelen gezien. Vangen ze dit op door naar andere habitats te gaan of doordat de rijstgebieden van noord naar zuid in verschillende fasen zijn van groei en oogst? Als de rijst eenmaal is gerijpt en de percelen worden geoogst (periode november – december) zijn er wel Grutto's aanwezig die dan vrijwel geheel op rijstkorrels foerageren (zie van der Kamp *et al.* 2008, Zwarts *et al.* 2009). De periode daar tussenin blijft met vraagtekens omgeven. Volgens de nu gevraagde boeren zouden de aantallen in de planttijd minder zijn afgenomen dan in de oogsttijd, en enkele van de gezenderde vogels verdwenen ook na de planttijd uit Guinee-Bissau. Het lijkt in tegenspraak met de tellingen die Kleijn *et al.* (2010) in een aantal gebiedjes in Guinee-Bissau uitvoerden. Daaruit blijkt dat de aantallen juist in de loop van november – december toenamen en aanmerkelijk hoger waren dan in de planttijd.

Wanneer vertrekken ze uit Guinee-Bissau?

Op basis van tellingen tussen 25 december 1982 en 5 januari 1983 in het kerngebied langs de Mansoa rivier werd geconcludeerd dat de vogels begin januari uit Guinee-Bissau waren vertrokken (Zwarts ongepubl.). Daadwerkelijke wegtrek vanuit Bissau werd gezien op 3 en 8 januari 2006 (van der Kamp, ongepubl.). Onze tellingen in december 2009 geven geen aanleiding om te veronderstellen dat de vogels al begonnen te vertrekken. Ze waren wel zo vet (abdomen score) dat ze op zeer korte termijn de 2000-2500 km naar Spanje-Portugal moesten kunnen vliegen. De conclusie blijft daarom dat vogels die in Guinee-Bissau opvetten, niet eerder vertrekken dan eind december en waarschijnlijk pas begin januari. Dit past bij de aankomst data in Portugal en Spanje (Lourenço *et al.* 2010). De gezenderde vogels laten echter zien dat in elk geval sommige Grutto's na de planttijd Guinee-Bissau kunnen verlaten om te verhuizen naar de Senegalvallei of de Binnendelta van de Niger in Mali. Het lijkt er kortom op, dat Grutto's een veel dynamischer gebruik maken van hun overwinteringshabitat dan we tot nog toe dachten, zoals ook al gesuggereerd door Kleijn *et al.* (2010). Of dit een nieuw fenomeen is of dat dit vroeger ook al zo was, is niet bekend. In elk geval suggereren Beintema & Drost (1986) op basis van ringterugmeldingen ook al bewegingen tussen de grote overwinteringsgebieden in West Afrika.

Waarom zouden Grutto's Bissau na de planttijd verlaten? In juli-september kunnen de Grutto's nog volop foerageren in de rijstpolders. Zoals eerder beschreven (van der Kamp *et al.* 2006a), zijn alle rijstpercelen dan nat en zijn vooral de bewerkte en recent ingeplante rijstpercelen aantrekkelijk als voedselgebied. Als na oktober de rijst hoogte begin te krijgen mijden de Grutto's de dicht gegroeide rijstvegetatie. We hebben geen gerichte

waarnemingen aan Grutto's uit de periode oktober - november, maar volgens veel boeren verdwijnen de Grutto's dan van hun land. Vanaf eind november is de eerste rijst afgerijpt en begint de oogst. We weten voor augustus-september en ook voor december-januari dat de verspreiding van de Grutto's wordt bepaald door het aanbod aan kale, open en natte gebieden binnen de rijstpolders (Kleijn *et al.* 2010; deze studie). Grutto's zijn om die reden vaak te vinden in de buurt van mensen die in rijst aan het werk zijn. Wat zou er veranderd kunnen zijn als verklaring voor een mogelijk vertrek van Grutto's uit Bissau na de planttijd? Een mogelijk factor van betekenis zou het oppervlakte water op de rijstpercelen kunnen zijn. Grutto's die op rijst foerageren hebben water nodig om de rijstkorrels naar binnen te werken, zonder oppervlakte water is dit onmogelijk.

Verliezen de Grutto's in Guinee-Bissau foerageerareaal?

Steeds meer rijstpolders worden aan hun lot overgelaten (Van der Kamp *et al.* 2008 en Zwarts *et al.* 2009). De Grutto verliest daardoor areaal. We hebben geen aanwijzingen dat de wijze waarop rijst wordt verbouwd en geoogst, is veranderd. Wat dit betreft zou er voor de Grutto niets veranderd zijn, afgezien van een verkleining van het voedselgebied. Dat die afname van geschikt voedselgebied in West Afrika effect zou kunnen hebben op de gruttopopulatie lijkt echter onwaarschijnlijk. Grutto's die in de rijstpolders foerageren, stellen inderdaad specifieke eisen aan hun habitat, maar open, nat habitat is nog volop aanwezig. Meerdere dagen hebben we ogenschijnlijk ideaal gruttohabitat tevergeefs doorkruist op zoek naar Grutto's. Dat Grutto's na de planttijd Guinee-Bissau verlaten om er in de oogsttijd niet terug te keren, hoeft niet te wijzen op een verslechtering van de foerageeromstandigheden voor de Grutto's in Guinee-Bissau. Mogelijk gebeurde het vroeger ook al en zijn we er dankzij de gezenderde Grutto's op attent gemaakt dat dit soort locale verschuivingen voorkomen. Misschien dat het de laatste jaren meer voorkomt, omdat er voor de Grutto's in oktober-november alternatieve voedselgebieden zijn ontstaan als gevolg van het ontstaan van geïrrigeerde rijstcultuur langs de Senegal rivier.

Voor vrijwel alle overwinteringsgebieden en doortrekgebieden van de Grutto geldt dat er zowel rijstbouw als natuurlijke wetlands aanwezig zijn. Belangrijke gruttogebieden met uitsluitend rijstbouw in afwezigheid van natuurlijke wetlands (zoals de rijstcomplexen in Extremadura), werden door de Grutto's weinig of kort bezocht. Hetzelfde geldt voor natuurlijke wetlands in afwezigheid van rijstbouw, zoals de wetlands langs de westkust van Frankrijk. Ook deze worden de laatste jaren

stelselmatig minder bezocht door Nederlandse Grutto's en ook de gezenderde vogels benutten deze gebieden niet of kortstondig.

Het zou kunnen zijn, dat de jacht in de loop der jaren is toegenomen (maar nog steeds marginaal, zie de opmerkingen eerder) waardoor de rijstgebieden minder aantrekkelijk zouden kunnen worden. Sommige boeren gaven zelf te kennen dat er steeds meer wordt gejaagd. We kwamen zeer regelmatig mensen met een geweer tegen, maar of het er meer zijn dan 20 jaar geleden durven we niet te zeggen. Kleijn *et al.* (2010) hebben veel aandacht besteed aan de jacht op Grutto's in West Afrika, in het bijzonder de Casamance en Guinee-Bissau. Zij concludeerden dat jacht geen cruciale factor voor de populatie dynamica is. Voor de gebiedskeuze zou dit echter wel van belang kunnen zijn. Er zijn de afgelopen decennia veranderingen opgetreden in de rijstgebieden in Guinee-Bissau maar we hebben, kortom, tot nog toe geen aanwijzingen dat dat een beperking voor de Grutto's is.

2.5. Conclusies

In totaal 15 volwassen vrouwelijke Grutto's kregen in mei 2009 een 26 gram zware satellietzender in de buikholte geïmplanteerd. De zenders waren geprogrammeerd zodat ze tenminste 11 maanden gegevens zouden doorgeven. Echter de techniek liet te wensen over, zodat uiteindelijk slechts vier individuen jaarrond gevolgd konden worden. Er zijn geen aanwijzingen dat de geïmplanteerde vogels een afwijkende overlevingskans hadden ten opzichte van onbehandelde controlevogels. Ondanks een grote zoekinspanning, werd van de geïmplanteerde Grutto's in het broedseizoen 2010 slechts één nest gevonden. Dit nest bevatte eieren waarvan vorm en volume dermate afweek van het gangbare formaat, dat aangenomen mag worden dat deze niet levensvatbaar zijn. De combinatie van een opvallende klein aantal gevonden nesten en het feit dat het enige gevonden legsel misvormd was, zijn sterke aanwijzingen dat de geïmplanteerde zenders een negatief effect hebben op het normale proces van eivorming bij Grutto's.

De Grutto's waarvan het broedseizoen is mislukt, vertrokken gemiddeld op 15 juni uit het broedgebied en vertrokken op 25 juni uit Nederland naar het zuiden. De Grutto's die wel met succes jongen grootbrachten, vertrokken ongeveer een maand later.

De satellietpeilingen bevestigden op hoofdlijnen de voor deze soort bekende verblijfsgebieden in Europa en Afrika. Van de gezenderde Grutto's overwinterden 75% in Afrika en 25% in Europa. De satellietpeilingen toonden aan dat de gebieden in Iberië, die voorheen alleen beschouwd werden als doortrekgebieden, nu in belangrijke mate als overwinteringsgebied beschouwd moeten worden. Dit is een belangrijke nieuw feit. Ook werd duidelijk dat de Grutto's naast de Senegal Delta ook de Senegal Vallei benutten als overwinteringsgebied.

De satellietpeilingen toonden verder aan dat de individuele verschillen in trekstrategie groot zijn. Slechts weinig individuen voldoen aan het gemiddelde (klassieke) beeld. De huidige relatief homogene steekproef, die alleen bestaat uit vrouwelijke, volwassen Grutto's uit één gebied (en één jaar) in Nederland, vertoont al een aanzienlijke variatie in trekgedrag in ruimte en tijd.

De tellingen in de rijstvelden van Guinee-Bissau laten een sterke afname zien. In ruim 20 jaar tijd is de winterpopulatie in Guinee-Bissau afgenomen met 78%. Eerder uitgevoerd onderzoek laat in combinatie met de nu geregistreerde bewegingen van de gezenderde vogels zien, dat de Grutto's een veel dynamischer gebruik maken van hun overwinteringshabitat dan we tot nog toe dachten. Op hoofdlijnen is de situatie in de rijstgebieden in Guinee-Bissau in de afgelopen decennia niet veranderd, maar het hernieuwde bezoek aan belangrijke rijstgebieden voor Grutto's liet zien, dat grote delen nu verlaten zijn. Voor de Grutto's hoeven deze veranderingen geen knelpunt te zijn omdat het favoriete biotoop – natte, en zoveel mogelijke kale en open rijstpolders (of met een ijle vegetatie) - nog volop aanwezig is en lang niet volledig door de Grutto's worden benut.

3. Het belang van waterpeil en bemesting voor de voedselbeschikbaarheid van weidevogels

David Kleijn, Dennis Lammertsma & Gerard Miskens

3.1. Achtergrond

De voedselvoorziening van volwassen weidevogels voor en tijdens het broedseizoen is van belang omdat de conditie van de oudervogels het broedsucces positief kan beïnvloeden (Galbraith 1988a, Hegyi & Sasvári 1998). Hegyi & Sasvári (1998) vonden bijvoorbeeld dat Kievit- en Gruttomannetjes die aan het eind van de kuikenperiode nog kuikens verzorgden, aan het begin van de broedperiode zwaarder waren geweest dan mannetjes die aan het eind van de kuikenperiode geen kuikens meer hadden.

Het broedsucces van Grutto's wordt mogelijk ook op een andere manier beïnvloedt door de voedselbeschikbaarheid. Tussen 1980 en 2005 zijn boeren gemiddeld zo'n 15 dagen eerder begonnen met maaien of weiden terwijl de legdatum van Grutto's niet noemenswaardig is verschoven (Kleijn *et al.* 2010). Het gevolg is dat, waar de meeste gruttokuikens vroeger ruim voor de eerste maai- of weidedatum uit het ei kropen het merendeel dat nu erna doet. Mogelijk als gevolg hiervan is het percentage gruttolegels dat sneuvelt als gevolg van agrarische activiteiten recent drastisch gestegen (Teunissen *et al.* 2005). Waarom de Grutto, in tegenstelling tot bijvoorbeeld de Kievit (Both *et al.* 2005), niet in staat is om vroeger te gaan broeden is onduidelijk. Een mogelijke verklaring kan zijn dat voedselbeschikbaarheid in de periode voorafgaand aan de eileg beperkend is waardoor het langer duurt voordat vogels energetisch in staat zijn eieren te leggen (Nager 2006, Högstedt 1974). Tegelijkertijd is de soort juist in de periode na aankomst nog niet gebonden aan vaste gebieden en worden groepen Grutto's foeragerend aangetroffen in relatief voedselrijke, gangbaar gebruikte graslanden. Naar de voedsel生态学 van Grutto's in deze aankomstfase (dus tot het moment van vestiging) is echter nog maar nauwelijks onderzoek gedaan (in tegenstelling tot de fase van wegtrek, zie Zwarts *et al.* 2009).

Er wordt algemeen aangenomen dat weidevogels vooral broeden in gebieden waar veel voedsel voorhanden is. Dit is de belangrijkste reden dat veel weidevogelreservaten bemest worden (Brandsma 1999). De dichtheid aan regenwormen, één van de meest algemeen voorkomende prooidieren van Nederlandse weidevogels (Zwarts 1993), neemt toe met de bemestingsintensiteit en de pH van de bodem. Bemesting en bekalking van weidevogelreservaten heeft dan ook als voornaamste doel de vestiging van

weidevogels en de voedselvoorziening gedurende het broedseizoen te bevorderen door middel van het verhogen van het voedselaanbod.

Het waterpeil, wordt algemeen gezien als een belangrijke factor voor weidevogels, vanwege de sterke voorkeur van weidevogels voor vochtige tot natte gebieden. Dit zijn echter ook de gebieden die vaak extensief agrarisch worden gebruikt, laat worden gemaaid, weinig worden bemest en mede daardoor een kruidenrijke vegetatie hebben. In veel bestaande studies is geen onderscheid gemaakt tussen enerzijds het landgebruik en anderzijds het waterpeil als zelfstandig sturende factoren (maar zie Kleijn *et al.* 2008). Het waterpeil is echter ook van belang omdat bij toenemende uitdroging van het bodemoppervlak regenwormen naar beneden migreren (Schekkerman, 1997) en het voor weidevogels als Grutto, Tureluur, Scholekster of Watersnip moeilijker wordt om de regenwormen uit de harder wordende bodem te prikken (Green 1988). Een hoge grondwaterstand kan mogelijk voorkomen dat de bodem uitdroogt en daardoor indirect ook de beschikbaarheid van bodemfauna vergroten (opneembare fractie). In weidevogelgebieden worden om bovengenoemde reden vaak hoge grondwaterstanden nagestreefd. Er zijn echter ook studies die laten zien dat op klei- en klei-op-veen bodems met relatief lage waterpeilen veel grutto's kunnen broeden. (Oosterveld *et al.* 2006). Dit kan te maken hebben met de vochthoudendheid van de bodem, waardoor in dergelijke situatie toch voldoende voedsel bereikbaar is voor de vogels.

Water heeft, kortom, op gebiedsniveau een sturende rol in de vegetatieontwikkeling en beïnvloedt op perceelsniveau de beschikbaarheid en de bereikbaarheid van bodemfauna. Recente studies van Kleijn *et al.* (2008, 2009a) suggereren echter dat waterpeil³ ook een direct effect heeft op de vestiging van Grutto's en dat dit effect belangrijker is dan dat van de voedselbeschikbaarheid van adulte vogels. Een verklaring zou kunnen zijn dat Grutto's hun nestplaatskeuze (mede) afstemmen op de geschiktheid van de habitat voor hun kuikens om in te foerageren. Hogere grondwaterstanden leiden over het algemeen tot lagere, meer open vegetaties

3 In deze rapportage wordt met 'waterpeil' bedoeld het peil van het oppervlaktewater in de sloot. Het waterpeil is door beheerders te manipuleren, veelal met als doel de grondwaterstand, dat wil zeggen het niveau van de grondwaterspiegel in percelen ten opzichte van het maaiveld van die percelen, te veranderen.

in de kuikenperiode waar het efficiënter foerageren is. Interacties met het bemestingsniveau spelen hierin mogelijk ook nog een rol.

Bovenstaande studies zijn grotendeels gebaseerd op beschrijvend onderzoek. Ze tonen geen causale en kwantitatieve verbanden aan, maar leveren hypothesen die getoetst moeten worden met behulp van experimenteel onderzoek. In de huidige studie wordt de waterstand en het bemestingsniveau experimenteel gemanipuleerd om daarmee antwoord te geven op de volgende onderzoeksvragen:

1. In hoeverre is bodemvocht van invloed op de bereikbaarheid van voedsel?
2. Wat is de functionele respons (causale relaties) van weidevogels op bodemvochtigheid in relatie tot voedselopname in de vestigingsfase van weidevogels?
3. Is de voedselopname van invloed op de vestiging van weidevogels?

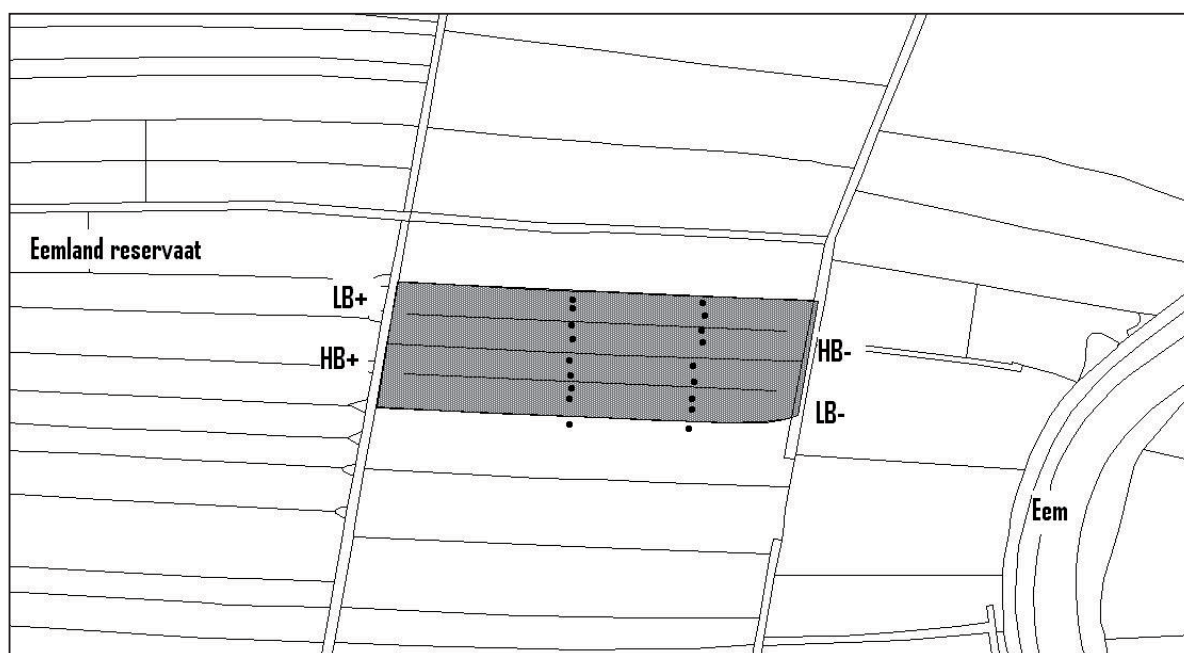
3.2. Materiaal en methode

3.2.1. Studiegebieden en behandelingen

De studie werd uitgevoerd in drie gebieden. Het eerste gebied, de Maatpolder, is een open veenweidegebied gelegen tussen Eemnes en Eembrugge (Utrecht). In het gebied ligt het Eemland reservaat beheerd door Natuurmonumenten, een lokaal en stabiel bolwerk van weidevogels. Bodemtype is klei-op-veen waarbij het kleipakket in de richting van de

randmeren toeneemt in dikte. Landgebruik rondom het reservaat bestaat voornamelijk uit agrarisch grasland, een klein oppervlak maïs en een enkel akkerbouwbedrijf. Het experiment werd uitgevoerd op het land van een melkveehouder. Half februari werd het waterpeil van een sloot tussen twee percelen van elk ongeveer 4 ha opgezet tot *ca.* 5-10 cm onder maaiveld (fig. 3.1). Dit gebeurde door de sloot aan beide zijden af te dammen en er vervolgens water in te pompen. In de loop van het experiment werd er herhaaldelijk water bij gepompt om verliezen als gevolg van verdamping en wegzijging te compenseren. Van beide percelen werd de helft van de sloot grenzend aan de sloot met opgezet waterpeil beschouwd als hoog waterpeil behandeling. De helft van beide percelen die het verst verwijderd was van de sloot werd beschouwd als perceel met regulier waterpeil. De meest zuidelijke perceelshelft met hoog waterpeil en de meest noordelijke perceelshelft met laag waterpeil werden vervolgens bemest met 20 ton runderdrijfmest per ha. Voor aanvang van het experiment werd regulier agrarisch beheer op de percelen toegepast. De vegetatie in alle vier de proefvlakken met de verschillende combinaties van behandelingen werd gedomineerd door Engels raaigras (*Lolium perenne*).

Het tweede gebied was het Hetter reservaat, in de Duitse deelstaat Nordrhein-Westfalen, Het door graslanden gedomineerde Hetter reservaat is ongeveer 650 hectare groot, waarvan ongeveer 100 ha ook daadwerkelijk extensief beheerd wordt door natuurbeschermingsorganisaties. De graslanden worden begrensd door een oude Rijnstrang die



Figuur 3.1. Een overzicht van de ligging van de experimentele proefvlakken in de maatpolder. LB+: Laag waterpeil, Bemest; LB- Laag waterpeil, Onbemest; HB+ Hoog waterpeil, Bemest; HB- Hoog waterpeil, Onbemest. De stippen geven de locaties van de peilbuizen aan.



Figuur 3.2. Een overzicht van de ligging van de experimentele proefvlakken in het Hetter reservaat. LB+: Laag waterpeil, Bemest; LB- Laag waterpeil, Onbemest; HB+ Hoog waterpeil, Bemest; HB- Hoog waterpeil, Onbemest. De stippen geven de locaties van de peilbuizen aan.

tegelijktijd ook de grens tussen Duitsland en Nederland vormt. Tussen 1970 en 1995 daalde de lokale broedpopulatie van 180 tot 50 broedpaar. Sinds 1995 fluctueert het aantal territoria tussen de 25 en 50 paar en het reservaat huisvest nu ongeveer 20% van de totale populatie Grutto's in Nordrhein-Westfalen. Het reservaat wordt gezamenlijk beheerd door NABU-Naturschutzstation e.V. en het Naturschutzzentrum im Kreis Kleve e.V. Beide organisaties voeren een EU LIFE project uit met als doel de Grutto en andere weidevogels voor Hetter te behouden. De percelen in het Hetter reservaat zijn lang en smal, worden gescheiden door greppels of ondiepe sloten in combinatie met prikkeldraad en liggen tussen een landweg, die deels grenst aan de A12, en een afwateringssloot die de grens vormt tussen Duitsland en Nederland. De percelen kennen een hoogteverval van ongeveer 135 cm van weg naar afwateringssloot. Op 18 februari 2010 werd het waterpeil op twee aangrenzende percelen opgezet door een drietal sloten ter hoogte van de afwateringssloot af te dammen met behulp van zandzakken (fig. 3.2). Het westelijke deel van de beide percelen die door deze sloten werden omgeven werd vervolgens bemest met 10 ton ruige stalmest per ha. Beide percelen waren de voorgaande 10 jaar niet of nauwelijks bemest. Ongeveer 500 m westelijk van de percelen met opgezet waterpeil lagen twee aangrenzende percelen met regulier waterpeil. Het oostelijke deel van de beide percelen werd vervolgens bemest met ca. 10 ton ruige stalmest per ha. In de jaren voorafgaand aan dit experiment was dit ook de gebruikelijke bemestingsintensiteit. Het

westelijke perceel werd niet bemest zoals ook in voorgaande jaren nooit het geval was. Voor de studie werd uitsluitend gebruik gemaakt van de delen van de percelen die het laagst gelegen, en dus het verst van de landweg verwijderd waren. De grootte van de proefvlakken varieerde tussen de 2.5 en 3.5 ha. De vegetatie van de onbemeste percelen werd gekenmerkt door indicatoren van (matig) voedselarme omstandigheden zoals Blauwe zegge (*Carex panicea*), Penningkruid (*Lysimachia nummularia*) en Pinksterbloem (*Cardamine pratensis*). Op beide bemeste percelen bestond een relatief groot aandeel van de vegetatie uit soorten als Gestreepte witbol (*Holcus lanatus*), Grote vossenstaart (*Alopecurus pratensis*) en Geknikte vossenstaart (*A. geniculatus*).

Het derde gebied lag in het zeekeilandschap net ten zuiden van Leeuwarden, Friesland. Het experiment werd uitgevoerd op Nij Bosma Zathe, een proefboerderij te Goutum dat onderdeel uitmaakt van Dairy Valley, een kennisnetwerk van de Melkveehouderij voor Noord-Nederland. Het bedrijf heeft een grondoppervlakte van 170 hectare. De percelen worden gekenmerkt door de aanwezigheid van 'onderwaterdrains'. Op 16 maart werd het waterpeil op een (deel van een) perceel opgezet door het afdammen en volpompen van de afwaterende sloot (fig. 3.3). Aan de andere zijde grensde dit perceel aan de ringvaart waar het waterpeil op het niveau van het maaiveld stond. De verwachting was dat de grondwaterstand door de aanwezigheid van de onderwaterdrains snel zou



Figuur 3.3. Een overzicht van de ligging van de experimentele proefvlakken op Nij Bosma Zathe. LB+: Laag waterpeil, Bemest; LB- Laag waterpeil, Onbemest; HB+ Hoog waterpeil, Bemest; HB- Hoog waterpeil, Onbemest. De stippen geven de locaties van de peilbuizen aan.

worden beïnvloed door het opgezette waterpeil. Het perceel werd opgesplitst in twee proefvlakken van 2.5 ha waarvan er één werd bemest met 25 ton runderdrijmest per ha en de ander onbemest bleef. Op een ongeveer 200 m verder gelegen perceel met regulier waterpeil werden twee 2.5 ha grote proefvlakken uitgezet. Een van beide proefvlakken werd bemest met 25 ton runderdrijmest per ha, het andere bleef onbemest. Voor aanvang van dit onderzoek werden alle proefvlakken regulier beheerd. Bodemtype op alle percelen was zeeklei en de vegetatie werd gedomineerd door Engels raaigras.

3.2.2. Gemeten variabelen

Met tweewekelijkse intervallen werd een reeks van omgevingsvariabelen gemeten. De bemonsteringsdata waren 8-10 maart (ronde 1), 24-26 maart (ronde 2), 7-9 april (ronde 3), 21-23 april (ronde 4), 5-7 mei (ronde 5), 19-21 mei (ronde 6) en 2-4 juni 2010 (ronde 7). In elk van deze rondes werden de volgende variabelen gemeten.

Grondwaterstand werd gemeten met behulp van peilbuizen (4 cm doorsnee en 1 m diep). Vanwege de verschillende omstandigheden op de verschillende percelen werd een verschillende opzet gebruikt in de drie gebieden. In de Maatpolder werden zowel in de proefvlakken met hoog als laag waterpeil vier peilbuizen geplaatst zodanig dat ze vier transecten vormden loodrecht op de sloot met opgezette waterpeil (fig. 3.1). Twee van deze peilbuizen stonden relatief

dicht bij de sloot met opgezette waterpeil, de overige twee relatief ver van de sloot (op proefvlakken met hoog waterpeil gemiddeld 13 m en 30 m en op proefvlakken met regulier waterpeil op 50 en 62 m afstand van de sloot met opgezette waterpeil). Op een aangrenzend perceel waar het waterpeil niet was opgezette werden twee peilbuizen geplaatst die als referentie van de oorspronkelijke situatie dienden. In Hetter werden op elk proefvlak twee peilbuizen geplaatst in het midden van elk perceel en op verschillende afstand van de afwateringssloot (fig. 3.2). Op de percelen aan weerszijde van de percelen met opgezette waterpeil werden twee peilbuizen geplaatst om het 'uitstralings-effect' van het opzetten van het waterpeil in kaart te brengen. In beide percelen met regulier waterpeil werden twee peilbuizen geplaatst. In elk van de proefvlakken van Nij Bosma Zathe werden twee peilbuizen geplaatst (fig. 3.3). Uitsluitend in het bemeste proefvlak met laag waterpeil werden twee extra peilbuizen geplaatst omdat hier een sloot in lag.

Indringingsweerstand van de bodem werd bepaald met behulp van een handpenetrometer met een sonde van 1 cm² doorsnee (Eijkelkamp, Giesbeek, penetrometer 06.01.14). Het bepalen van de indringingsweerstand van de bodem werd vrijwel altijd door dezelfde persoon gedaan. Per meting werd de sonde rustig ongeveer 10 cm de grond ingedrukt. Op de schaalverdeling van de penetrometer werd vervolgens de piek indringingsweerstand afgelezen. Per proefvlak en per ronde werden 20 metingen gedaan die willekeurig verdeeld waren over het

perceel, maar waarbij greppels, (half-)verharde rijpaden en dammen vermeden werden. In de analyses werd uitsluitend de gemiddelde waarde van de 20 metingen gebruikt.

Vochtgehalte van de bovenste 10 cm van de grond werd bepaald door het nemen van grondmonsters met behulp van een bodemguts met diameter 4 cm. Per proefvlak en bemonsteringsronde werden tien monsters genomen op willekeurige locaties. Deze monsters werden samengevoegd en bewaard in een afgesloten plastic zak. In het lab werd vervolgens het vochtgehalte bepaald na droging van de monsters gedurende minimaal 48 uur bij 70°C.

De dichtheid van prooidieren werd bepaald door het nemen van bodemmonsters tot een diepte van 20 cm. Per proefvlak en per bemonsteringsronde werden vijf monsters genomen op willekeurige locaties. Tot 9 april werd gebruik gemaakt van een grondboor met een diameter van 20 cm (314.6 cm², totaal bemonsterd oppervlak per proefvlak per ronde: 1571 cm²), daarna werd de grond te hard om hiermee efficiënt te kunnen bemonsteren en werd gebruik gemaakt van een spade van 18 cm breed. Hiermee werden vierkante monsters van 18 x 18 cm uitgestoken (324 cm², totaal bemonsterd oppervlak per proefvlak per ronde: 1620 cm²). Alle aantallen werden omgerekend naar gemiddelde dichtheden per m² per proefvlak per bemonsteringsronde. Bij het bepalen van de dichtheid prooidieren werd onderscheid gemaakt tussen regenwormen, emelten (larven van langpootmuggen, *Tipula* spp.) en overige prooidieren (vooral larven van kortschildkevers, Staphylinidae). Vanwege logistieke beperkingen werd uitsluitend het drooggewicht bepaald voor het totaal aan prooidieren, na minimaal 48 uur drogen bij een temperatuur van 70°C. In alle gevallen werd onderscheid gemaakt tussen de bovenste en onderste 10 cm van de monsters. Door omstandigheden kon tijdens ronde 6 uitsluitend twee monsters per proefvlak genomen worden van de bovenste 10 cm. In de analyses werd gewerkt met gemiddelde aantal of biomassa prooidieren per m² per proefvlak, per ronde en per diepteklasse.

De vegetatiehoogte werd gemeten met behulp van een zogenaamde vallende schijf, een schijf van polystyreen (doorsnede 20 cm, gewicht 35 g) die, glijdend langs een maatstok, op de vegetatie neergelaten kan worden. Per proefvlak en bemonsteringsronde werden 20 hoogtemetingen gedaan op willekeurige locaties. In de analyses werden de gemiddelden van de 20 metingen gebruikt.

Drooggewicht van de vegetatie werd bepaald door per proefvlak per ronde vegetatie te knippen in vijf willekeurig gekozen plots van 30 x 30 cm.

Drooggewicht werd gemeten na minimaal 48 uur drogen bij 70 °C. In de analyses werden de gemiddelden van de vijf metingen gebruikt.

Op locaties buiten de proefgebieden waar foerageerprotocollen van Grutto's werden verzameld (zie hieronder) werden nog aanvullende metingen aan de bodem verricht. De meeste van deze locaties lagen in Friesland. Daarnaast werden aanvullende metingen gedaan op percelen in de buurt van de drie proefvlakken en in het Wormer- en Jisperveld (Noord-Holland). Deze metingen beperkten zich tot de globale plek waar de foeragerende Grutto was geprotocolleerd. Op deze plekken werd de indringingsweerstand en bodemvochtigheid bepaald met behulp van 10 willekeurig genomen metingen respectievelijk bodemmonsters. Tevens werd de dichtheid en biomassa aan prooidieren bepaald met behulp van twee willekeurig genomen monsters tot een diepte van 10 cm. Bewerking van de monsters en gebruikte eenheden in de analyses waren verder vergelijkbaar met die in de proefvlakken

3.2.3. Vogelobservaties

Gedurende elke bemonsteringsronde werd, voorafgaande aan de bemonstering van de bodemvariabelen, gekarteerd welke soorten en aantallen vogels voorkwamen op de proefvlakken. Waarnemingen werden met behulp van verrekijker en telescoop gedaan vanaf de weg (Maatpolder, Nij Bosma Zathe) of vanuit nabij de proefvlakken geplaatste observatiehutten (Hetter) om verstoring van de vogels tot een minimum te beperken. Tijdens de eerste bemonsteringsronde konden, vanwege afwezigheid van weidevogels, nog geen waarnemingen gedaan worden.

Om een inschatting te krijgen van het foerageersucces van Grutto's werden tussen 22 maart en 19 mei 2010 protocollen van foeragerende Grutto's gemaakt. Dit gebeurde door gedurende een aaneengesloten periode te bepalen hoeveel maal een Grutto met zijn snavel de bodem sondeerde en hoe vaak deze daarbij succesvol was. Meerdere keren sonderen zonder dat de snavel zichtbaar uit de grond kwam werd geteld als één poging. Of een individu succesvol was werd afgeleid van het waarnemen van een slikbeweging. Het bleek niet mogelijk te zijn onderscheid te maken naar prooien van verschillende soort of grootteklasse. Als een Grutto gedurende een protocol afwijkend gedrag vertoonde (bijv. alert, poetsen) dan werd het protocol onderbroken. Deze werd als beëindigd beschouwd als de vogel het foerageren niet binnen afzienbare tijd hervatte. In totaal werd van 52 onafhankelijke datums en/of locaties bruikbare protocollen van foeragerende Grutto's verkregen met een gemiddelde protocollertijd van ca. 21 minuten (totale protocollertijd: 18 uur en 7 min).

3.2.4. Conditie van Grutto's in de loop der tijd

Om een indruk te krijgen van de ontwikkeling van de conditie van Grutto's in de loop van het broedseizoen is geëxperimenteerd met een nieuwe techniek die in 2010 beschikbaar kwam. Deze techniek bestaat uit een digitale weegschaal die verwerkt is in een paal en die verbonden is met een digitale camera (fig. 3.4). Zodra een vogel op zo'n weegpaal gaat zitten wordt een foto gemaakt en worden tijd en gewicht opgeslagen. Omdat met name Grutto's tijdens de broedperiode de neiging hebben veelvuldig gebruik te maken van palen als rust- of uitzichtpunt leek dit een goede methode om veranderingen in gewicht (en daarmee conditie) gedurende het broedseizoen te volgen en eventueel te koppelen aan habitatgebruik.

Vanaf begin mei zijn op de proefpercelen in het Hetter reservaat twee weegpalen en in de Maatpolder één weegpaal geplaatst. De techniek werd geplaagd door kinderziekten en uiteindelijk is uitsluitend van een van de twee plekken in Hetter een uitgebreide reeks gewichten verkregen die de gehele maand mei bestreken.

3.2.5. Analyse

De analyses maakten gebruik van de gemiddelde waarden per perceel (= behandelingscombinatie) per locatie per bemonsteringsronde. Voor variabelen waarvan meerdere metingen per perceel per locatie per bemonsteringsronde beschikbaar waren is overwogen om gebruik te maken van de individuele metingen (bijv. indringingsweerstand, dichtheid regenwormen, vegetatiehoogte). Verkennende analyses aan dichtheid van regenwormen, en drooggewicht van de vegetatie lieten zien dat de uitkomsten van analyses met gemiddelden en met individuele metingen vergelijkbaar waren. Werken met perceelsgemiddelden had vervolgens de voorkeur omdat de opzet van database van de perceelgemiddelden hetzelfde is voor alle responsvariabelen.

Klimaatgegevens werden betrokken bij het KNMI weerstation De Bilt voor de Maatpolder (op 21 km afstand), weerstation Hupsel voor Hetter (35 km) en weerstation Leeuwarden voor Nij Bosma Zathe (5 km) (KNMI 2010).



Figuur 3.4. Voorbeeld van een in een paal verwerkte digitale weegschaal. In het linker paneel is op de voorgrond de weegpaal te zien met op de achtergrond de eraan gekoppelde digitale camera. Het rechter paneel toont een buizerd die op de paal is gefotografeerd en gewogen. Beide foto's zijn genomen in de ontwikkelfase van de weegpalen en niet gedurende het experiment.

De opzet van deze studie was een volledige gebalanceerde blokkenproef, waarbij alle combinaties van de twee behandelingen (waterpeil en bemesting) genest waren binnen de drie locaties die in feite de herhalingen vertegenwoordigen. Normaal verdeelde data zoals hoogte en drooggewicht van de vegetatie, drooggewicht van de prooidieren en indringingsweerstand van de bodem werden daarom geanalyseerd met behulp van variantieanalyse (ANOVA). In deze analyses worden locatie (Maatpolder, Hetter, Nij Bosma Zathe) en datum genest binnen locatie, beschouwd als herhalingen ('block factors'). Verklarende factoren waren waterpeil (Laag, Hoog) en bemesting (Niet, Wel) en hun interactie. Percentages zijn niet normaal verdeeld waardoor het gebruik van ANOVA niet mogelijk is. In deze gevallen (vochtgehalte en percentage regenwormen in de bovenste 10 cm) werd gebruik gemaakt van Generaliseerde Lineaire Modellen (GLM's) waarbij uitgegaan wordt van een binomiale error-verdeling, met een logit link-functie. In deze modellen zitten locatie, datum en hun interactie als corrigerende factoren en waterpeil, bemesting en hun interactie als verklarende factoren. Ook de dichtheden van emelten waren niet normaal verdeeld vanwege het voorkomen van veel nulwaarden. Deze dichtheden werden afgerond tot gehele getallen en zijn vervolgens geanalyseerd met behulp van GLM's die uitgaan van een Poisson error-verdeling met een log-link functie. Modelstructuur was hetzelfde als bij de GLM's met binomiale error-verdeling

Om te analyseren hoe de voedselbeschikbaarheid voor volwassen vogels afhangt van de overige omgevingsvariabelen is gebruik gemaakt van zogenaamde 'all-subsets-regression'. Hierbij wordt van alle modellen die te maken zijn met de verklarende variabelen vergeleken hoe goed ze de meetgegevens beschrijven. Beste modellen werden geselecteerd op basis van de verklaarde variantie ('adjusted R²') en het 'Akaike Information Criterion' (AIC). Responsvariabelen waren Dichtheid regenwormen in de bovenste 20 cm van de bodem, dichtheid regenwormen in de bovenste 10 cm van de bodem, percentage regenwormen in de bovenste 10 cm van de bodem en dichtheid emelten in de bovenste 10 cm van de bodem (emelten zaten nooit dieper dan 10 cm). Verklarende variabelen waren Indringingsweerstand van de bodem, Bodemvochtigheid, Grondwaterstand en Bemesting (wel/niet). Vaste corrigerende variabelen waren Locatie, Datum en de interactie Locatie.Datum. Op vergelijkbare wijze werd bepaald of de vegetatie, van belang voor de gruttokuikens, significant beïnvloed werd door deze vier verklarende variabelen. Bij het percentage regenwormen in de bovenste 10 cm werd uitgegaan van een binomiale verdeling van de restvariantie en werd een logit link-functie

gebruikt. De overige variabelen werden log-getransformeerd voor het uitvoeren van de reguliere regressieanalyse.

Om inzicht te krijgen in de functionele respons van foeragerende Grutto's zijn de protocollen van foeragerende Grutto's gekoppeld aan de gemeten bodemvariabelen op elke locatie. Indien op een locatie en datum slechts één set van bodemvariabelen (aantal en biomassa prooidieren, indringingsweerstand en bodemvochtigheid) was gemeten maar meerdere foerageerprotocollen beschikbaar waren, werden deze foerageerprotocollen bij elkaar opgeteld. Met behulp van de gesommeerde protocollentijd, het gesommeerde aantal prikken en het gesommeerde aantal succesvolle prikken werd vervolgens per locatie het aantal sonderingen per minuut, het aantal verwerkte prooien per minuut en het percentage succesvolle sonderingen berekend. De relatie van deze drie responsvariabelen met de verklarende variabelen werd vervolgens geanalyseerd met behulp van 'all-subsets-regression'. Omdat bij foerageerprotocollen gemaakt buiten de proefvlakken, uitsluitend het aantal regenwormen en emelten in de bovenste 10 cm van de bodem, biomassa prooidieren in de bovenste 10 cm, bodemvochtigheid en indringingsweerstand werden bepaald, werden uitsluitend deze variabelen als verklarende variabelen in de modellen opgenomen. Daarnaast werd Datum in de modellen opgenomen. Bij het percentage succesvolle sonderingen werd uitgegaan van een binomiale verdeling van de restvariantie en werd een logit link-functie gebruikt. De restvariantie van de overige variabelen was bij benadering normaal verdeeld.

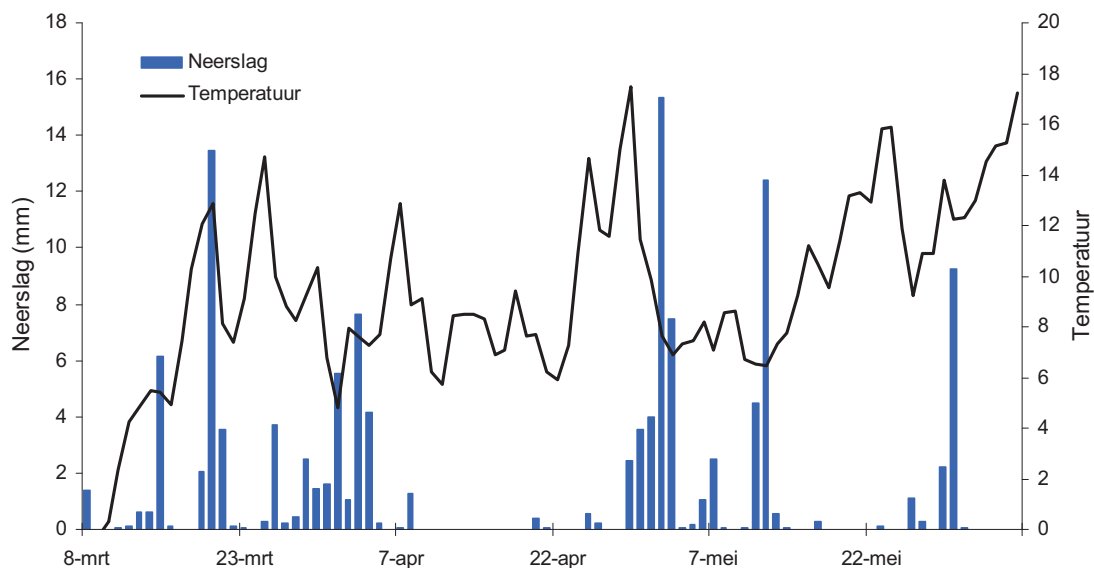
3.3. Resultaten

3.3.1. Weersomstandigheden

Het verloop van de temperatuur en de neerslag staat weergegeven in fig. 3.5. Tijdens de eerste bemonsteringsronde, van 8 tot 10 maart, was sprake van vorst aan de grond. Dit kan een aantal van de gemeten variabelen beïnvloed hebben en was reden waarom in Hetter op 9 maart geen indringingsweerstand van de bevroren grond is bepaald. April werd gekenmerkt door een langdurig periode van droogte. Tussen 4 en 29 april viel in totaal 2.7 mm neerslag. Begin mei was vervolgens nat en koud, waarna het in de tweede helft van mei weer behoorlijk droog was (tussen 13 en 28 mei 2.4 mm neerslag).

3.3.2. Effecten van waterpeilverhoging en bemesting

Tabel 3.1 geeft een overzicht van de resultaten van



Figuur 3.5. Neerslag (etmaalgemiddelde) en temperatuur (etmaalgemiddelde) gedurende de studieperiode. Voor de Maatpolder, Hetter en Nij Bosma Zathe zijn data gebruikt van de weerstations van respectievelijk de Bilt, Hupsel en Leeuwarden. Omdat de patronen van de drie weerstations sterk vergelijkbaar waren geeft de figuur de gemiddelde waarde van de drie stations weer. Bron: KNMI (2010).

de analyses naar de effecten van de experimentele behandelingen op de variabelen die van belang zijn voor volwassen weidevogels of hun kuikens. Met uitzondering van het aantal regenwormen en de biomassa prooidieren werden bij alle gemeten variabelen (nagenoeg) significante effecten gemeten van één of meerdere experimentele behandelingen. Omdat bij veel van de variabelen de patronen aanzienlijk verschilden tussen de drie studiegebieden zijn in bijlagen 1.1-7 de patronen per studiegebied weergegeven. Hieronder worden de significante resultaten toegelicht.

De effecten op de grondwaterstand van bemesting, peilverhoging en hun interactie waren allen sterk significant. De significante interactie werd veroorzaakt doordat in bemeste proefvlakken de

verhoging van het waterpeil wel tot een verhoging van de grondwaterstand leidde terwijl dat op de onbemeste proefvlakken niet het geval was (fig. 3.6). Opvallend genoeg, is dit patroon, in meer of minder sterke mate, terug te vinden in alle drie de proeflocaties (Bijlage 1.1).

Het verloop van de vochtigheid van de bovenste 10 cm van de bodem nam in de loop van de studieperiode in alle drie de gebieden af. De gemeten vochtgehalten in Hetter waren met 40-55% echter beduidend hoger dan die in de Maatpolder en Nij Bosma Zathe (30-35%, Bijlage 1.2). In Nij Bosma Zathe en, in iets mindere mate de Maatpolder, was half april een duidelijke dip te zien in het vochtgehalte. In Hetter was deze dip uitsluitend op de percelen met verhoogd waterpeil

Tabel 3.1. De effecten van de bemesting, waterpeil en hun interactie op een aantal variabelen die van belang zijn voor weidevogels en hun kuikens. Weergegeven zijn de P-waardes. P-waardes kleiner dan 0.05 zijn vet weergegeven. P-waardes kleiner dan 0.10 zijn cursief weergegeven. In het geval van (bijna) significante relaties is tussen haakjes de aard van de relatie weergegeven.

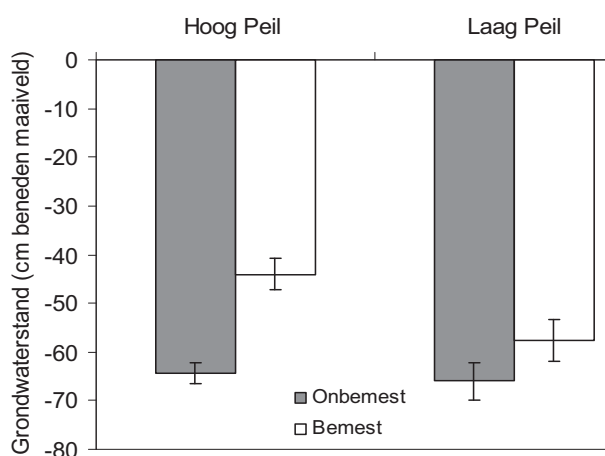
	Bemesting	Waterpeil¹	Waterpeil.Bemesting
Grondwaterstand (cm beneden maaiveld)	<.001 (+)	0.002 (+)	<.001
Bodemvocht (%)	0,556	0.08 (+)	0,868
Indringingsweerstand (N.cm-2)	0,532	<.001 (-)	0,533
Aantal regenwormen 0-10 cm (m-2)	0,716	0,358	0,964
Aantal regenwormen 10-20 cm (m-2)	0,987	0,214	0,111
% regenwormen in bovenste 10 cm	0.064 (-)	0.026 (+)	0.060 (+)
Aantal emelten 0-10 cm (m-2)	0,32	0.026 (-)	0,418
Drooggewicht bodemfauna 0-10 cm (g.m-2)	0,993	0,788	0,634
Drooggewicht bodemfauna 10-20 cm (g.m-2)	0,168	0,701	0,444
Vegetatiehoogte (cm)	0.002 (+)	0.085 (+)	0,238
Drooggewicht vegetatie (g.m-2)	0.021 (+)	0,823	0,196

¹ + betekent bij hoog waterpeil hogere waarden van de respons variabele dan bij laag waterpeil

enigszins zichtbaar (Bijlage 1.2). Gemiddeld over de drie proeflocaties was de bodem iets vochtiger op percelen met een verhoogd waterpeil ($37.4 \% \pm 1.66$ om $35.6 \% \pm 1.40$), maar het verschil met proefvlakken met regulier peil was klein en net niet statistisch significant bij $\alpha = 0.05$. Bemesting had geen effect op de bodemvochtigheid.

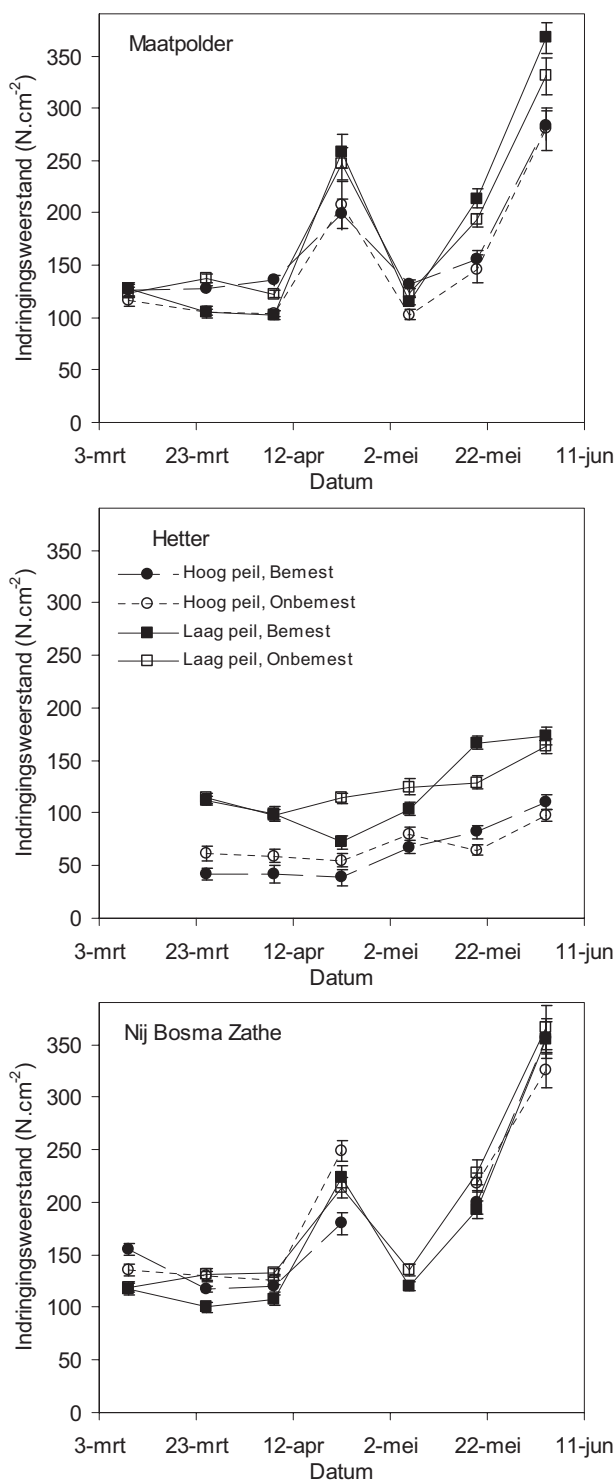
De gemiddelde indringingsweerstand van de bodem gedurende het broedseizoen werd sterk significant beïnvloed door het verhogen van het waterpeil (tabel 3.1). De gemiddelde indringingsweerstand op percelen met verhoogd waterpeil was $140.4 \pm 12.80 \text{ N.cm}^{-2}$ terwijl deze op percelen met regulier waterpeil $164.7 \pm 12.41 \text{ N.cm}^{-2}$ was. Opvallend was dat het verloop van de indringingsweerstand in de Maatpolder en in Nij Bosma Zathe vrijwel identiek was (fig. 3.7). In maart en april werden in beide gebieden gemiddelde waarden van rond de 125 N.cm^{-2} gemeten met piek van $200\text{-}250 \text{ N.cm}^{-2}$ rond 23 april. In mei nam de indringingsweerstand in snel tempo toe tot een maximum van rond de 350 N.cm^{-2} begin juni. In Hetter nam de indringingsweerstand slechts licht toe gedurende de studieperiode, was geen sprake van een piek in april en werden geen gemiddelde waarden hoger dan 200 N.cm^{-2} vastgesteld.

Noch in de bovenste 10 cm, noch in de onderste 10 cm van de bemonsterde bodemlaag werd de dichtheid van regenwormen significant beïnvloed door bemesting of verhoging van het waterpeil. In de Maatpolder en Nij Bosma Zathe waren de aantallen regenwormen in de eerste bemonsteringsronde relatief laag ten opzichte van de aantallen in de er op volgende rondes (Bijlage 1.3). In alle drie de gebieden waren de aantallen regenwormen in de

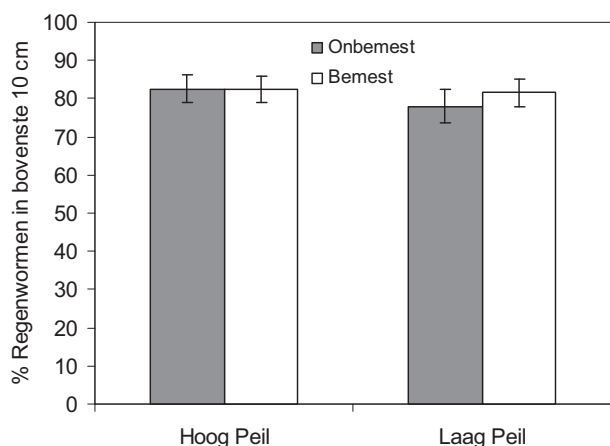


Figuur 3.6. Het effect van waterpeil en bemesting op de grondwaterstand. Weergegeven is de gemiddelde grondwaterstand (\pm standaardfout) per proefvlak bepaald over alle peilbuizen per proefvlak in rondes 2 tot en met 7. Ronde 1 is buiten beschouwing gelaten omdat toen de peilbuizen werden geplaatst.

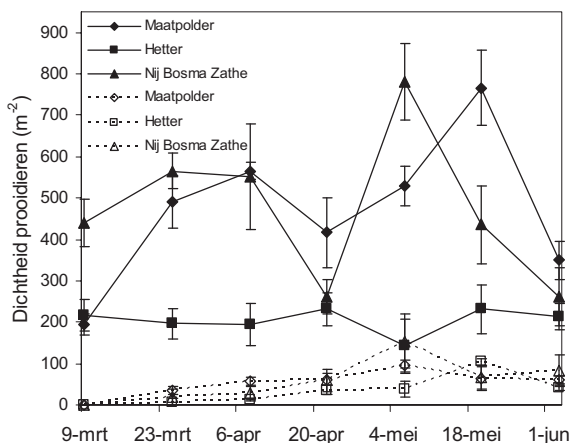
bodemlaag van 10-20 cm diep toen relatief hoog (in de Maatpolder en Hetter zelfs het hoogst van alle bemonsterde data). Vermoedelijk heeft dit te maken met de vorst tijdens de eerste bemonsteringsronde, waardoor een deel van de regenwormen naar beneden migreert om de vorst te vermijden. In Nij Bosma Zathe en in iets mindere mate de Maatpolder



Figuur 3.7. Het verloop van de indringingsweerstand van de bodem (gemiddelde \pm standaardfout) gedurende de studieperiode in de proefvlakken met verschillende combinaties van waterpeil en bemesting.



Figuur 3.8. Het effect van waterpeil en bemesting op het gemiddeld percentage regenwormen in de bovenste 10 cm van de bodem (\pm standaardfout) gedurende de studieperiode.



Figuur 3.9. De veranderingen in het gemiddeld aantal regenwormen (gesloten symbolen, continue lijnen) en emelten (open symbolen, onderbroken lijnen) in de bovenste 10 cm van de bodem per locatie in de loop van de studieperiode.

was de dichtheid regenwormen op 22 en 24 april verlaagd ten opzichte van de bemonsteringsrondes ervoor en erna (Bijlage 1.3). Op Nij Bosma Zathe was tegelijkertijd ook een duidelijke toename te zien in het aantal regenwormen in de zone 10-20 cm. In Hetter waren de dichtheden regenwormen in beide bemonsterde bodemlagen na de eerste ronde redelijk stabiel door de studieperiode heen. Uitgedrukt als percentage regenwormen dat zich in de bovenste 10 cm van de bodem ophield blijkt dat deze begin maart duidelijk lager was dan half maart en begin april. Daarna nam het percentage geleidelijk af, waarbij in Nij Bosma Zathe op 24 april eenmalig sterk verlaagde percentages werden waargenomen. Gemiddeld genomen bevond zich gedurende de studieperiode rond de 80% van de regenwormen in de bovenste 10 cm van de bodem. Dit percentage was enigszins, maar wel significant, hoger op percelen met een verhoogd waterpeil (fig. 3.8). Dit effect leek zich overigens vooral voor te

doen op onbemeste percelen wat vermoedelijk de nagenoeg significante interactie tussen waterpeil en bemesting verklaart.

De dichtheid van emelten was significant hoger op percelen met een laag waterpeil dan op percelen met een verhoogd waterpeil (tabel 3.1; 55.2 ± 7.37 vs. 36.8 ± 5.91 emelten.m⁻²).

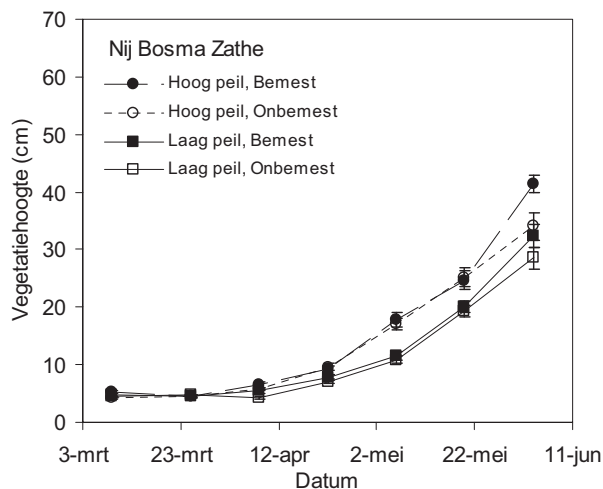
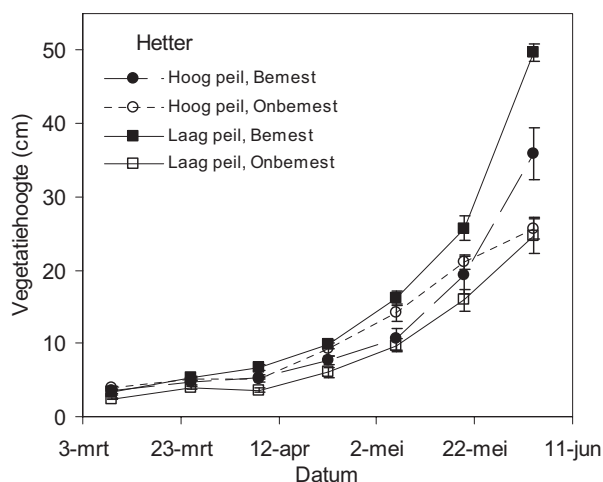
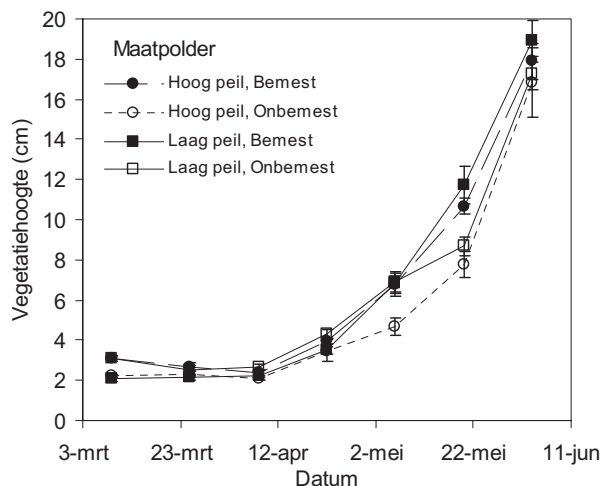
Figuur 3.9 vergelijkt de veranderingen in de dichtheid beschikbare regenwormen en emelten in de loop van het broedseizoen. De gemiddelden per locatie en datum laten duidelijk zien dat, hoewel ze in tegenstelling tot de dichtheden van emelten behoorlijk kunnen fluctueren, de dichtheden beschikbare regenwormen het hele seizoen en in alle locaties vele malen hoger is dan de dichtheid van emelten. Gemiddeld over alle locaties en bemonsteringsrondes werd ongeveer acht maal zoveel biomassa aan regenwormen aangetroffen dan emelten in de bovenste 10 cm van de bodem.

De voor weidevogels beschikbare biomassa aan prooidieren (geschat als drooggewicht van de bodemfauna in de bovenste 10 cm van de bodem) werd niet beïnvloed door bemesting of waterpeil (tabel 3.1) en verschilde sterk tussen de drie gebieden. In de Maatpolder nam de biomassa toe van ongeveer 4 g.m⁻² op 8 maart tot ongeveer 39 g.m⁻² op 19 mei, om vervolgens af te nemen naar ca. 14 g.m⁻² op 2 juni (Bijlage 1.6). In Hetter schommelden de dichtheden tussen 9 maart en 6 mei tussen de 6.5 en 10 g.m⁻² waarna deze leek toe te nemen tot ongeveer 16 g.m⁻². In Nij Bosma Zathe, tenslotte, was de biomassa bij aanvang van de studie met ongeveer 22 g.m⁻² verreweg het hoogst maar fluctueerde gedurende de studieperiode sterk met een minimum van ongeveer 13 g.m⁻² op 23 april, een maximum in de daaropvolgende bemonsteringsperiode op 7 mei van ca. 42 g.m⁻² en een nieuw laagtepunt van ca. 15 g.m⁻² op 4 juni 2010.

De biomassa prooidieren in de bodemlaag van 10 tot 20 cm was in de Maatpolder en Hetter met ca. 5 g.m⁻² het hoogst aan het begin van de studie, rond 8 maart, nam daarna af tot vrijwel nul begin april om daarna weer geleidelijk toe te nemen in mei en begin juni. In Nij Bosma Zathe was de biomassa prooidieren op 10 tot 20 cm onder maaiveld vrijwel het spiegelbeeld van het patroon in biomassa prooidieren van 0 tot 10 cm onder maaiveld (Bijlage 1.6).

De hoogte en het drooggewicht van de vegetatie werd uitsluitend beïnvloed door bemesting (tabel 3.1, fig. 3.10, Bijlage 1.7). Zoals verwacht leidde bemesting tot hogere vegetaties met meer biomassa, hoewel de verschillen niet in alle gebieden even duidelijk naar voren kwamen en pas goed zichtbaar werden in de loop van mei (fig. 3.8). Opmerkelijk is daarnaast de erg lage vegetatie in de proefvlakken

van de Maatpolder. Deze lage vegetatiehoogte is waarschijnlijk veroorzaakt door de intensieve begrazing van deze percelen door overwinterende Kol- (*Anser albifrons*) en Brandganzen (*Branta leucopsis*) en overzomerende Grauwe ganzen (*Anser anser*) die de nabijgelegen randmeren als slaapplaats gebruiken. Ook opmerkelijk is de stelselmatig hogere vegetatie op de twee proefvlakken met



Figuur 3.10. Het verloop van de vegetatiehoogte (gemiddelde \pm standaardfout) gedurende de studieperiode in de proefvlakken met verschillende combinaties van waterpeil en bemesting. Let op: Y-assen verschillen in schaal.

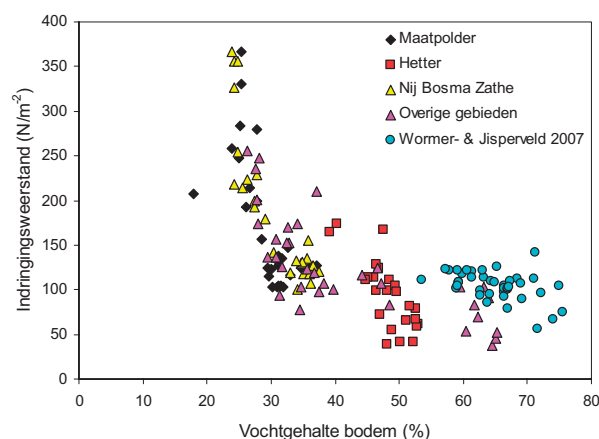
hoog waterpeil in Nij Bosma Zathe. Omdat de grondwaterstand in Nij Bosma Zathe niet stelselmatig hoger was op percelen met verhoogd waterpeil (Bijlage 1.1) heeft dit vermoedelijk te maken met verschillen in beheersgeschiedenis van de proefvlakken met hoog en laag waterpeil.

3.3.3. Variabelen die het voorkomen van prooidieren en vegetatiehoogte verklaren

Tabel 3.2 geeft een overzicht van alle modellen die het best het voorkomen van prooidieren van weidevogels verklaren, dat wil zeggen, alle modellen die een AIC hadden die minder dan 2 verschilde van het model met de laagste AIC. Wat opvalt is dat de indringingsweerstand sterk significant gerelateerd is aan het voorkomen van prooidieren.

Uitsluitend grondwaterstand heeft ook nog een significante bijdrage aan het model dat het voorkomen van emelten in de bovenste 10 cm van de bodem het best verklaard. In de overige modellen is telkens uitsluitend de relatie met indringingsweerstand van de bodem significant.

De vochtigheid en de indringingsweerstand van de bodem zijn sterk aan elkaar gerelateerd (fig. 3.11). Uit deze studie bleek echter dat de indringingsweerstand curvilinear gerelateerd was met het vochtgehalte van de bodem. Bij een afnemend vochtgehalte van 70 naar 30 % nam de indringingsweerstand geleidelijk toe van ongeveer 95 $N.m^{-2}$ naar 125 $N.m^{-2}$. Een verdere verlaging van het vochtgehalte tot ca. 25 % leidde tot een sterke stijging naar ongeveer 300 $N.m^{-2}$. Dit patroon leek onafhankelijk van locatie en bodemtype op te treden (fig. 3.11).



Figuur 3.11. De relatie tussen vochtgehalte en indringingsweerstand van de bodem. Om aantal en range van de waarnemingen te vergroten zijn waarnemingen van Kleijn et al. (2009b) toegevoegd uit maart 2007 van het Wormer- en Jisperveld toegevoegd die op vergelijkbare wijze en met dezelfde penetrometer zijn gemaakt. De overige gebieden zijn de gebieden die in het kader van deze studie buiten de proefvlakken zijn gemaakt, vooral in Friesland en in het Wormer- en Jisperveld.

Tabel 3.2. Overzicht van de beste modellen (op basis van verklaarde variatie R^2 en Akaike Information Criterion AIC) die het voorkomen van prooidieren van weidevogels en vegetatiekenmerken verklaren. De corrigerende factoren Locatie en Datum zaten in alle modellen, maar hun effecten zijn niet weergegeven. De tabel geeft de P-waarden van de effecten van de variabelen die in een van de beste modellen zaten.

	P waarden individuele factoren				Model kenmerken	
	Indringing- weerstand	Bodem- vochtigheid	Grond- waterstand	Bemesting	R2	AIC
<i>Beste modellen prooidieren</i>						
Dichth. regenwormen 0-20 cm	<0.001				67,80	73,26
	<0.001		0,330		67,78	74,29
	<0.001	0,374			67,69	74,45
	<0.001			0,533	67,47	74,86
	<0.001		0,126	0,181	68,24	74,47
Dichth. emelten 0-10 cm	0,010		0,043		36,79	84,00
	0,011		0,093	0,950	35,88	86,00
Dichth. regenwormen 0-10 cm	<0.001				57,85	85,85
	<0.001			0,354	57,67	86,97
	<0.001	0,386			57,61	87,07
	<0.001		0,408		57,57	87,14
	<0.001		0,119	0,107	58,56	86,49
% regenwormen 0-10 cm	0,001				36,17	74,04
	0,001		0,221		36,74	74,49
	0,001	0,360			36,01	75,17
	0,001			0,488	35,61	75,53
	0,001		0,082	0,154	37,90	74,42
	0,002	0,518	0,126	0,150	37,27	76,00
<i>Beste modellen vegetatiekenmerken</i>						
Drooggewicht vegetatie	<.001	0,004			77,71	85,84
	<.001	0,005		0,136	78,12	85,58
	<.001	0,009	0,157		78,05	85,80
	<.001	0,009	0,45	0,373	77,98	87,00
Hoogte vegetatie	<.001	0,007		0,038	92,27	86,36
	<.001	0,012	0,115		92,07	88,20
	<.001	0,011	0,548	0,143	92,20	88,00

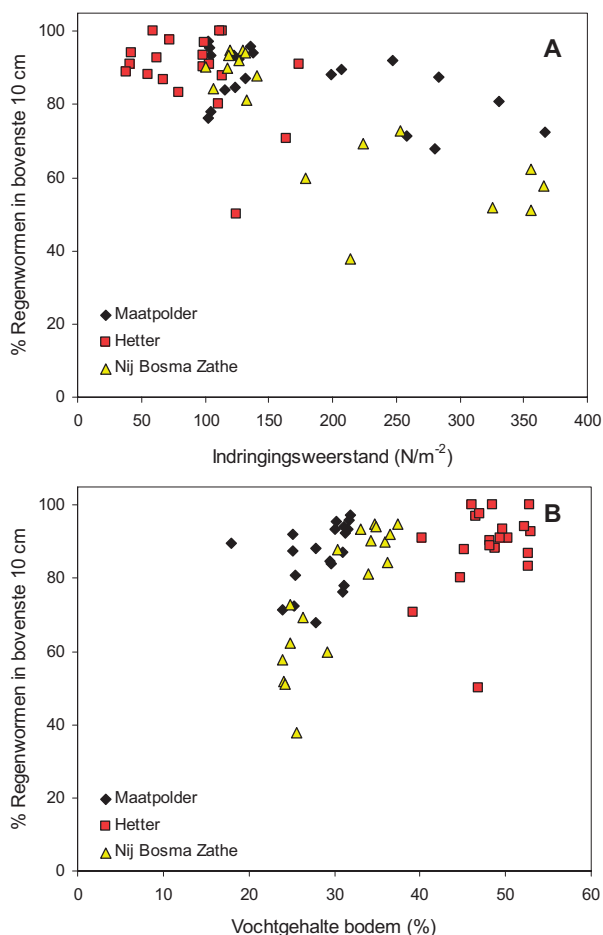
Het feit dat indringingsweerstand en niet vochtgehalte het sterkst gerelateerd was aan dichtheid en biomassa prooidieren wordt mogelijk veroorzaakt door de grotere variabiliteit van indringingsweerstand van de bodem in vergelijking met die van het vochtgehalte van de bodem. Omdat een belangrijk deel van de waarnemingen in de proefvlakken gemaakt zijn bij vochtgehaltes onder de 30 % is de variatie in indringingsweerstand veel groter dan de variatie in vochtgehalte (vergelijk fig. 3.12a en 3.12b).

Ook vegetatiekenmerken waren het sterkst gerelateerd aan indringingsweerstand van de bodem

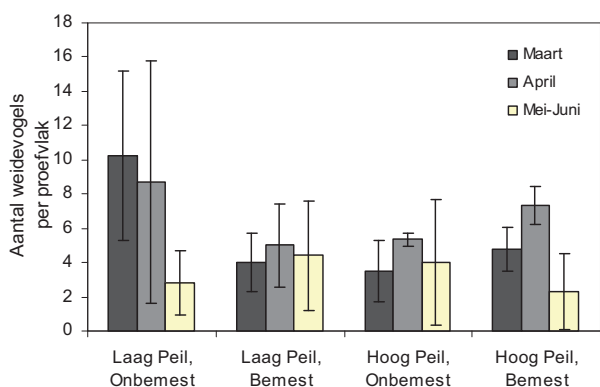
(tabel 3.2), maar bodemvochtigheid leverde ook in alle gevallen een significante bijdrage aan de modellen die vegetatiehoogte en biomassa het beste beschreven.

3.3.4. Het voorkomen van weidevogels op de proefvlakken

Er was geen duidelijk verschil in het aantal weidevogels dat werd waargenomen op de vier verschillende typen proefvlakken (fig. 3.13). De hoge gemiddelde aantallen weidevogels op onbemeste percelen met laag waterpeil werden vooral veroorzaakt door waarnemingen in Hetter. Hier lag

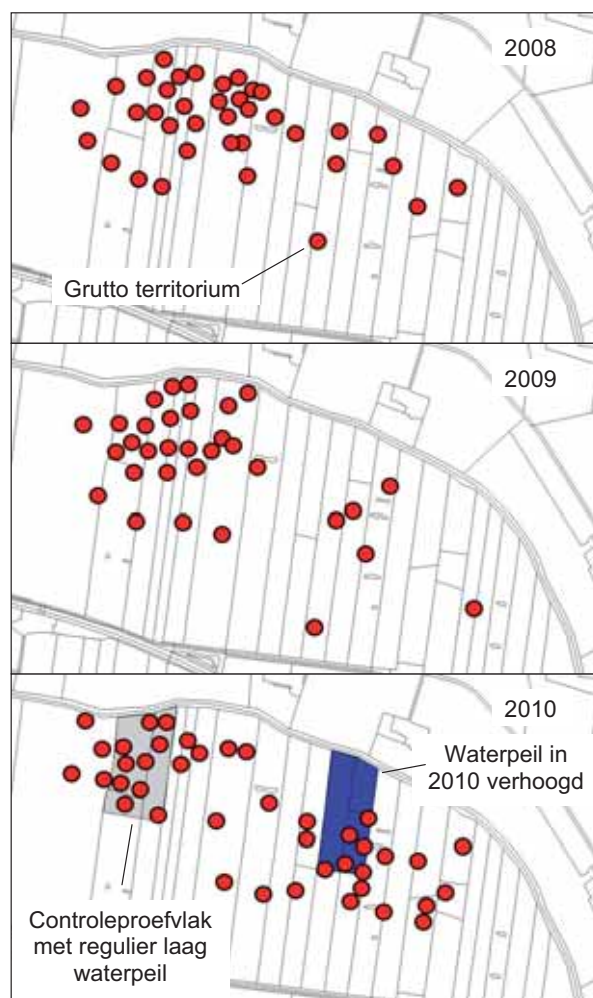


Figuur 3.12. De relatie tussen het percentage regenwormen in de bovenste 10 cm van de bodem en (A) de indringingsweerstand van de bodem en (B) het vochtgehalte van de bodem.



Figuur 3.13. Het gemiddeld aantal weidevogels (Kievit, Grutto, Tureluur en Scholekster) per maand en de vier verschillende proefvlakken.

van oudsher de kern van de broedkolonie Grutto's rond de proefvlakken met laag waterpeil (fig. 3.14) en werden vooral veel vogels waargenomen op het onbemeste perceel. Deze voorkeur was overigens beperkt tot de waarnemingen in maart en april. In mei waren de weidevogels ook in Hetter min of meer evenredig verdeeld over de vier proefvlakken.



Figuur 3.14. De locaties van de territoria van de Grutto in drie opeenvolgende jaren in het studiegebied Hetter. Bron: NABU Naturschutzstation e.V., Kranenburg, Duitsland.

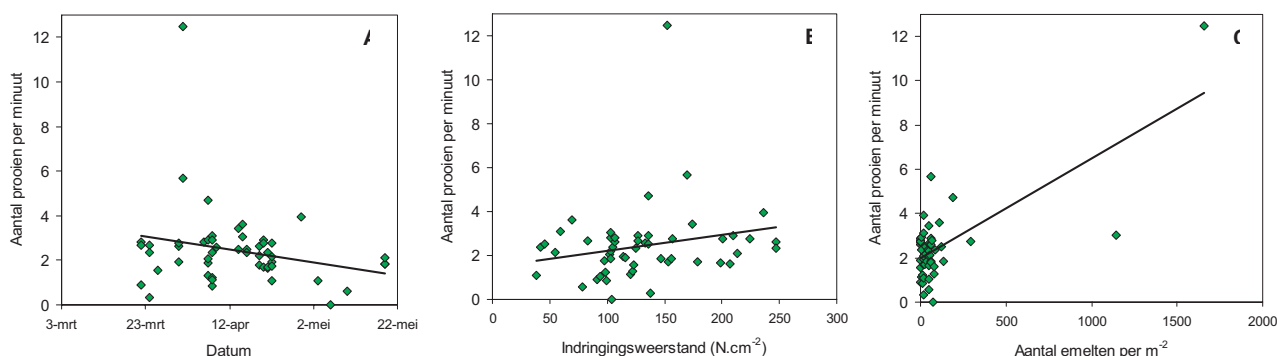
In Hetter zijn in de jaren 2008-2010 gruttoterritoria gekarteerd in het kader van, en gefinancierd door, de EU (LIFE), deelstaat Nordrhein-Westfalen en de Nordrhein-Westfalen-Stiftung (fig. 3.14). Bij de vergelijking van de ruimtelijke verdeling van de territoria valt op dat, waar de verdeling van de territoria in 2008 en 2009 sterk vergelijkbaar waren, in 2010 (het jaar waarin voor aanvang van het broedseizoen het waterpeil op (een deel van) twee percelen werd opgezet) de verdeling van de territoria verschoof richting percelen met opgezet waterpeil. Het aantal territoria op deze en direct aangrenzende percelen nam toe van vier in 2009 naar 12 in 2010. Daarmee ontstond naast de oude kern een nieuwe kern met Grutto territoria en nam het totaal aantal territoria toe van 32 in 2009 naar 41 in 2010.

3.3.5. Factoren die het foerageersucces van Grutto's verklaren

Het aantal sonderingen per minuut werd niet significant beïnvloed door een van de variabelen

Tabel 3.3. Overzicht van de beste modellen (op basis van verklaarde variatie R^2 en Akaike Information Criterion AIC) die het fourageersucces van Grutto's verklaren. De tabel geeft de P-waarden van de effecten van de variabelen die in een van de beste modellen zaten.

Datum	P waarden individuele factoren					Model kenmerken	
	Indringingsweerstand	Bodemvochtigheid	# Regenwormen (0-10 cm)	# Emelten (0-10 cm)	Biomassa bodemfauna	R ²	AIC
<i>Aantal sonderingen per minuut</i>							
				0,069	0,072	9,42	53,31
			0,155	0,090	0,040	11,38	53,50
			0,118		0,031	7,80	54,33
				0,059		5,11	54,58
					0,061	4,97	54,65
		0,526		0,077	0,061	8,32	54,91
	0,599			0,068	0,070	8,08	55,04
	0,826			0,070	0,084	7,63	55,26
<i>Aantal prooidieren per minuut</i>							
	0,014	0,024		<0.001		57,12	53,71
	0,011	0,025		<0.001	0,438	56,77	55,12
	0,019		0,067	<0.001		55,49	55,45
	0,013	0,167	0,674	<0.001		56,37	55,54
	0,016	0,022		<0.001		57,33	55,70
<i>Percentage succesvolle sonderingen</i>							
	0,021	0,006		0,001		31,63	53,48
	0,027	0,007		0,001	0,648	30,49	55,28
	0,021	0,007		0,001		30,40	55,33
	0,025	0,025	0,735	0,001		30,35	55,37



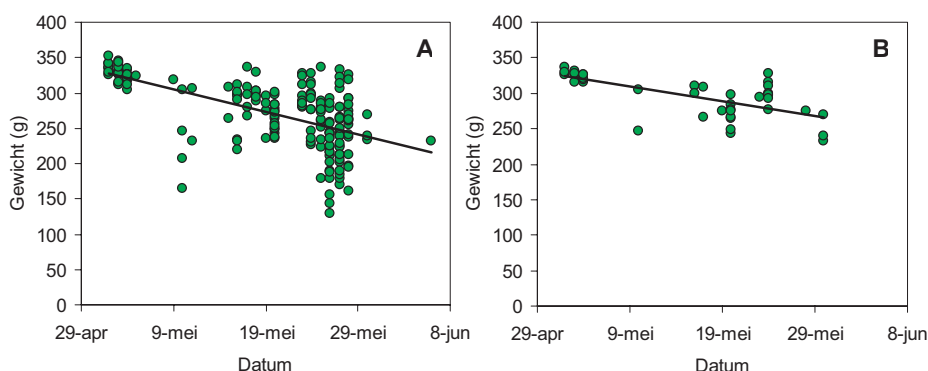
Figuur 3.15. De relatie tussen het aantal prooidieren dat door Grutto's per minuut wordt bemachtigd en (A) datum, (B) de indringingsweerstand van de bodem en (C) de dichtheid emelten in de bodem. De lijnen geven de voorspelde relatie weer volgens het beste model uit Tabel 3.3 bij gemiddelde waarden van de overige variabelen (14 april, 131 N.m⁻² indringingsweerstand en 99 emelten per m²).

en bleef de gehele studieperiode gelijk op ongeveer 13 sonderingen per minuut. Gemiddeld was 18.8 % van de prikken succesvol wat neerkwam op 2.4 prooidieren per minuut. Het aantal sonderingen per minuut werd door geen enkele van de onderzochte verklarende variabelen significant beïnvloed. Het beste model verklaarde slechts een kleine 10 % van de variantie. De beste verklarende modellen van het aantal prooidieren per minuut en het percentage succesvolle sonderingen waren vrijwel identiek. Het model met de laagste AIC, in beide gevallen ook het enige model met uitsluitend significant bijdragende variabelen, bestond uit de variabelen datum, indringingsweerstand en dichtheid emelten

in de bodem. Figuur 3.15 illustreert deze relaties voor het aantal prooidieren per minuut. Het foerageersucces nam af in de loop van het seizoen en halveerde ongeveer tussen 22 maart en 19 mei. De indringingsweerstand was positief gerelateerd aan het foerageersucces van Grutto's. Zo haalden Grutto's bij een indringingsweerstand van 50 N.cm⁻² zo'n 1.8 prooidier per minuut uit de bodem terwijl dit bij 200 N.cm⁻² 2.9 was. De dichtheid emelten was positief gerelateerd aan het foerageersucces van Grutto's (fig. 3.15c). Deze relatie werd sterk bepaald door twee waarnemingen met extreem hoge dichtheden emelten. Echter een analyse zonder de drie waarnemingen met de hoogste dichtheden



Figuur 3.16. Een illustratie van foto's die genomen worden als een Grutto op de weegpaal gaat zitten.



Figuur 3.17. De gewichten van Grutto's tussen 2 mei en 6 juni in het Hetter reservaat. Paneel A toont alle Grutto's die op de weegpalen zijn gaan zitten terwijl paneel B uitsluitend Grutto's toont die tussen 10 en 16 uur op de weegpalen zijn gaan zitten. De weegpaal stond in het onbemeste proefvlak met laag waterpeil.

emelten (resterende waarnemingen hadden allen dichtheden lager dan 200 per m²) leverde vergelijkbare resultaten op, dat wil zeggen het beste model met uitsluitend significante variabelen bestond nog steeds uit de variabelen Datum, Indringingsweerstand en Dichtheid Emelten.

3.3.6. Veranderingen in de conditie van Grutto's

De weegpaal die in Hetter in het onbemeste proefvlak met hoog waterpeil stond bleek in trek bij Grutto's (fig. 3.16). Op de andere palen werden zelden Grutto's of zelfs maar vogelpoep gezien. De indruk bestond dat het belangrijk was dat een paal binnen het territorium van een broedpaar stond, zowel tijdens de incubatie- als in de kuikenperiode. Palen die te ver weg van territoria stonden werden zelden of nooit gebruikt door Grutto's. Op de bewuste weegpaal ging in 36 dagen 188 keer een Grutto zitten. Slechts één keer werd een andere vogel waargenomen op de foto's. De metingen suggereerden een sterk afnemend gewicht van Grutto's van 330 g op 2 mei tot 220 g op 6 juni (fig. 3.17a). Er was echter sprake van een onrealistisch

grote spreiding in de metingen, zelfs als die op dezelfde dag gemaakt waren. Vroeg in de morgen en laat op de middag en avond bleek er zeer veel spreiding in de metingen te zitten, terwijl dit niet geval was voor metingen van rond het middaguur. Een analyse van uitsluitend metingen gedaan tussen 10 en 14 uur liet een zelfde neerwaartse trend zien maar de afname was minder sterk: van 330 g op 2 mei tot ongeveer 265 g op 30 mei (fig. 3.17b). De spreiding van de punten rond de trendlijn was nu veel minder groot.

3.4. Discussie

Dit is de eerste studie die een gedetailleerd beeld geeft van veranderingen in de beschikbaarheid van prooidieren van weidevogels in de loop van het broedseizoen. Daarnaast is nog niet eerder experimenteel onderzocht in hoeverre het verhogen van het waterpeil een effect heeft op het aanbod en de bereikbaarheid van regenwormen en emelten, de belangrijkste prooidieren van weidevogels. De resultaten suggereren dat waterpeil van invloed is op

de verticale verdeling van regenwormen, maar niet van emelten, in de bodemkolom. Bij hoog waterpeil bevond zich een hoger percentage regenwormen in de bovenste 10 cm van de bodem dan bij laag waterpeil.

De indringingsweerstand van de bodem was de meest gevoelige graadmeter voor zowel de experimentele vernatting als klimatologische periodes van droogte. Een hoge indringingsweerstand van de bodem kan de bereikbaarheid van voedsel voor weidevogels negatief beïnvloeden. Echter, onderzoek aan de Grutto's wees uit dat het foerageersucces van deze soort om onbekende redenen juist toenam met toenemende indringingsweerstand. Het foerageersucces van Grutto's bleek daarnaast vooral te worden bepaald door de dichtheid emelten in de bodem, hoewel de gemiddelde biomassa van regenwormen acht keer groter was dan die van emelten.

3.4.1. Effect van de experimentele behandeling op waterpeil en bodemvocht

Het late tijdstip van het verhogen van het waterpeil en het eenjarige karakter van de studie zijn vermoedelijk ook debet aan het feit dat de verschillen in waterpeil tussen de proefvlakken klein waren. Voortschrijdende inzichten suggereren dat na het opzetten van het waterpeil in sloten de grondwaterspiegel in een perceel uitsluitend zal stijgen als er sprake is van een neerslagoverschot (neerslag min verdamping) waarbij neerslag via het oppervlak van het perceel de bodem indringt. Het opzetten van het waterpeil in sloten rondom het perceel voorkomt dan dat dit water lateraal wegzijgt waardoor de grondwaterspiegel zal stijgen. Bij regulier, laag waterpeil in omringende sloten zal dit water (groten)deels uit het perceel gedraineerd worden. Omgekeerd lijkt het vrijwel niet mogelijk om water lateraal een perceel in te laten dringen via een sloot met verhoogd waterpeil. Zo vonden Kleijn *et al.* (2009b), bijvoorbeeld dat de daling van de grondwaterstand gedurende het broedseizoen van weidevogels niet gerelateerd was aan de afstand van de peilbuis tot de dichtstbijzijnde sloot (range 8-60m). Een neerslagoverschot heb je vooral in de wintermaanden (tot ca. 1 april). Het late tijdstip van het opzetten van het waterpeil in de proefvlakken heeft er dus waarschijnlijk voor gezorgd dat de grondwaterspiegel niet of nauwelijks kon stijgen.

Een uitzondering hierop vormden de proefvlakken in Hetter. Doordat deze aan de lage kant van de percelen lagen (maximaal hoogteverschil van 135 cm), was hier sprake van oppervlakkige afstroming van regenwater. Het afdammen van de sloten langs de proefvlakken met verhoogd waterpeil had tot

gevolg dat deze op de laagste delen van de percelen overstromden waardoor grote delen plas-dras kwamen te staan. Hierdoor kon vanaf half februari de grondwaterspiegel wel vanaf het oppervlak van het perceel aangevuld worden. Dit lijkt te worden onderbouwd door de grondwaterstand metingen. Begin maart, vlak na het verhogen van het waterpeil, lag de grondwaterspiegel in de proefvlakken op deze percelen tussen de 45 en 70 cm onder maaiveld (Bijlage 1.1, de laagste gemeten waarden van het hele seizoen!). In de loop van de studieperiode steeg de grondwaterspiegel op deze percelen echter geleidelijk tot een maximum van tussen de 20 en 45 cm onder maaiveld op 22 mei. Op de beide proefvlakken in Hetter met regulier waterpeil daalde de grondwaterstand uitsluitend in de studieperiode.

Een verhoging van het waterpeil lijkt dus uitsluitend zinvol als maatregel om de habitatkwaliteit van weidevogels te verbeteren als het peil wordt opgezet aan het begin van de winter of als er grootschalig water op het perceel wordt gebracht. Een maatregel die de bereikbaarheid van voedsel op kortere termijn kan verhogen is het tot overstromen toe volpompen van greppels (Eglington *et al.* 2008). Met deze maatregel kan de bodem van delen van percelen vochtig gehouden of gemaakt worden waardoor regenwormen in de bovenste bodemlaag blijven en de grond zacht blijft.

3.4.2. Effecten van waterpeilverhoging en bemesting op voedselbeschikbaarheid van weidevogels

De resultaten van de studie wijzen uit dat een hoog waterpeil een positief effect heeft op de voedselbeschikbaarheid (aantal en bereikbaarheid) van weidevogels. Op percelen met een verhoogd waterpeil was het percentage regenwormen dat zich in de bovenste 10 cm van de bodem ophield hoger dan op percelen met regulier laag waterpeil en was de indringingsweerstand van de bodem lager. De verschillen tussen de proefvlakken met verschillend waterpeil waren echter klein en de dichtheid emelten was juist hoger op percelen met laag waterpeil. Dit laatste leek vooral te worden veroorzaakt door het feit dat in Nij Bosma Zathe de aantallen emelten in de proefvlakken met laag waterpeil een veelvoud waren van de aantallen emelten in de proefvlakken met hoog waterpeil (Bijlage 1.5). Natte omstandigheden zijn essentieel voor de overleving van emelten in de bodem (Coulson 1962, Pesho *et al.* 1981) en emelten worden over het algemeen juist in hogere dichtheden aangetroffen op nattere bodems (McCracken *et al.* 1995). Emelten zijn de larven van langpootmuggen welke vooral in de periode juli-september vliegen en eieren leggen. Emelten zijn vrijwel immobiel en voeden zich met plantaardig materiaal totdat ze verpoppen in het jaar



Figuur 3.18. Het laagste deel van het onbemeste proefvlak met hoog waterpeil op 20 mei 2010 in Hetter. Door het opzetten van het waterpeil is tot ver in de kuikenperiode water op het perceel blijven staan en is de groei van de vegetatie rondom deze plek sterk vertraagd.

na eileg (Jones & Jones 1984). Het grootste deel van de eieren worden op de eerste dag na uitkomst van de volwassen langpootmuggen gelegd en Coulson (1962) schatte dat de meeste eieren worden gelegd in de directe omgeving van de plek waar de langpootmug uitkwam. De dichtheid aan emelten is dus vooral een afspiegeling van de dichtheid emelten in het jaar ervoor en de omstandigheden die de langpootmuggen toen aantroffen. De hogere aantallen emelten op percelen met een regulier, laag waterpeil lijkt dus vooral een artefact veroorzaakt door het eenjarige karakter van de studie en het late tijdstip van het verhogen van het waterpeil (half februari – half maart).

De vegetatie werd niet beïnvloed door waterpeil en slechts in beperkte mate beïnvloed door bemesting. Dat een verhoging van het waterpeil niet in de door Kleijn *et al.* (2009c) gesuggereerde groeivertraging resulteerde, zal te maken hebben met het feit dat de experimentele verhoging van het waterpeil nauwelijks leidde tot een verhoging van de grondwaterstand. De vegetatie stond daarmee niet met de wortels in het water en ondervond nooit de anaerobe omstandigheden die vegetatiegroei doet remmen. Plaatselijk waren in de Maatpolder (langs de sloot met verhoogd waterpeil) en in Hetter (op de laagste delen van de percelen met verhoogd waterpeil) wel plekken zichtbaar met kortere vegetatie of zelfs kale grond (fig. 3.18). Deze plekken waren evenwel beperkt van omvang en niet voldoende om de gemiddelde gemeten vegetatiegroei

in deze proefvlakken significant te beïnvloeden. Effecten van (het stoppen van) bemesting zijn vaak pas na enige jaren goed zichtbaar in de structuur, samenstelling en biomassa van de vegetatie (o.a. Kleijn & Snoeijsing 1997). Tevens werd 2010 gekenmerkt door het koudste voorjaar sinds lange tijd. De temperatuursom (Tsom) van 890 graden, waarbij gemiddeld genomen in Nederland de helft van de weidevogelgebieden voor het eerst gemaaid of begraasd zijn (Teunissen *et al.* 2008), viel in 2010 pas op 28 mei. In de periode 2001-2007, werd deze Tsom al op 8 mei bereikt (Teunissen *et al.* 2008). In het studiejaar was de vegetatieontwikkeling dus 20 dagen later dan in het voorgaande decennium waardoor situaties waarbij de vegetatie te dicht was om nog geschikt te zijn voor gruttokuikens zich in deze studie waarschijnlijk niet voor hebben gedaan. De groei van de vegetatie in de Maatpolder werd daarnaast nog beïnvloed door de zware ganzen begrazing waardoor eventuele effecten van de experimentele behandelingen geneutraliseerd werden. Deze studie is daarmee weinig bruikbaar als indicatie voor het effect van waterpeil en bemesting op de kwaliteit van de habitat voor Gruttokuikens.

Een interessant resultaat is dat de indringingsweerstand van de bodem een gevoelige graadmeter lijkt te zijn van de toestand van de broedbiotoop van weidevogels in een brede range van weidevogelgebieden (fig. 3.11). De toestand van de bodem lijkt vrij stabiel bij een vochtigheid van tussen de 30 en 70 %. Daarna kantelt het systeem neemt de

indringingsweerstand sterk toe en begint het aantal regenwormen in de bovenste 10 cm van de bodem af te nemen.

3.4.3. Het effect van bemesting en waterpeil op het voorkomen van weidevogels

Bemesting en het verhogen van het waterpeil hadden geen significante effecten op het aantal weidevogels dat werd waargenomen op de proefvlakken. Mogelijk heeft dit te maken met het feit dat de behandelingen geen of slechts een beperkt effect hadden op prooidieren, bodemvochtigheid en indringingsweerstand. Een tweede mogelijke verklaring is dat weidevogels na terugkeer uit de overwinteringsgebieden in eerste instantie terugkeren naar hun oude territorium en pas daarna kijken in hoeverre er elders betere territoria beschikbaar zijn (Van den Brink *et al.* 2008). Deze vorm van broedplaatstrouw zou kunnen verklaren waarom er in maart, en in iets mindere mate april, hoge dichtheden Grutto's werden waargenomen in de proefvlakken met laag waterpeil in Hetter. Hier hadden immers in de voorgaande jaren de hoogste dichtheden Grutto's gebroed (fig. 3.13 en 3.14).

In Hetter kon het effect van vooral waterpeil op de vestiging van Grutto's worden verkend omdat hier de territoria van Grutto's waren gekarteerd in 2008, 2009 en 2010. Waar de verdeling van de gruttoterritoria in 2009 sterk vergelijkbaar was met die in 2008 vond in 2010 een aanzienlijke verschuiving van gruttoterritoria plaats ten opzichte van 2009. In 2010 ontstond, naast de oude kern van territoria op en rond de proefvlakken met regulier waterpeil, een tweede kern in de onmiddellijke omgeving van de percelen met verhoogd waterpeil. In dit laatste deelgebied kwamen in de voorgaande jaren nauwelijks territoria voor (fig. 3.14). Deze toename van gruttoterritoria in het deelgebied waar het waterpeil werd verhoogd is op zich nog geen bewijs dat een verhoging van het waterpeil leidt tot een toegenomen vestiging, maar is op zijn minst een sterke aanwijzing voor de positieve effecten van een hoog waterpeil, en in lijn met de bevindingen van de meeste voorgaande studies (Kleijn *et al.* 2009a).

3.4.4. Factoren die het foerageersucces van Grutto's bepalen

Het foerageersucces van Grutto's werd bepaald door een combinatie van datum, indringingsweerstand van de bodem en de dichtheid van emelten. Net als bij de Grutto's in deze studie nam bij Scholeksters het aantal prooidieren dat per tijdseenheid bemachtigd werd op (gemaaide) graslanden in Friesland en op Texel af in de loop van het broedseizoen (Zwarts & Blomert 1996). Midden april bemachtigden Scholeksters gemiddeld 3.12 prooidieren per minuut.

Eind mei was dat afgenomen tot 1.47 prooidieren per minuut. Deze snelheden zijn goed vergelijkbaar met die van de Grutto's in deze studie (*ca.* 3.1 op 22 maart en *ca.* 1.4 op 19 mei).

Verrassend genoeg speelde de dichtheid van regenwormen in het geheel geen rol bij het foerageersucces van Grutto's. Hoewel regenwormen ongeveer acht keer talrijker waren dan emelten was het foerageersucces van Grutto's het sterkst gerelateerd aan de dichtheid van emelten. Voor Spreeuw (*Sturnus vulgaris*) en Scholekster werd al eerder gevonden dat deze een sterke voorkeur hadden voor emelten (Whitehead *et al.* 1995, Zwarts & Blomert 1996), ook in situaties waarin de beschikbaarheid van regenwormen veel hoger was. De auteurs noemen een aantal redenen waarom hun studiesoorten de voorkeur geven aan emelten boven regenwormen. De energetische dichtheid van emelten is hoger dan die van regenwormen, deels vanwege het feit dat regenwormen over het algemeen grond in de ingewanden hebben. Emelten zijn makkelijker te vinden dan regenwormen omdat ze in U-vormige gangetjes op *ca.* 2-4 cm diepte leven waaruit ze vaak (deels) te voorschijn komen om te foerageren. Regenwormen zitten veelal dieper en in minder goed herkenbare gangen. De compacte, weinig mobiele emelten zijn daarnaast gemakkelijker uit hun gangen te trekken dan regenwormen. Tenslotte, zijn emelten gemakkelijker naar binnen te werken dan de lange, beweeglijke regenwormen. Algemeen wordt aangenomen dat Grutto's gedurende het broedseizoen vooral regenwormen eten (Zwarts 1993). Het is bekend dat Grutto's na afloop van het broedseizoen opvetten op (onder andere) pas gemaaide graslanden waar emelten makkelijk te vinden zijn (Zwarts 1993). Hier eten ze dan vrijwel uitsluitend emelten. Emelten zijn uitsluitend aantrekkelijk als prooi in de periode half april – half juli. Daarvoor zijn ze te klein, daarna zijn ze gevlogen of pas in het eistadium. In het begin van de broedperiode zullen Grutto's dan ook vooral aangewezen zijn op regenwormen omdat emelten vanwege hun kleine omvang nog niet aantrekkelijk genoeg zijn. Dit is de eerste studie waarin in enig detail gekeken is naar de voedselecolgie van Grutto's gedurende het broedseizoen. Hoewel regenwormen ongetwijfeld een belangrijk onderdeel zullen uitmaken van het dieet van de Grutto in deze periode, suggereren onze resultaten dat emelten ook een belangrijke rol spelen als gemakkelijk bereikbaar en kwalitatief hoogwaardig prooidier.

Het foerageersucces van Grutto's was *positief* gerelateerd met de indringingsweerstand van de bodem. Dit suggereert dat Grutto's in hardere bodems, waar minder regenwormen in de bovenste 10 cm zitten, succesvoller zijn in het bemachtigen van prooidieren. De indringingsweerstand van de

bodem was echter significant negatief gerelateerd aan de dichtheid regenwormen, de dichtheid emelten en het percentage regenwormen in de bovenste 10 cm van de bodem (tabel 3.2). Hoe dit kan samengaan met een hoger foerageersucces is onduidelijk en deze relatie valt momenteel dan ook niet goed te verklaren.

3.4.5. Veranderingen in de conditie van Grutto's gedurende het broedseizoen

De ontwikkeling van digitale weegpalen die gekoppeld zijn aan digitale camera's bood een ongekende mogelijkheid om meer inzicht te krijgen in de conditie van Grutto's gedurende het broedseizoen. Tot nog toe is daar weinig over bekend omdat Grutto's vrijwel uitsluitend aan het eind van de broedperiode op het nest en heel soms voor aanvang van de incubatieperiode op plas-dras percelen worden gevangen. Gegevens over het gewicht van Grutto's zijn daarom bijna uitsluitend beschikbaar van de periode begin april tot eind mei en dezelfde vogel wordt nooit vaker dan één keer per jaar gevangen.

De resultaten van de weegpalen tonen dat de methode momenteel weliswaar nog behoorlijk wat beperkingen heeft, maar zeker de potentie heeft om belangrijke inzichten te genereren in de conditie van soorten als Grutto en Tureluur, die beide graag op uitzichtpunten staan. De metingen toonden dat het gewicht Grutto's gedurende de maand mei met ongeveer 20% afneemt, aannemende dat de verhouding mannetjes/vrouwtjes die op de paal gingen zitten in de loop van het seizoen gelijk is gebleven. Mannetjes zijn immers lichter dan vrouwtjes. De weegpalen hebben vooral veel potentie als deze worden toegepast in een gebied waar gekleurde vogels voorkomen. Omdat de kleuringen afgelezen kunnen worden op de digitale foto's kan de conditie van individuele vogels in de tijd gevolgd worden in plaats van dat een gemiddelde trend wordt verkregen van een aantal verschillende vogels. Dit zou eventueel gekoppeld kunnen worden aan het habitatgebruik van deze individueel herkenbare vogels, zodat conditie aan habitatkenmerken gerelateerd kan worden. Daarmee zou de vraag beantwoord kunnen worden hoe de (achteruitgang van) de conditie van de oudervogels is gerelateerd aan de kwaliteit van de broedbiotoop en wat voor consequenties dit heeft voor de overlevingskansen van hun kuikens.

3.4.6. Onderzoeksvragen

Deze deelstudie was gericht op de beantwoording van drie onderzoeksvragen.

1. In hoeverre is bodemvocht van invloed op de bereikbaarheid van voedsel?

Bodemvocht is van invloed op de bereikbaarheid van voedsel. Uit deze studie blijkt dat het vochtgehalte van de bodem (deels via de indringingsweerstand van de bodem) de verticale verdeling van regenwormen beïnvloedt. In vochtiger bodems zitten meer regenwormen in de bovenste 10 cm van de bodem en zijn daarmee bereikbaar voor sonderende weidevogelsnavels. Een vochtgehalte van ongeveer 30 % lijkt daarbij een belangrijke grenswaarde. Boven de 30 % is de habitatkwaliteit over het algemeen voldoende, maar onder de 30 % neemt de kwaliteit snel af. Het afgelopen decennium kende een aantal lange droge periodes tijdens het broedseizoen, zoals in de jaren 2003, 2007 en ook weer het onderzoeksjaar 2010. In deze periodes kan het vochtgehalte van de bodem zodanig dalen dat de indringingsweerstand mogelijk te hoog wordt voor weidevogels om de bodem te sonderen. Grutto's kunnen dat deels ondervangen door over te schakelen van regenwormen op emelten, een prooidier dat waarschijnlijk, vooral wanneer het wat later in het seizoen een groter formaat heeft, energetisch efficiënter is dan regenwormen. Gezien het feit dat emelten over het algemeen in veel kleinere aantallen voorkomen is het echter de vraag of Grutto's hun conditie op peil kunnen houden op basis van alleen emelten.

2. Wat is de functionele respons van weidevogels op bodemvochtigheid in relatie tot voedselopname in de vestigingsfase van weidevogels?

De functionele respons was niet gerelateerd aan bodemvocht. Het aantal prooidieren dat per tijdseenheid werd bemachtigd en het percentage succesvolle sonderingen was significant gerelateerd aan datum, indringingsweerstand van de bodem en de dichtheid van emelten. Daarbij werden geen grenswaardengeconstateerd waaronder of waarboven Grutto's niet meer foerageerden. Het is aannemelijk dat bodemvocht indirect het foerageersucces van Grutto's bevordert doordat de dichtheid emelten over het algemeen het hoogst is in percelen met een hoog vochtgehalte. Daar staat tegenover dat het foerageersucces positief gerelateerd was met de indringingsweerstand van de bodem en dus negatief gerelateerd met het vochtgehalte van de bodem. We hebben op dit moment geen goede verklaring voor deze schijnbaar tegenstrijdige resultaten, en meer onderzoek is nodig om uit te wijzen of de positieve relatie algemeen geldend is, of een toevalstreffer was.

3. Is de voedselopname van invloed op de vestiging van weidevogels?

We hebben geen directe aanwijzingen dat voedselopname van invloed is op de vestiging van weidevogels. De territoriumkarteringen in Hetter in

de periode 2008-2010 suggereren dat vestiging van weidevogels in deze situatie mede gestuurd wordt door waterpeil. Dit is in overeenstemming met resultaten van een recente studie van Kleijn *et al.* (2009a) die het effect van bemesting (en daarmee de dichtheid regenwormen) vergelijkt met het effect van waterpeil. Waterpeil kwam daarbij stelselmatig naar voren als factor die vestiging beïnvloedt terwijl de dichtheid regenwormen zelden van invloed was op de vestiging van Grutto's. Kleijn *et al.* (2009a) verklaarde die voorkeur voor locaties met hoog waterpeil doordat Grutto's waterpeil gebruiken als indicator voor locaties die in de kuikenperiode zullen worden gekenmerkt door lage, open en daardoor kwalitatief hoogwaardige vegetaties voor de kuikens. De resultaten van deze studie suggereren nog een andere reden voor de voorkeur voor de meest natte plekken in het broedgebied. In de vestigingsfase zijn emelten over het algemeen nog zeer klein en daardoor moeilijk waar te nemen. Mogelijk dat Grutto's zich bij voorkeur op de meest natte plekken in een gebied vestigen omdat ze weten dat daar in de loop van het broedseizoen de hoogste dichtheden emelten, en daarmee het beste voedsel, zitten. Vervolgonderzoek zal moeten uitwijzen of deze redenatie klopt. Als dat het geval is dan zal voedselopname inderdaad van invloed blijken te zijn op de vestiging van Grutto's.

3.4.7. Implicaties voor het beheer van weidevogels

Het huidige onderzoek onderbouwt het belang van een hoog waterpeil en bodemvochtigheid voor een goede, en gedurende het gehele broedseizoen stabiele, voedselbeschikbaarheid van weidevogels.

Meer dan het vochtgehalte van de bodem lijkt de indringingsweerstand van de bodem een eenvoudige te gebruiken graadmeter voor de kwaliteit van de foerageerhabitat van weidevogels. Bij indringingsweerstand hoger dan 250 N.cm⁻² is het aan te bevelen maatregelen te nemen om de vochtigheid van de bodem te verhogen. Dit kan op korte termijn bijvoorbeeld door water in greppels te pompen (Eglington *et al.* 2008). De resultaten van deze studie maken duidelijk dat het vochtgehalte van de bodem uitsluitend effectief kan worden verhoogd middels het opzetten van het waterpeil als dit al aan het begin van de winter gebeurt en niet vlak voor het begin van het broedseizoen.

De resultaten suggereren tevens dat emelten als prooidieren voor weidevogels aan een herwaardering toe zijn. Zwarts & Blomert (1996) wezen al eerder op het belang van emelten voor broedende Scholeksters en Beintema *et al.* (1991) vonden dat emelten in 37% van de uitwerpselen van kievitkuikens voorkwamen. Bemesting met organische meststoffen blijkt niet alleen regenwormen te bevorderen, maar heeft ook een positief effect op de dichtheid van emelten (McCracken *et al.* 1995). Emelten blijken het echter vooral goed te doen onder natte omstandigheden. Dit onderstreept andermaal het belang van een hoog waterpeil en hoog vochtgehalte van de bovenste bodemlaag voor een goede broedbiotoop van weidevogels.

4. Vegetatiestructuur en de groei van Gruttokuikens

Maja Roodbergen, Wolf Teunissen, Hans Schekkerman, Frank Majoor & Marieke Vriezekolk

4.1. Inleiding

Recent heeft een aantal beschrijvende onderzoeken plaatsgevonden naar het gebruik en de kwaliteit van opgroeihabitat voor weidevogelkuikens en met name gruttokuikens (Schekkerman & Beintema, 2007; Kleijn *et al.*, 2007, Oosterveld in voorbereiding; Nijland, 2008; Kleijn *et al.*, 2009b). Hoewel er duidelijke verschillen zijn waargenomen in vegetatiestructuur en voedselrijkdom tussen graslandtypen is het momenteel niet mogelijk te voorspellen wat dit betekent voor gruttokuikens. Evenmin is bekend of de verschuiving in graslandpreferentie van gruttogezinnen in de loop van het voorjaar, die in diverse studies is waargenomen, tot voldoende kuikenoverleving leidt of door de nood gedwongen is (ingegeven door mogelijk voedseltekort in het moderne grasland). Habitatvoorkeur wordt immers mede bepaald door de beschikbare typen vegetaties. Het is daardoor niet zeker dat het geprefereerde type vegetatie ook omstandigheden biedt die kuikens in staat stelt vliegvlug te worden. Groei en overleving van gruttokuikens hangt af van interacties tussen de beschikbaarheid en vindkans van prooidieren enerzijds en de foerageerkosten anderzijds. Schekkerman & Boele (2009) leidden af dat de gemiddelde grootte van prooien genuttigd door gruttokuikens toeneemt van 1-1.5 mg in de eerste week tot 3-4.5 mg bij vrijwel vliegvlugge kuikens. We weten momenteel nauwelijks welk deel van het aanwezige voedselaanbod aan deze eisen voldoet. We weten ook niet welk deel van het gemeten voedselaanbod zich op de juiste plek in de vegetatie ophoudt en daarmee bereikbaar is voor gruttokuikens. De werkelijke voedselbeschikbaarheid voor gruttokuikens kan met de tot nog toe gebruikte methoden dus niet worden bepaald. Ook weten we niet hoe vegetatiestructuur (hoogte, dichtheid) ingrijpt op de opbrengsten en kosten van foerageren. Vegetatie kan een grote hoeveelheid voedsel herbergen, maar als het voor gruttokuikens fysiek onmogelijk is om zich door de vegetatie voort te bewegen is het voedsel niet beschikbaar.

De vraag welk type grasland nog geschikte omstandigheden biedt aan gruttokuikens om in op te groeien en vliegvlug te worden kan het beste worden beantwoord door onder experimentele omstandigheden het effect van verschillend beheerde graslanden te meten aan gruttokuikens zelf. Waarnemingen in het veld aan vrij foeragerende gruttokuikens zijn minder geschikt om inzicht te krijgen in de causale relatie tussen voedselaanbod, vegetatiestructuur en kuikengroei. In het veld is het weliswaar mogelijk

om de frequentie te meten waarmee kuikens prooien vinden en inslikken, maar niet om vast te stellen hoe groot die prooien zijn en dus hoeveel energie ze vertegenwoordigen. De balans tussen energieopname en -verbruik is wel meetbaar aan de groeisnelheid van kuikens, maar alleen over langere tijdsperiodes (minimaal een dag). Vrijlevende kuikens verplaatsen zich vaak tussen percelen, wat het moeilijk maakt om groei gemeten over langere intervallen te koppelen aan de kenmerken van de vegetatie(s) waar zij hebben gefoerageerd. Dat kan wel wanneer de kuikens in een vergelijkende experimentele setting beperkt worden om te foerageren in één bepaald graslandtype. Dit deelrapport doet verslag van zo'n experimentele studie.

Het in het verleden vastgestelde relatieve belang van graslandtypen bij 'wilde' kuikens zal worden gecombineerd met de resultaten uit de experimenten waardoor kan worden ingeschat hoe kansrijk het huidige mozaïekbeheer is en waar wellicht verbeteringen in dat beheer mogelijk zijn.

4.1.1. Onderzoeksvragen

De relatie tussen voedselaanbod, vegetatiestructuur en groei van gruttokuikens werd onder experimentele omstandigheden onderzocht. De onderliggende onderzoeksvragen waren:

1. Is kuikengroei gerelateerd aan voedselaanbod en vegetatiestructuur en welke van de twee is belangrijker?
2. Hoe beïnvloeden voedselaanbod en vegetatiestructuur de foerageerstrategie van gruttokuikens?
3. Welke prooidieren worden door gruttokuikens gegeten?
4. Hoe verhouden de gegeten prooidieren zich tot het gemeten voedselaanbod?
5. Wat is de kuikenoverleving/-groei in relatie tot het gebruik van graslandtypen in het huidige mozaïekbeheer?

4.2. Materiaal en methode

4.2.1. Gebiedsbeschrijving

Het experiment werd uitgevoerd in Eemland tussen Eemnes en Eemdijk (Utrecht), in het weidevogelreservaat in De Noordpolder, en bij boeren in de naastliggende Maatpolder. Het noordwesten van de Eempolders bestaat uit oud veen dat overspoeld is geweest door de Zuiderzee. De ondergrond bestaat daardoor merendeels uit

veen met daarop een kleilaag, die dikker is in de Maatpolder. Voor 1940 was het gebied extreem nat, met nog geregeld overstromingen door de Zuiderzee en weinig tot geen bebouwing. In 1940 heeft er ruilverkaveling plaatsgevonden, zijn er wegen aangelegd en is de ontwatering verbeterd. Rond 1990 heeft opnieuw landinrichting plaatsgevonden, waarbij boerderijen in de polders werden gebouwd, de waterafvoer verder werd verbeterd en het waterpeil werd aangepast; in het landbouwgebied verder verlaagd, in een deel van het reservaat juist verhoogd (Van Veen & Klippel 1994).

Het beheer in het reservaat bestaat uit uitgesteld maaien en bemesting met ruige mest. Beweiding vindt pas plaats na 1 mei. In 2008 telde het reservaat (479 ha) 165 grutto-, 120 Kievit- en 30 tureluurterritoria en de aantallen zijn sinds 1970 sterk toegenomen (Natuurmonumenten).

Het experiment is op vier verschillende typen percelen uitgevoerd (fig. 4.1):

1. Reservaat: kruidenrijk grasland (met o.a. Krulzuring, Veldzuring, Rode klaver, boterbloemen, Paardebloem, Pinksterbloem en verschillende grassoorten), met hoge grondwaterstand en bemesting met ruige stalmest. In februari werd hier het grondwater tot maaiveld opgezet, zodat gedurende het experiment de grondwaterstand door verdamping ongeveer op 20-30 cm beneden



Reservaat

maaiveld lag. Het perceel is sinds 2000 in beheer bij Natuurmonumenten, daarvoor was het een gangbaar beheerd landbouwperceel. Het perceel wordt pas na 15 juni gemaaid, waarna bemesting met 16.000 kg/ha ruige stalmest plaatsvindt (equivalent aan ca 100kgN/ha). Heterogene, structuurrijke, gevarieerde vegetatie, zeer kort door ganzenbegrazing tot vlak voor het experiment.

2. Beheer: agrarisch grasland met beheer gericht op behoud van weidevogels; kruidenrijk grasland (met o.a. Krulzuring, Ridderzuring, Pinksterbloemen, distels, Brandnetels, met als overwegende grassoorten Zachte dravik en Grote vossenstaart) met lage grondwaterstand en weinig bemesting. Al vrij snel gedurende het experiment ging het gras bloeien, wat een hoge en vrij eenvormige (weinig verschil in hoogte) vegetatie tot gevolg had.
3. Intensief: intensief gebruikt agrarisch grasland; soortenarm (met overwegend Veldbeemd en Engels raaigras, met Paardebloem, Ridderzuring en enkele boterbloemen), productief grasland met intensieve bemesting conform regulier agrarisch gebruik. Niet 'regulier' was dat de vegetatie bij aanvang van het experiment al vrijwel maairijp was, maar gedurende het experiment niet werd gemaaid. De situatie was dus vergelijkbaar met een intensief perceel waarop (b.v. in het kader van mozaiekbeheer) een contract met uitgestelde maaidatum komt



Intensief



Beheer



Hergroei



Figuur 4.1. De locaties van de verschillende percelen met enclosures in de Eempolders (Regulier=Intensief).

te liggen. Op dit perceel ging het gras al vroeg in het experiment liggen onder zijn eigen gewicht.

4. Hergroei: vergelijkbaar met 3 (Intensief), maar 2-3 weken vóór het experiment gemaaid, resulterend in een eenvormige vegetatiehoogte van 10-30 cm.

In de (enclosures op) percelen 1 t/m 3 is maaien uitgesteld tot na het experiment.

4.2.2. Kuikens

Kort voor uitkomst zijn 20 grutto-eieren in het veld verzameld en verder uitgebroed in een broedma-

chine. De uitgekomen kuikens werden geringd met een metalen ring van het Vogeltrekstation en na 4-5 dagen uitgerust met een zender, vastgelijmd aan een kleurring met vlag, en een gewone kleurring waardoor een unieke kleurringcombinatie ontstond. De kuikens werden 's morgens voor het uitzetten gewogen en opgemeten om de groei te bepalen nadat ze gedurende ongeveer 30 minuten apart waren gezet zonder toegang tot voedsel of water.

Buiten het experiment werden de kuikens gelijkmatig verdeeld over drie aaneengesloten rennen van 5x10m in grasland bij de boerderij (zie foto), met voedsel (chickstarter) en water *ad libitum* en een nachthok met warmtelamp (conform Schekkerman,



De drie kuikenrennen met nachthok. (Foto: Wolf Teunissen)



Kuiken in ren, etend van chickstarter. (Foto: Wolf Teunissen)

1997). De kuikens maakten regelmatig gebruik van de warmtelamp en het aangeboden water en voedsel, maar foerageerden ook voor zichzelf door naar insecten te zoeken. De kuikens vertoonden op het oog normaal gedrag.

Vóór en aan het begin van het experiment zijn 10 kuikens gestorven, zeer waarschijnlijk vanwege het koude weer en mogelijk in combinatie met de aanvankelijke onbekendheid van de kuikens met de voederbak. Om het aantal kuikens aan te vullen tot het voor het experiment benodigde aantal zijn 10 nieuwe kuikens bijgevangen, maximaal 2-3 dagen oud.

4.2.3. Enclosures

Op elk van de vier graslandtypen werd met 0.5 m hoog kippengaas een enclosure van ca 0.3 ha opgebouwd, groot genoeg om depletie te voorkomen en klein genoeg om de kuikens te kunnen observeren. De enclosures werden zo geplaatst dat de vegetatie erbinnen tamelijk homogeen was en representatief voor het perceel, en op voldoende afstand van wegen en erven lagen om verstoring door voorbijgangers te voorkomen. In het midden van elke enclosure werd een observatiehut geplaatst op een 1.5 m hoge stelling en een kist met broedlamp waar kuikens eventueel konden schuilen en opwarmen bij slecht weer. Ook was er een bak met water waar kuikens konden drinken en baden.

De enclosure op het hergroeiperceel werd op 27 mei halverwege het experiment naar een nieuw perceel verplaatst, dat ook weer 2-3 weken tevoren was gemaaid, omdat het gras op het oorspronkelijke hergroeiperceel voor de tweede maal gemaaid zou worden.

4.2.4. Foerageerexperimenten

Op 16 dagen in de periode 19 mei tot en met 4 juni werden de kuikens tussen 8 uur 's ochtends en 3 uur

's middags in de enclosures geplaatst en werd hun gedrag geobserveerd. Per enclosure werden vier kuikens geplaatst, alle minstens vier dagen oud. De kuikens werden gerandomiseerd over de graslandtypen verdeeld, met de voorwaarde dat een kuiken niet twee dagen achter elkaar aan hetzelfde perceel kon worden toebedeeld.

Aan het einde van een experimentele foerageersessie werden de kuikens in de enclosures teruggevangen, waarbij de zenders vaak essentieel waren om de zich goed verstoppende kuikens terug te vinden. Kuikens die niet meededen aan het experiment bleven in de ren.

4.2.5. Waarnemingen

Gedurende het verblijf van de kuikens werd door een waarnemer in de schuilhut in het midden van de enclosures elke vijf minuten het gedrag van elk kuiken genoteerd in een gedragsprotocol, waarbij de volgende categorieën werden onderscheiden:

- Foerageren (kuiken actief aan het foerageren)
- Rusten (kuiken vertoont geen zichtbare activiteit, eventueel met kop tussen de veren)
- Poetsen/baden (kuiken poetst veren of neemt bad)
- Drinken
- Alert/drukken (kuiken kijkt gealarmeerd op of drukt zich bij gevaar)
- Hok (kuiken in hok)
- Lopen (kuiken loopt, zonder actief op zoek te zijn/te pikken naar prooien)
- Lopen langs hek (zelfde als lopen, maar dan langs het hek)
- Onzichtbaar (kuiken is niet te zien).

Met deze gegevens is de fractie van de tijd die werd besteed aan foerageren of lopen langs het hek bepaald door per gedragsprotocol het aandeel van de vier kuikens dat het gedrag vertoont (0, 1/4, 1/2, 3/4, en 1) te nemen en deze per dag over alle



Enclosure met schuilhut op Hergroei. In de verte is een piramideval te zien voor het vangen van insecten. (Foto: Wolf Teunissen)

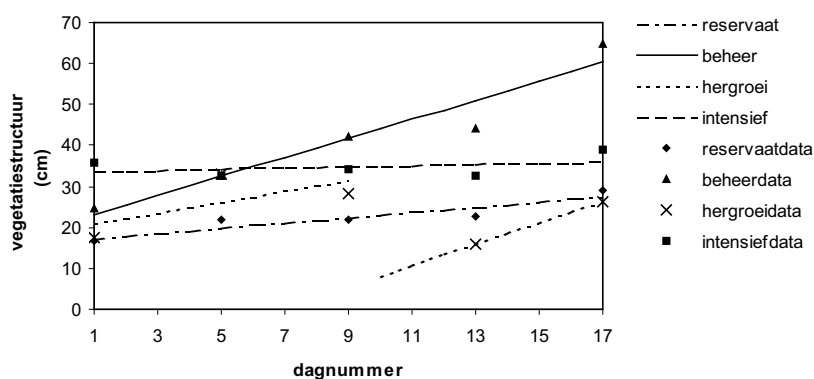
gedragsprotocollen te middelen. In de analyses is het gedrag van kuikens echter weggelaten, omdat de vegetatiehoogte van invloed was op de waarneembaarheid van kuikens, waarbij sommige gedragingen nog wel (alert opkijken) en andere niet of nauwelijks (lopen langs hek) te zien waren bij hogere vegetaties.

Wanneer een kuiken aan het foerageren was en goed was te volgen (afstand, looprichting) werd gedurende *ca* één minuut het foerageersucces van het kuiken bepaald. Met behulp van een 8-10x vergrotende verrekijker (of soms telescoop) en een tikenteller werd het aantal ingeslikte prooien geteld, in de categorieën:

- 'grond' (prooien opgepakt van of uit de grond, meestal na wroeten of prikken in/op de bodem)
- 'laag' (prooien uit vegetatie, op kophoogte van lopend kuiken of lager, kuiken vooruit- of omlaaggrekend, tot vrijwel op de grond)
- 'hoog' (prooien uit vegetatie, hoger dan kophoogte van lopend kuiken, dus gepakt na "omhoogreiken").

De duur van een foerageerprotocol werd met een stopwatch bijgehouden. Wanneer een kuiken tijdelijk stopte met foerageren werd ook de stopwatch stilgezet. Het foerageersucces werd bepaald door het aantal ingeslikte prooien te delen door de duur van het protocol.

Afwisselend met dergelijke foerageerprotocollen (in een verhouding van *ca.* 1 op 5) werden ook stapprotocollen gemaakt. Hierbij werd gedurende *ca.* één minuut het aantal stappen geteld dat een kuiken tijdens het foerageren zette (of de tijd gemeten waarin een kuiken 50 stappen zette). Ook hierbij werd de tijd met een stopwatch bijgehouden. De gedrags- en foerageerprotocollen zijn door verschillende waarnemers gemaakt. Om ervoor te zorgen dat elke waarnemer op dezelfde manier protocolleert is voor aanvang van het experiment gezamenlijk geoefend met het protocolleren van de kuikens in de eerder beschreven centrale ren. Bovendien is in de analyse rekening gehouden met variatie tussen waarnemers.



Figuur 4.2. Verloop van de vegetatiestructuur (hoogte van de vegetatie waarop 50% bedekking werd bereikt) gedurende het experiment op de vier percelen. Weergegeven zijn de werkelijke gemiddelde waarden (punten) en de predicties (lijnen) van het statistische model (drooggewicht = perceel + dagnummer + perceel · dagnummer) dat hier doorheen is gefit. De predicties van het model zijn in overige analyses gebruikt als waarden voor de '50%-hoogte'. Dagnummer 1 is de start van het experiment op 19 mei 2010.

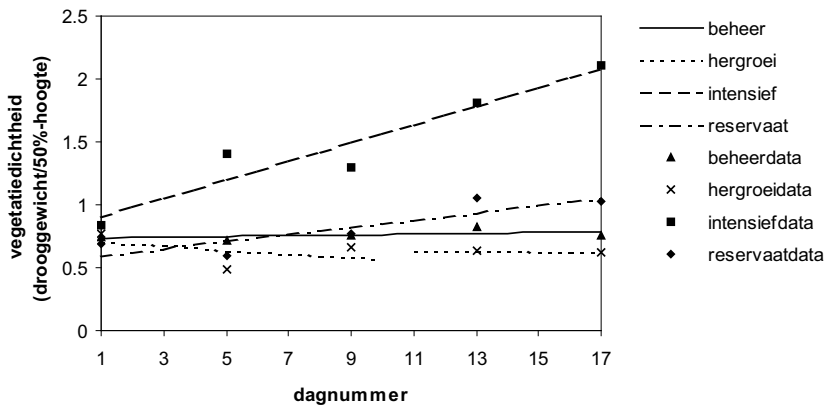
Alle kuikens werden voor en na verblijf in een enclosure gewogen en gemeten, nadat ze een korte periode nuchter zijn gehouden (15-45 min). Hierdoor kon de gewichtsverandering tijdens het experiment worden bepaald. Daarnaast is uit deze gegevens een conditie-index berekend:

$$\text{conditie} = \frac{\text{waargenomen gewicht}}{\text{verwacht gewicht op betreffende leeftijd}}$$

Het verwachte gewicht is gebaseerd op de gemiddelde groeicurven voor gruttokuikens in Nederland in de periode 1975-1980 (Beintema & Visser, 1989). Een conditie-index van 1 geeft aan dat het kuiken net zo snel is gegroeid als dit gemiddelde; waarden kleiner dan 1 wijzen op groeiachterstand. In het veld sterven kuikens door uitputting bij een conditie-index rond 0.5 (Schekkerman *et al.* 2009). Daarnaast werden van elk kuiken na verblijf in een enclosure de faeces verzameld (zie verderop).

4.2.6. Vegetatie

Om de vier dagen werden metingen uitgevoerd aan de vegetatie op de experimentele percelen. Op een random locatie net buiten de enclosure werd op elk perceel een wit bord van 60x70cm verticaal in de vegetatie geplaatst en werd vanaf een afstand van één meter op een hoogte van 50 cm een digitale foto gemaakt, waarop de vegetatie donker afsteekt tegen de lichte achtergrond van het bord. Met behulp van het programma Sidelook (Zehm *et al.*, 2003) werd uit de foto's het percentage bedekking van het bord op verschillende hoogtes bepaald, als maat voor de verticale structuur van de vegetatie (relatieve dichtheid in verschillende hoogtelagen; relatief omdat op de foto's de tweedimensionale vegetatiedichtheid wordt 'platgedrukt' tot één dimensie). Daarnaast zijn op dezelfde dag steeds op vijf willekeurig gekozen plekken in het perceel grasmonsters van 30x30 cm geknipt. De biomassa van de vegetatie (g droge stof/m²) is bepaald door van de vijf monsters het gemiddelde drooggewicht te bepalen, na minimaal 48 uur drogen bij 70 °C.



Figuur 4.3. Verloop van de vegetatiedichtheid (drooggewicht/50%-hoogte) gedurende het experiment op de vier percelen. Weergegeven zijn de werkelijke berekende waarden (punten) en de predicties (lijnen) van het statistische model dat hier doorheen is gefit (vegetatiedichtheid = perceel + dagnr + perceel.dagnr). De predicties van het model zijn in overige analyses gebruikt als waarden voor de vegetatiedichtheid. Dagnummer 1 is de start van het experiment op 19 mei 2010.

Als maat voor de vegetatiestructuur is de hoogte genomen waarop 50% bedekking van het gefotografeerde bord werd bereikt. Om een maat voor de vegetatiedichtheid te krijgen is de vegetatiebiomassa gedeeld door deze '50%-hoogte'. Zowel de '50%-hoogte' als de vegetatiebiomassa zijn om de vier dagen gemeten. Voor de tussenliggende dagen waarop foerageeexperimenten plaatsvonden zijn deze variabelen geïnterpoleerd op grond van een lineaire regressie. Hierbij zijn Perceel ('50%-hoogte': $p < 0,001$, vegetatiedichtheid: $p < 0,001$), Dagnummer (continue variabele, structuur: $p < 0,001$, dichtheid: $p < 0,001$) en hun interactie (structuur: $p = 0,009$, dichtheid: $p = 0,005$) als verklarende variabelen meegenomen (fig. 4.2). Vervolgens zijn voor elke dag de voorspelde waarden voor die dag gebruikt in de analyses van prooiaanbod, kuikengroei en foerageersucces. Dit is dus ook gedaan voor de dagen waarop wel een meting heeft plaatsgevonden, om te voorkomen dat individuele metingen een grote invloed uitoefenen op de resultaten.

4.2.7. Bemonstering vegetatiebewonende arthropoden

Om de voedselbeschikbaarheid te bepalen werden 's ochtends voor aanvang van de experimenten in of naast de enclosure op de experimenteedagen drie foto-elector vallen ('piramidevallen', zie foto) met een bodemoppervlak van 1m^2 geplaatst. De volgende ochtend werden de vangpotten, die waren voorzien van formaldehyde, vervangen en werden de gevangen arthropoden verzameld. Hiermee werd het prooiaanbod op een experimentele dag bepaald. Na afloop van het veldwerk werden de arthropoden gesorteerd op het niveau van orde (*Diptera*, *Hemiptera*, *Coleoptera*, *Araneida* en *Hymenoptera*) en op grootte (lichaamslengte $< 3\text{mm}$, $3\text{-}7\text{mm}$ en $> 7\text{mm}$), en geteld. Ook werd het totale drooggewicht van elke categorie bepaald na drie dagen drogen bij 70°C . Vervolgens is per variabele (aantallen en drooggewichten per grootteklasse) het gemiddelde over de drie foto-elector vallen berekend. In de analyses van foerageersucces en kuikengroei zijn steeds het totale aantal en biomassa van alle arthropoden, en

de aantallen en biomassa's van de grootteklassen $> 3\text{mm}$ en $> 7\text{mm}$ gebruikt. Deze laatste twee variabelen houden rekening met het feit dat gruttokuijken mogelijk alleen prooien accepteren die groter zijn dan een bepaalde drempelwaarde, die toeneemt met hun leeftijd (Schekkerman & Boele 2009).

4.2.8. Faeces

Direct na afloop van het verblijf in een enclosure werden faecesmonsters verzameld door de teruggevangen kuikens gescheiden te plaatsen in een doos voorzien van vloeiend papier op de bodem. De verzamelde faeces werden bewaard in 70% ethanol. Per graslandtype en per experimenteedag werden de faecesmonsters van drie kuikens geanalyseerd, wat resulteerde in 171 geanalyseerde monsters. Voor de analyse van de faecesmonsters werd de werkwijze gevolgd die beschreven is in Beintema *et al.* (1991), Galbraith (1989) en Green & Tyler (1989). De monsters werden met warm water gezeefd met een zeef met mazen van 0.64mm , om kleine organische deeltjes die prooideeltjes kunnen bedekken te verwijderen. Het residu werd onder een binoculair bekeken en er werden geen herkenbare prooideeltjes in gevonden. Een klein deel van het monster werd verdeeld over de bodem van een petrischaaltje met 9cm doorsnee en een grid van $0,5$ bij 1cm . Van dit deel van het monster werd 50% onder een binoculair bestudeerd. Prooideeltjes werden geïdentificeerd tot op het niveau van orde en bij *Diptera* en *Coleoptera* meestal ook op het niveau van familie, door gebruik te maken van Moreby (1988), Ralph *et al.* (1985), Peterson (1948, 1951) en Oosterbroek *et al.* (2005). Larven en poppen werden als een aparte groep behandeld. Om te voorkomen dat een toenemende ervaring in identificatie van invloed zou zijn op de resultaten werden de eerste 25 monsters aan het einde van de faecesanalyses opnieuw bestudeerd. Per monster werd gescoord hoeveel deeltjes van elke orde/familie in het onderzochte deel van het monster aanwezig waren. In de analyses is gewerkt met de presentie (aan- of afwezigheid) van een soortgroep in de faeces. Zie bijlage 2 voor enkele voorbeelden van insectenresten.

4.2.9. Analyses

Vegetatie en prooiaanbod

Verschillen in '50%-hoogte', vegetatiedrooggewicht en -dichtheid zijn getoetst met lineaire regressie, met alleen de werkelijk gemeten (of in geval van vegetatiedichtheid berekende) waarden als responsvariabelen en Graslandtype als verklarende factor.

Om te toetsen of aantallen en biomassa van ongewervelden in de verschillende grootteklassen verschillen tussen de graslandtypen is all-subsets regressie gebruikt in Genstat 11, (Quasi-Poissonverdeling met logaritmische linkfunctie voor aantallen, Normale verdeling met identity-link voor gewichten), met als verklarende variabelen Graslandtype en Dagnummer (continue variabele) en hun interactie. Op grond van de adjusted-R² en de AIC waarden is steeds het beste model geselecteerd. Ook is per orde getoetst of de aantallen verschillen tussen de percelen (GLM, Quasi-Poissonverdeling met logaritmische linkfunctie).

Verschillen in prooiaanbod tussen graslandtypen kunnen samenhangen met de. Om de relatie tussen vegetatie en prooiaanbod (aantallen en biomassa in verschillende grootteklassen) te bepalen werden *mixed effects* modellen gebruikt (*Generalized Linear Mixed Model* met QuasiPoisson verdeling en log-linkfunctie voor aantallen en REML toegepast op ongetransformeerde waarden voor biomassa). *Mixed effects* modellen houden rekening met het feit dat waarnemingen niet onafhankelijk van elkaar zijn, zoals in dit geval herhaalde waarnemingen op hetzelfde perceel en op dezelfde dag die onderling gecorreleerd kunnen zijn. Dit wordt gedaan door de variantiestructuur te specificeren in een *random model*. Het *random model* bestond uit Perceel en Dagnummer (factor) en het maximale *fixed model* uit de verklarende variabelen '50%-hoogte', Vegetatiedichtheid en hun interactie.

Dieet

Om te toetsen of op verschillende graslandtypen verschillende prooidieren werden gegeten is gebruik gemaakt van een GLM met Binomiale verdeling, met de presentie (aandeel van de monsters waarin aangetroffen) per soortgroep in het faecesmonster als responsvariabele en graslandtype als verklarende variabele.

Kuikengroei en foerageersucces

Ook voor het beantwoorden van de eerste twee onderzoeksvragen, over het belang van voedselaanbod en '50%-hoogte' voor kuikengroei en foerageerstrategie, werden *mixed effects* modellen gebruikt (REML voor kuikengroei en GLMM voor foerageersucces).

Eerst werd getoetst of de groei van kuikens verschilde tussen graslandtypen, waarbij ook andere, niet graslandgebonden variabelen zijn meegenomen.

Als toetsingsgrootte is per kuiken het verschil in gewicht voor en na verblijf in een enclosure gebruikt, gedeeld door de duur van dit verblijf (dus: gewichtstoename in gram per uur verblijf). Het *random model* bestond uit Dagnummer (factor) en Leeftijd genest in Kuiken, het maximale *fixed model* uit de verklarende variabelen:

- Tijdsduur nuchter voor wegen
- Leeftijd van het kuiken
- Leeftijd²
- Conditie
- Graslandtype
- Graslandtype x Leeftijd
- Graslandtype x Leeftijd²

Er is ook een kwadratische term van Leeftijd meegenomen, omdat de relatie tussen leeftijd en groei niet lineair hoeft te zijn, maar een optimum kan vertonen.

Bij de toets of voedselaanbod en '50%-hoogte' van invloed zijn op de kuikengroei bestond het *random model* uit de variabelen Perceel, Dagnummer (factor) en Leeftijd genest in Kuiken.

De verklarende variabelen in het *fixed model* waren:

- Tijdsduur nuchter voor wegen
- Leeftijd van het kuiken
- Leeftijd²
- Conditie van het kuiken
- '50%-hoogte'
- Vegetatiedichtheid
- Aantal of biomassa prooidieren in vegetatie (per eerder beschreven grootteklassen)
- '50%-hoogte' x Vegetatiedichtheid
- '50%-hoogte' x Aantal of gewicht prooidieren in vegetatie (per eerder beschreven grootteklassen)
- Vegetatiedichtheid x Aantal of gewicht prooidieren in vegetatie (per eerder beschreven grootteklassen)

Om te bepalen of het foerageersucces (aantal gevangen prooien per seconde) verschilde tussen percelen is een GLMM gebruikt met een Quasi-Poissonverdeling met log-link functie. Het *random model* bestond uit Dagnummer (factor), Waarnemer en Leeftijd genest in Kuiken, het maximale *fixed model* uit:

- Tijdstip van het protocol
- Tijdstip van het protocol²
- Conditie van het kuiken
- Graslandtype
- Leeftijd van het kuiken
- Leeftijd²
- Graslandtype x Leeftijd
- Graslandtype x Leeftijd².

Er is een kwadratische term van Tijdstip van het protocol meegenomen, omdat de relatie tussen dit

tijdstip en het foerageersucces niet lineair hoeft te zijn, maar een optimum kan vertonen.

Voor het beantwoorden van de tweede vraag zijn in plaats van Graslandtype de graslandkenmerken als verklarende variabelen meegenomen in het *fixed model*. Voor het *random model* zijn dezelfde variabelen gebruikt als in de voorgaande analyse, met Perceel als extra variabele.

De verklarende variabelen in het *fixed model* waren:

- Tijdstip van het protocol
- Tijdstip²
- Leeftijd van het kuiken
- Leeftijd²
- Conditie van het kuiken
- ‘50%-hoogte’
- Vegetatiedichtheid
- Aantal of gewicht aan prooidieren in de vegetatie (per eerder beschreven grootteklassen)
- Leeftijd x Aantal of gewicht aan prooidieren in de vegetatie (per eerder beschreven grootteklassen)
- Leeftijd² x Aantal of gewicht aan prooidieren in de vegetatie (per eerder beschreven grootteklassen)
- Leeftijd x ‘50%-hoogte’
- Leeftijd² x ‘50%-hoogte’
- Leeftijd x Vegetatiedichtheid
- Leeftijd² x Vegetatiedichtheid
- ‘50%-hoogte’ x Vegetatiedichtheid

Bij beide analyses van het foerageersucces zijn alleen protocollen meegenomen van waarnemers die in totaal minstens vier dagen protocollen hebben gemaakt, om te voorkomen dat een ongelijke verdeling van waarnemers over de graslandtypen en verschillen tussen waarnemers door verschillen in ervaring van invloed zijn op de resultaten. Hier-

door vielen 11 dagnummer-graslandtype combinaties weg. Dit resulteerde niet in een systematische ondervertegenwoordiging van graslandtypen (tabel 4.1). De experiment-dagen waren binnen waarnemers ook tamelijk gelijk verdeeld over de graslandtypen, behalve bij Marieke Vriezekolk, die relatief veel waarnemingen heeft gedaan op Beheer en Hergroei (tabel 4.2).

In alle gevallen waarin *mixed effects* modellen zijn gebruikt vond modelselectie plaats door weglating van niet significante termen uit het maximale model met behulp van de F- of Wald-toets. Hierbij zijn niet significante interactietermen steeds als eerste weggelaten.

4.3. Resultaten

4.3.1. Graslandkenmerken

Vegetatie

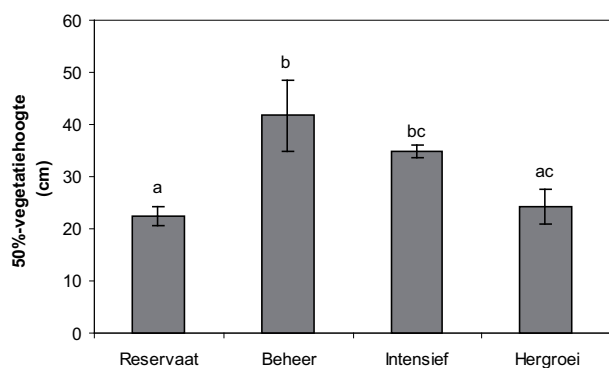
Gemiddeld over het experiment was de ‘50%-hoogte’ het hoogst op het beheerperceel (42 cm); alleen het verschil met het intensieve perceel (35 cm) was niet significant (fig. 4.4). Reservaat had de laagste ‘50%-hoogte’ (22 cm), maar het verschil met Hergroei (24 cm) was niet significant. Het drooggewicht van de vegetatie nam toe in de volgorde Hergroei (166 g/m²) < Beheer (354 g/m²) < Intensief (582 g/m²) (fig. 4.5). Het drooggewicht in Reservaat (211 g/m²) lag tussen dat van Hergroei en Beheer en week alleen significant af van Intensief. Ook de vegetatiedichtheid was hiermee significant groter op Intensief (16,6 g/m) dan op de andere drie percelen (7,1-9,2 g/m fig. 4.6).

Tabel 4.1. De verdeling van de foerageerwaarnemingen over de vier graslandtypen en de experimentele dagen. X = foerageergegevens van dat perceel op die dag wel gebruikt, 0 = foerageergegevens van dat perceel op die dag niet gebruikt.

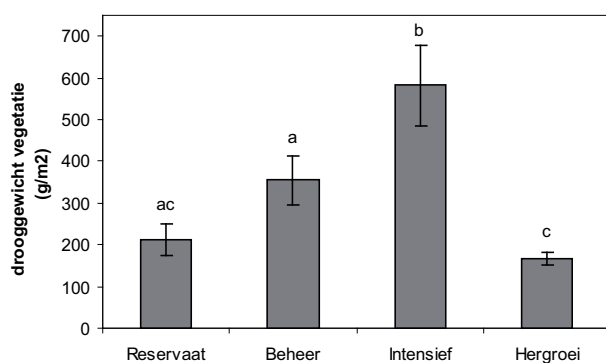
Dagnummer	1	2	3	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Tot
Beheer	x	x	x	0	x	x	x	0	x	x	x	x	x	x	0	x	13
Hergroei	x	x	x	x	x	0	x	x	x	x	x	x	0	x	x	x	14
Intensief	x	x	x	x	x	x	0	x	x	x	x	x	0	x	x	0	13
Reservaat	x	x	x	x	x	x	x	x	0	0	x	x	x	x	0	x	13

Tabel 4.2. De verdeling van de experiment-dagen over waarnemers en graslandtypen.

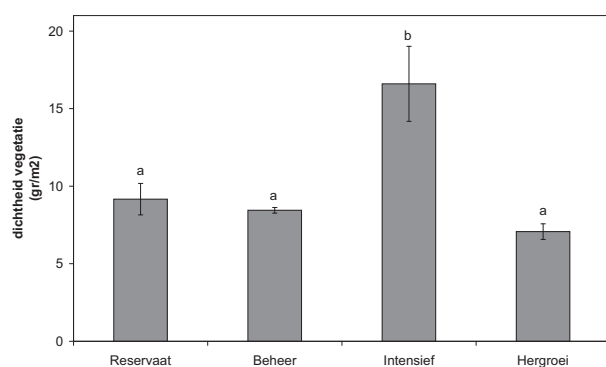
Waarnemer	Cors Onnes	Marieke Vriezekolk	Marten Sikkema	Maja Roodbergen	Frank Majoor
Beheer	4	5	3	1	0
Hergroei	3	5	4	1	1
Intensief	4	2	3	2	2
Reservaat	5	3	2	2	1



Figuur 4.4. De vegetatiestructuur (vegetatiehoogte waarop 50% bedekking wordt bereikt) per graslandtype, in de periode 19 mei - 4 juni. Weergegeven zijn de gemiddelden met standaardfout. Met letters is aangegeven welke gemiddelden significant van elkaar verschillen ($p < 0,05$, lineaire regressie).



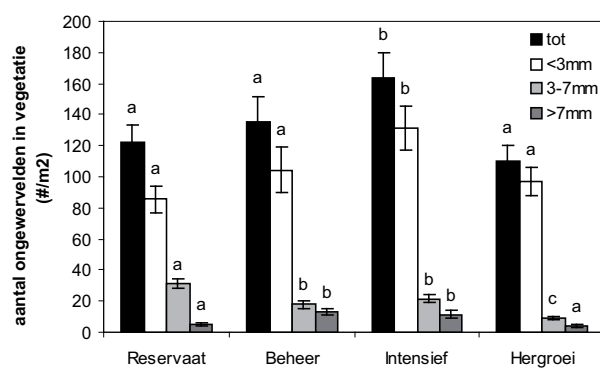
Figuur 4.5. Het drooggewicht van de vegetatie per graslandtype, in de periode 19 mei - 4 juni. Weergegeven zijn de gemiddelden met standaardfout. Met letters is aangegeven welke gemiddelden significant van elkaar verschillen ($p < 0,05$, lineaire regressie).



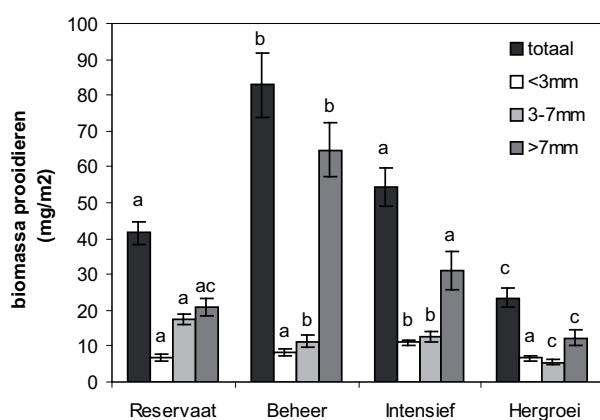
Figuur 4.6. De vegetatiedichtheid (in gram per m) per graslandtype, in de periode 19 mei - 4 juni. Weergegeven zijn de gemiddelden met standaardfout. Met letters is aangegeven welke gemiddelden significant van elkaar verschillen ($p < 0,05$, lineaire regressie).

Vegetatiebewonende ongewervelden

Het totaal aantal ongewervelden in de vegetatie en het aantal ongewervelden $< 3\text{mm}$ was het grootst in het intensieve perceel (fig. 4.7). In alle graslandtypen



Figuur 4.7. Gemiddeld aantal ongewervelden in de vegetatie (#/m²) per grootteklasse en per graslandtype. Met letters is weergegeven welke graslandtypen significant van elkaar verschillen ($p < 0,05$, GLM met QuasiPoisson en log-link).



Figuur 4.8. De totale biomassa van ongewervelden in de vegetatie per grootteklasse en per graslandtype. Met letters is weergegeven welke graslandtypen significant van elkaar verschillen ($p < 0,05$, lineaire regressie).

waren de meeste prooidieren kleiner dan 3mm (Reservaat 71%, Beheer 78%, Intensief 81% en Hergroei 88%). In de grootteklasse 3-7 mm nam het aantal prooidieren toe in de volgorde Hergroei $<$ Beheer = Intensief $<$ Reservaat. De aantallen grootste prooidieren ($> 7\text{mm}$) waren in Beheer en Intensief significant hoger dan in Reservaat en Hergroei.

De gemiddelde totale biomassa van prooidieren was met 83 mg/m² verreweg het grootst op Beheer en met 23 mg/m² het kleinst op Hergroei (fig. 4.8). Intensief (54 mg/m²) en Reservaat (42 mg/m²) lagen hier tussenin. Deze verschillen werden vooral veroorzaakt door de grote prooidieren ($> 7\text{mm}$), die ondanks hun kleine aandeel in aantallen het meest bijdroegen in gewicht. Ook wat biomassa betreft was het aanbod van middelgrote prooidieren het grootst op Reservaat en het kleinst op Hergroei, met Beheer en Intensief er tussenin. De biomassa aan kleine prooidieren was het grootst op Intensief en verschilde niet tussen de andere drie percelen. Dit

Tabel 4.3. Aantallen prooidieren in de vegetatie per orde per graslandtype met tussen haakjes de standaardfouten. Met letters is aangegeven welke waarden significant verschilden tussen graslandtypen.

Orde	Reservaat	Beheer	Intensief	Hergroei
<i>Diptera</i> (Muggen en Vliegen)	88,8 (5,52) ^a	103,1 (7,75) ^a	130,5 (5,50) ^b	95,0 (6,17) ^a
<i>Coleoptera</i> (Kevers)	1,6 (0,27) ^a	4,3 (0,36) ^b	3,0 (0,28) ^c	2,1 (0,28) ^{ac}
<i>Hymenoptera</i> (Vliesvleugeligen)	15,4 (1,76) ^a	14,6 (1,45) ^a	14,4 (1,10) ^a	4,6 (0,38) ^b
<i>Hemiptera</i> (Halfvleugeligen)	1,9 (0,27) ^a	2,1 (0,31) ^a	3,4 (0,44) ^b	0,9 (0,20) ^c
<i>Araneae</i> (Spinnen)	4,1 (0,70) ^a	1,3 (0,18) ^b	1,1 (0,18) ^b	0,5 (0,10) ^b
Rest	1,8 (0,43)	2,9 (0,36)	6,6 (1,38)	3,3 (0,40)

betekent dat prooidieren gemiddeld het grootst (en zwaarst) waren op het beheerperceel (0,61 mg), dan op Reservaat en Intensief (0,34 en 0,33 mg) en het kleinst op Hergroei (0,21 mg).

Het totale aantal prooidieren en het aantal <3mm en 3-7mm nam op de vier graslandtypen toe in de loop van het experiment ($n=55$, $p_{\text{dagnummer}} < 0,001$ voor totaal aantal prooidieren en prooidieren <3mm, $p_{\text{dagnummer}} = 0,01$ voor prooidieren 3-7mm). Dit geldt echter niet voor de prooidieren >7mm ($p_{\text{dagnummer}} = 0,757$). Bij geen van de categorieën was de interactie tussen graslandtype en dagnummer significant. In tegenstelling tot de resultaten bij aantallen prooidieren was het effect van Dagnummer op de biomassa aan prooidieren niet significant, behalve bij prooidieren <3mm, die toenam met dagnummer ($p_{\text{dagnummer}} < 0,001$).

De in aantal verreweg grootste groep arthropoden waren de *Diptera* (78-89% van alle arthropoden, tabel 4.3). Verder kwamen alleen de *Hymenoptera* boven 5% uit (4-13%), de overige groepen waren op alle percelen in slechts kleine aantallen aanwezig. De grootste aantallen *Diptera* en *Hemiptera* werden aangetroffen op het intensieve perceel. Het beheerperceel had de grootste aantallen *Coleoptera* en het reservaatperceel de grootste aantallen *Araneae*. Hergroei had van de meeste ordes de laagste aantallen.

4.3.2. Dieet van de kuikens

Tabel 4.4 laat zien dat *Diptera* (Muggen en Vliegen) in vrijwel alle faecesmonsters werden aangetroffen (presentie 95-100%). De belangrijkste families waren Langpootmuggen, Dansmuggen, Rouwvliegen, Dansvliegen, Langpootvliegen, Halmvliegen en Strontvliegen. De meeste faecesmonsters bevatten ook deeltjes van Kevers (presentie 74-93%), met als belangrijkste families de Snuitkevers, Kniptorren, Loopkevers, Mestkevers en Kortschildkevers. De presentie van keverdeeltjes in faecesmonsters van kuikens uit Hergroei was significant lager dan die in de overige drie typen. Van de andere soortengroepen werden veel Vliesvleugeligen (presentie 45-64%), larven van Bladwespen (Beheer: 64%, Reservaat

en Intensief: 21-29%, Hergroei: 5%) en Spinnen (16-24%) gegeten. Tot slot werden in Beheer en in mindere mate in Intensief ook veel larven van Langpootmuggen (presentie resp. 27 en 16%), van overige *Diptera* (presentie resp. 16 en 11%) en van Kevers (presentie resp. 16 en 13%) gegeten. In Hergroei werden relatief veel regenwormen gegeten. De prooien met de hoogste presentie vielen in de 2^{de} en 3^{de} grootteklassen, dus waren alle groter dan 2mm.

Verder is de hoge presentie van zaden opvallend, vooral in Intensief en Hergroei. Aangezien de zaden nog grotendeels heel waren lijkt het erop dat deze niet worden verteerd en dus mogelijk slechts dienen voor het vermalen van voedsel, of ten onrechte worden aangezien voor prooien, hoewel dit laatste onwaarschijnlijk lijkt bij oudere, meer ervaren kuikens.

4.3.3. Ongewervelden in relatie tot vegetatiekenmerken

Uit de toetsen van het effect van '50%-hoogte' en vegetatiedichtheid op aantallen prooidieren blijkt vooral de '50%-hoogte' van belang te zijn (tabel 4.5). In alle gevallen behalve bij grootteklasse 3-7 mm was de relatie positief; hoe hoger de vegetatie (de hoogte met 50% doorzicht), hoe meer prooidieren. Het effect van vegetatiedichtheid is niet significant. Bij de biomassa van prooidieren is de relatie met '50%-hoogte' minder eenduidig (tabel 4.6). De totale biomassa en de biomassa van prooidieren >7 mm vertonen net als de aantallen prooidieren een positieve relatie met '50%-hoogte'. Bij de biomassa van kleine prooien is de interactie tussen '50%-hoogte' en vegetatiedichtheid significant, maar de effecten zijn zeer klein. De biomassa prooidieren van 3-7 mm wordt niet verklaard door vegetatiekenmerken.

4.3.4. Groeisnelheid kuikens

Het model waarbij graslandtype als *fixed factor* is meegenomen liet zien dat de groeisnelheid van kuikens over de experimentele dagen significant verschilde tussen de vier graslandtypen (fig. 4.9 en

Tabel 4.4. Presentie (in percentage van faecesmonsters) van verschillende arthropodengroepen per graslandtype. Met letters zijn significante verschillen tussen graslandtypen weergegeven. Ter vergelijking zijn in de laatste kolom de presentiegetallen per soortgroep weergegeven, zoals aangetroffen in faeces van gruttokuikens door Beintema et al. (1991). Grootteklasse 1: taxon waarin de meest algemene soorten een grootte hebben tussen 0-4mm, 2: 2-6mm, 3: 4-20mm, of groter (grotendeels overgenomen uit: Beintema et al., 1991).

Orde/groep	Suborde/familie	Grootte-klasse	Reservaat (n=42)	Beheer (n=45)	Intensief (n=45)	Hergroei (n=42)	Beintema (n=144)
Diptera (Muggen en Vliegen)	<i>Tipulidae</i> (Langpootmuggen)	3	45	60	64	50	42
	<i>Chironomidae</i> (Dansmuggen)	2	50 ^{ab}	53 ^{ab}	69 ^a	31 ^b	58
	<i>Anisopodidae</i> (Venstermuggen)	3	5	0	7	7	83
	<i>Bibionidae</i> (Rouwvliegen)	2-3	19	27	27	36	
	<i>Psychodidae</i> (Motmuggen)	1	2	0	0	0	
	<i>Mycetophilidae</i> (Paddenstoelmuggen)	1	0	2	0	2	
	<i>Ptygopteridae</i> (Glansmuggen)	3	2	0	4	0	
	<i>Sciaridae</i> (Rouwmuggen)	2	2	7	2	0	
	<i>Nematocera</i> (Muggen) overig		10	24	11	14	
	<i>Empididae</i> (Dansvliegen)	2	55 ^a	40 ^{ab}	24 ^b	24 ^b	
	<i>Dolichopodidae</i> (Langpootvliegen)	2	36	11	24	24	42
	<i>Agromyzidae</i> (Mineervliegen)	1	2	2	2	2	
	<i>Ephydridae</i> (Oevervliegen)	2	0	2	2	0	
	<i>Chloropidae</i> (Halmvliegen)	2	38	38	33	26	7
	<i>Muscidae</i> (Huisvliegen)	3	29	13	13	12	40
	<i>Scatophagidae</i> (Strontvliegen)	3	71 ^a	36 ^b	51 ^{ab}	50 ^{ab}	73
	<i>Opomyzidae</i> (Weidevliegen)	2	26	9	24	17	
	<i>Syrphidae</i> (Zweefvliegen)	3	0	4	2	0	
	<i>Brachycera/Cyclorrapha</i> (Vliegen) overig		12	20	11	10	

vervolg tabel 4.4

Orde/groep	Suborde/familie	Grootte-klasse	Reservaat (n=42)	Beheer (n=45)	Intensief (n=45)	Hergroei (n=42)	Beintema (n=144)
Diptera totaal			100	100	98	95	
Coleoptera (Kevers)	<i>Staphylinidae</i> (Kortschildkevers)	3	26	29	16	17	7
	<i>Curculionidae</i> (Snuitkevers)	3	86 ^a	84 ^a	62 ^b	45 ^b	66
	<i>Coccinellidae</i> (Lieveheersbeestjes)	3	0	4	2	0	
	<i>Elateridae</i> (Knipitorren)	3	14 ^a	60 ^b	38 ^{bc}	24 ^{ac}	29
	<i>Carabidae</i> (Loopkevers)	3	50	47	29	43	22
	<i>Scarabaeidae</i> (Mestkevers)	3	26 ^a	7 ^b	20 ^{ab}	29 ^a	18
Coleoptera totaal		3	93 ^a	93 ^{ab}	82 ^{ab}	74 ^b	87
Hymenoptera (Vliesvleugeligen)		2	60	64	56	45	78
Hemiptera (Halfvleugeligen)		1-3	7 ^a	29 ^b	2 ^a	7 ^a	6-9
Araneida (Spinnen)		3	24	20	16	19	10
Gastropoda (Slakken)		3	2	0	2	5	17
Lumbricidae (Regenwormen)		3	0 ^{ab}	2 ^{bc}	4 ^{bc}	14 ^a	13
Neuroptera (Netvleugeligen)		3	7	0	2	2	8
Larve Tipulidae (Langpootmuggen)			2 ^a	27 ^b	16 ^{bc}	7 ^{ac}	4
Larve overige Diptera (Muggen en Vliegen)			2 ^a	16 ^b	11 ^{ab}	5 ^a	6-7
Larve Coleoptera (Kevers)			2	16	13	7	2
Larve Tenthredinidae (Bladwespen)			21 ^a	64 ^b	29 ^a	5 ^c	34
Larve Lepidoptera (Vlinders)			5	2	7	7	
Larve overig			10	13	4	12	
Steentjes			7	4	0	2	
Zaden			67 ^a	84 ^b	100 ^{ab}	95 ^b	13

tabel 4.7). Kuikens namen het meeste toe in gewicht op het beheerperceel, met gemiddeld iets minder dan 0.3 gram per uur (fig. 4.9). Ten opzichte hiervan bedroeg de gewichtstoename op het intensieve perceel ongeveer de helft en op het reservaatperceel ongeveer een derde. Op de twee hergroeiperceelen namen de kuikens gemiddeld zelfs af in gewicht, met

0.24 gram per uur. De groei tijdens de experimenten nam aanvankelijk toe met de leeftijd, tot een leeftijd van 17 dagen, waarna deze weer afnam. De groei was negatief gecorreleerd met de conditie van kuikens: kuikens in een goede conditie namen minder toe in gewicht dan kuikens met een relatief slechte conditie (tabel 4.7).

Tabel 4.5. Resultaten van modellen voor de relatie tussen arthropodendichtheid en vegetatiekenmerken (GLMM, quasiPoisson met log-link, random model: Dagnummer als factor + Perceel), met als responsvariabelen de aantallen prooidieren in verschillende grootteklassen. Weergegeven zijn de estimates met tussen haakjes de se's.

Responsvariabele	Totaal aantal prooidieren	Aantal prooidieren <3mm	Aantal prooidieren 3-7mm	Aantal prooidieren >7mm
Constante	4,88 (0,10)	2,81 (0,24)	3,03 (0,19)	1,95 (0,22)
'50%-hoogte'	0,021*** (0,004)	0,020*** (0,009)	-0,006* (0,014)	0,041*** (0,009)

* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$ en *** $p \leq 0.001$.

Tabel 4.6. Resultaten van modellen voor de relatie tussen arthropodendichtheid en vegetatiekenmerken (REML, random model: Dagnummer als factor + Perceel), met als responsvariabelen de gewichten van prooidieren in verschillende grootteklassen. Weergegeven zijn de estimates met tussen haakjes de se's.

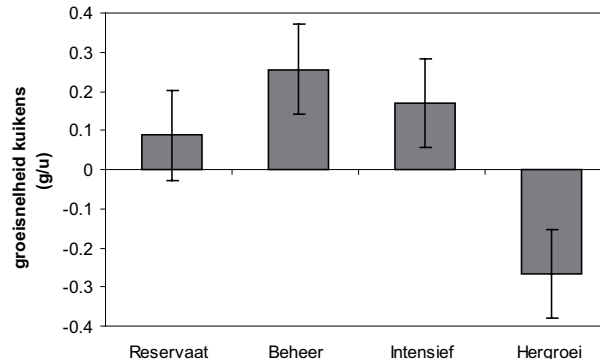
Responsvariabele	Totale biomassa prooidieren	Biomassa prooidieren <3mm	Biomassa prooidieren 3-7mm	Biomassa prooidieren >7mm
Constante	0,05 (0,01)	0,01 (0,001)	Ns	0,03 (0,01)
'50%-hoogte'	0,0014*** (0,0004)	0,00002 (0,00007)		0,001** (0,0004)
Vegetatiedichtheid		0,0004 (0,0002)		
'50%-hoogte'. Vegetatiedichtheid		-0,00006* (0,00003)		

* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$ en *** $p \leq 0.001$.

De conditie van kuikens nam toe met de leeftijd en/of datum (All subsets regression met normale verdeling, $F_{1,236} = 432,23$, $p < 0,001$). Door collineariteit kon er geen onderscheid worden gemaakt tussen deze twee verklarende variabelen.

Wanneer niet het graslandtype, maar de gemeten graslandkenmerken in het model voor kuikengroei worden gebruikt als verklarende variabelen, blijven Leeftijd en Leeftijd², Conditie, Aantal prooidieren >7 mm en '50%-hoogte' als significante variabelen over (tabel 4.8). Wanneer voor de arthropodendichtheid het totaal aantal prooidieren in de vegetatie of de biomassa van de prooidieren in de verschillende grootteklassen werden gebruikt in plaats van het aantal >7mm dan was het effect van arthropodendichtheid niet significant. Het model met aantallen prooidieren in de grootteklasse >3mm wilde niet convergeren.

Ook nu neemt de kuikengroei aanvankelijk toe met de leeftijd, tot een leeftijd van ongeveer 17 dagen, om vervolgens weer af te nemen (fig. 4.10) en is deze negatief gecorreleerd met conditie (fig. 4.11). De kuikengroei neemt toe naarmate er meer prooidieren >7mm in de vegetatie aanwezig zijn (fig. 4.12) en naarmate de '50%-hoogte' groter is (fig. 4.13).



Figuur 4.9. De voorspelde gemiddelde groei van kuikens op verschillende graslandtypen, met de standaardfouten van de voorspelde waarden.

4.3.5. Foerageersucces

De meeste foerageerprotocollen werden gemaakt in Hergroei (635) en Reservaat (592), de minste in Beheer (182) en Intensief (362) (fig. 4.14). Dit heeft vooral te maken met de zichtbaarheid van de kuikens in de verschillende graslandtypen.

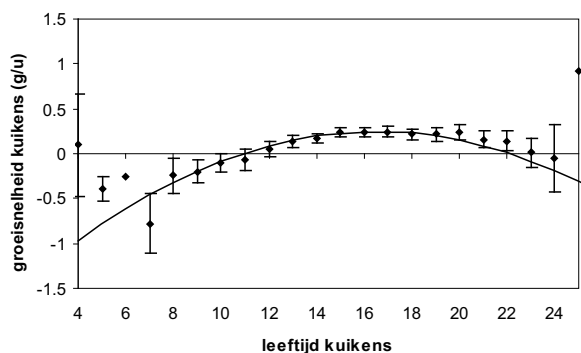
Het model waarbij graslandtype is meegenomen als verklarende variabele laat zien dat het foerageersucces van kuikens toeneemt met de leeftijd, maar dat deze toename verschilt per graslandtype (tabel 4.9, fig. 4.15). Het foerageersucces is gemiddeld het hoogst op het reservaatperceel en neemt hier aanvankelijk het snelst toe met de leeftijd, maar bereikt bij een

Tabel 4.7. Resultaten van de REML analyse met kuikengroei (gewichtsverschil per uur) als responsvariabele. Weergegeven zijn de variantie componenten en parameter estimates uit het beste model met de standaardfouten, de Wald statistics met de bijbehorende vrijheidsgraden en de overschrijdingskansen (p-waarden: F pr.).

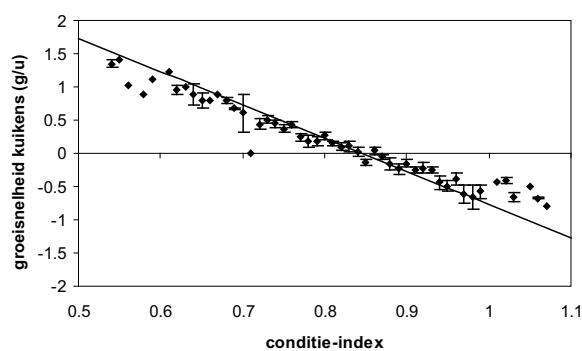
Random term		component	s.e.				
Dagnummer (factor)		0.008	0.009				
Kuiken		0.158	0.069				
Kuiken.leeftijd		0.006	0.002				
Fixed term		estimate	s.e.	F statistic	n.d.f.	d.d.f.	F pr
Constante		0.256	0.114				
Leeftijd		0.407	0.056	61.51	1	32.9	<0.001
Leeftijd ²		-0.012	0.002	77.08	1	26.4	<0.001
Conditie		-6.673	0.765	73.5	1	123.4	<0.001
Graslandtype	Beheer	0		15.06	3	197	<0.001
	Hergroei	-0.522					
	Intensief	-0.085					
	Reservaat	-0.169					

Tabel 4.8. Resultaten van de REML analyses met kuikengroei (gewichtsverschil per uur) als responsvariabele. Weergegeven zijn de variantie componenten en parameter estimates uit het model met de standaardfouten, de Wald statistics met de bijbehorende vrijheidsgraden en de overschrijdingskansen (p-waarden: F pr.).

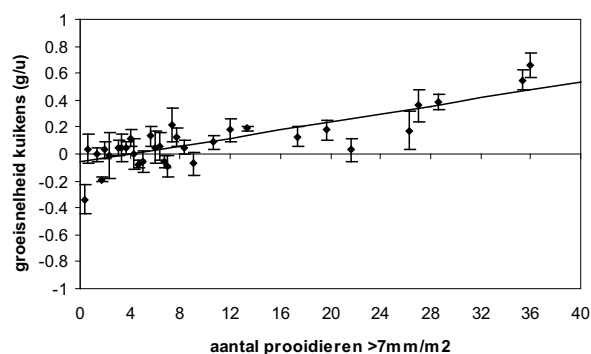
Random term		component	s.e.				
Graslandtype		0.0113	0.0137				
Dagnummer (factor)		-0.0031	0.0054				
Kuiken		0.0605	0.0342				
Kuiken.leeftijd		0.0045	0.002				
Fixed term		estimate	s.e.	F statistic	n.d.f.	d.d.f.	F pr
Constante		0.063	0.082				
Leeftijd		0.258	0.052	30.24	1	25.7	<0.001
Leeftijd ²		-0.008	0.002	38.12	1	21.2	<0.001
Conditie		-5.026	0.680	51.61	1	47.8	<0.001
Aantal ongewervelden >7mm		0.015	0.005	9.99	1	20.8	0.004
'50%-hoogte'		0.013	0.005	6.85	1	9.2	0.031



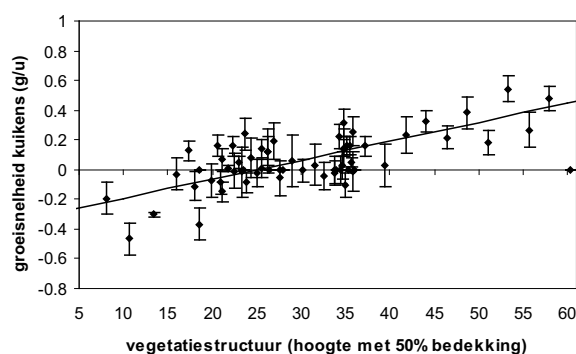
Figuur 4.10. De relatie tussen kuikengroei en leeftijd. Weergegeven zijn de predicties van het model (doorgetrokken lijn) en de gemiddelde kuikengroei per leeftijd met standaardfouten, gecorrigeerd voor de andere variabelen uit het model.



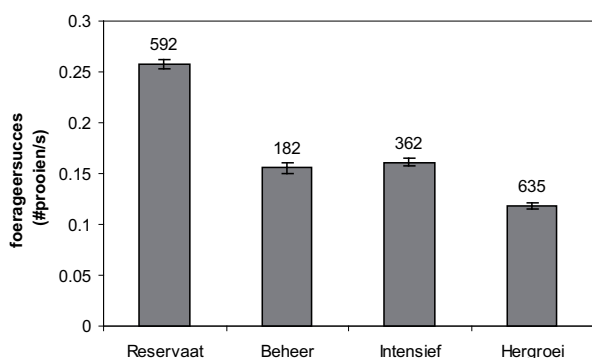
Figuur 4.11. De relatie tussen kuikengroei en conditie. Weergegeven zijn de predicties van het model (doorgetrokken lijn) en de gemiddelde kuikengroei per conditie (afgerond op 2 decimalen) met standaardfouten, gecorrigeerd voor de andere variabelen uit het model.



Figuur 4.12. De relatie tussen de groeisnelheid van kuikens en het aantal prooidieren in de vegetatie >7mm. Weergegeven zijn de predicties van het model (doorgetrokken lijn) en de gemiddelde kuikengroei per aantal prooidieren >7mm met standaardfouten.



Figuur 4.13. De relatie tussen kuikengroei en de '50%-hoogte'. Weergegeven zijn de predicties van het model (doorgetrokken lijn) en de gemiddelde kuikengroei per waarde voor '50%-hoogte' met standaardfouten, gecorrigeerd voor de andere variabelen uit het model.

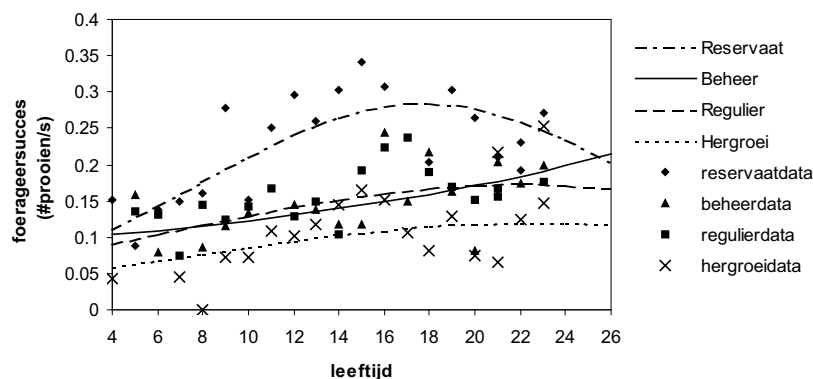


Figuur 4.14. Foerageersucces (aantal gevangen prooien per seconde) per graslandtype. Weergegeven zijn de gemiddelde waarden met standaardfouten, met erboven het aantal foerageerprotocollen waarop de waarden gebaseerd zijn.

Tabel 4.9. Resultaten van de GLMM met foerageersucces (#prooien/s) als responsvariabele. Weergegeven zijn de variantie componenten en parameter estimates uit het model met de standaardfouten, de Wald statistics met de bijbehorende vrijheidsgraden en de overschrijdingskansen (p -waarden: F pr.). Wanneer een interactieterm significant is worden in Genstat geen Wald statistics of p -waarden gegeven van de hoofdeffecten.

Random term		component	s.e.				
Dagnummer (factor)		0.0435	0.0177				
Waarnemer		0.0041	0.0036				
Kuiken		0.0070	0.0033				
Kuiken.Leeftijd		0.0005	0.0002				
Fixed term		estimate	s.e.	Wald statistic	n.d.f.	d.d.f.	F pr
Constante		-1.9100	0.0747				
Tijdstip protocol		-7.1750	1.4948	23.04	1	1727.4	<0.001
Tijdstip protocol ²		6.8060	1.5868	18.39	1	1727.1	<0.001
Graslandtype	Beheer	0.0000					
	Hergroei	-0.3478					
	Intensief	0.0404					
	Reservaat	0.5380					
Leeftijd		0.0254	0.0584				
Leeftijd ²		0.0003	0.0019				
Graslandtype.Leeftijd	Beheer	0.0000		11.41	3	1539	0.01
	Hergroei	0.0684					
	Intensief	0.0635					
	Reservaat	0.1529					
Graslandtype.Leeftijd ²	Beheer	0.0000		12.5	3	1547.7	0.006
	Hergroei	-0.0023					
	Intensief	-0.0023					
	Reservaat	-0.0053					

Figuur 4.15. Verloop van het foerageersucces (#prooien/s) met de leeftijd op de vier graslandtypen Reservaat, Beheer, Intensief en Hergroei. De punten zijn gemiddelden per graslandtype en leeftijd.



Tabel 4.10. Resultaten van de GLMM met foerageersucces (#prooien/s) als responsvariabele en (o.a.) biomassa aan prooidieren in de vegetatie als verklarende variabele. Weergegeven zijn de variantie componenten en parameter estimates uit het model met de standaardfouten, de F-statistics met de bijbehorende vrijheidsgraden en de overschrijdingskansen (p-waarden: F pr).

Random term	component	s.e.				
Graslandtype	0.219	0.157				
Dagnummer (factor)	0.073	0.032				
Waarnemer	0.024	0.019				
Kuiken	0.007	0.004				
Kuiken.Leeftijd	0.000	0.000				
Fixed term	estimate	s.e.	F statistic	n.d.f.	d.d.f.	F pr
Constante	-1.917	0.234				
Tijdstip protocol	-6.105	1.582	14.89	1	1512.1	<0.001
Tijdstip protocol ²	5.691	1.677	11.52	1	1512.6	<0.001
Leeftijd	0.127	0.047	7.2	1	29.4	0.012
Leeftijd ²	-0.003	0.001	5.06	1	29.2	0.032
'50%-hoogte'	0.015	0.005	10.07	1	1084.7	0.002
Biomassa prooidieren in vegetatie	-5.111	1.367	13.99	1	1204.8	<0.001

leeftijd rond 18 dagen een maximum en neemt daarna weer af. Op de andere graslandtypen neemt het foerageersucces licht toe tot een leeftijd van ongeveer 18 dagen, waarna het bij Hergroei en Intensief min of meer constant blijft, maar bij Beheer blijft toenemen. Verder bleken kuikens 's ochtends het meest succesvol en nam het foerageersucces af tot een minimum rond de middag (12-13u), waarna het weer licht toe begon te nemen. De conditie van de kuikens was niet van invloed op het foerageersucces.

Wanneer niet het graslandtype, maar de graslandkenmerken in het model voor foerageersucces worden meegenomen, zijn de resultaten verschillend, afhankelijk van welke maat voor het prooiaanbod wordt gebruikt. Bij alle modellen blijven het tijdstip van het foerageerprotocol en het tijdstip in het kwadraat als significante variabelen in het model ($p < 0,001$). Het foerageersucces bereikt in alle gevallen een minimum tussen 12 en 13u.

Wanneer het totale aantal prooidieren in de vegetatie in het model wordt meegenomen, blijven als overige

significante variabelen over de interactie tussen het totaal aantal prooidieren en de kwadratische functie van leeftijd ($p_{\text{prooien.leeftijd}} = 0,005$ en $p_{\text{prooien.leeftijd}^2} = 0,005$) en de interactie tussen de vegetatiedichtheid en de kwadratische functie van leeftijd ($p_{\text{vegetatiedichtheid.leeftijd}} = 0,039$ en $p_{\text{vegetatiedichtheid.leeftijd}^2} = 0,029$). Het foerageersucces is op een leeftijd tussen de 13 en 19 dagen min of meer stabiel rond de 0.15 prooien/sec, onafhankelijk van de prooidichtheid. Op zowel jongere als oudere leeftijd neemt het foerageersucces toe met het aantal prooidieren in de vegetatie. Tot slot neemt het foerageersucces af met vegetatiedichtheid. Deze afname is het sterkst op jonge leeftijd, iets minder sterk rond een leeftijd van twee weken en weer wat sterker op oudere leeftijden.

Wanneer voor het prooiaanbod alleen aantallen prooidieren > 3 mm worden genomen, dan blijkt deze variabele niet significant en blijven naast tijdstip en tijdstip² alleen de kwadratische functie van leeftijd ($p_{\text{leeftijd}} = 0,005$ en $p_{\text{leeftijd}^2} = 0,016$) en de '50%-hoogte' van de vegetatie over ($p < 0,001$). Het foerageersucces bereikt zijn maximum (0,16 prooien/sec) op een

leeftijd van ongeveer 19 dagen en neemt daarna weer af. De '50%-hoogte' van de vegetatie heeft een positief effect op het foerageersucces.

Wanneer alleen het aantal prooidieren >7 mm in het model wordt meegenomen blijft naast tijdstip en tijdstip² alleen de interactie tussen het aantal prooidieren >7 mm en de kwadratische functie van leeftijd over ($p_{\text{prooien}>7\text{mm}, \text{leeftijd}}=0.005$ en $p_{\text{prooien}>7\text{mm}, \text{leeftijd}^2}=0.007$).

Wanneer tot slot de biomassa van prooidieren in de drie grootteklassen wordt meegenomen is met alle grootteklassen het eindmodel hetzelfde: tijdstip en tijdstip², leeftijd en leeftijd², '50%-hoogte' en gewicht aan prooidieren. De estimates en p-waarden van het model met de biomassa van alle prooidieren zijn gegeven in tabel 4.10. Ook bij dit model wordt het maximale foerageersucces (0.16 prooien/sec) behaald bij een leeftijd van ongeveer 19 dagen. De '50%-hoogte' heeft een positief effect op foerageersucces: het foerageersucces neemt toe van ongeveer 0,1 prooien/sec bij '50%-hoogte' van 0 cm, tot ongeveer 0,25 prooien/sec bij '50%-hoogte' van 60cm. Het foerageersucces neemt af met de totale biomassa aan prooidieren, van ongeveer 0,18 prooien/sec bij een totale biomassa van 8 mg, tot ongeveer 0,08 prooien/sec bij een totale biomassa van 160 mg.

4.4. Discussie

4.4.1. Kuikengroei

De groeisnelheid van kuikens nam toe met het aantal grote prooidieren in de vegetatie, niet met het totale aantal prooidieren. Dit suggereert dat alleen grotere prooien genoeg energie opleveren om te groeien, wat in lijn is met gegevens over energieverbruik en tijdbesteding van vrijlevende gruttokuikens. Met het gemiddelde foerageersucces per graslandtype (fig. 4.14) kan uit Schekkerman & Boele (2009) worden afgeleid welke gemiddelde grootte gegeten prooien minimaal moeten hebben om genoeg energie te leveren voor vrijlevende kuikens om aan hun dagelijkse energiebehoefte (inclusief groei) te voorzien. Deze minimale gemiddelde groottes liggen tussen 3-6.5 mm (Reservaat) en 4-9 mm (Hergoei), afhankelijk van de leeftijd van de kuikens. In de door ons gehanteerde grootteklasse 3-7 mm zullen de meeste prooidieren tegen de ondergrens van 3 mm aan liggen. Het is daarom niet verwonderlijk dat volgens onze analyses alleen de beschikbaarheid van grotere prooidieren (>7 mm) een positieve invloed had op de groeisnelheid van kuikens tijdens de foerageerexperimenten.

De groei tijdens de experimenten nam aanvankelijk toe met de leeftijd, tot een leeftijd van 17 dagen, waarna deze weer afnam. Volgens Beintema *et al.*

(1995) bleef de groei bij wilde kuikens toenemen, hoewel de groei op oudere leeftijd afvlakte. Dat was ook het geval bij de totale dagelijkse groei. Blijkbaar namen oudere kuikens tijdens het experiment af in gewicht, maar werd dit in de ren tot op zekere hoogte gecompenseerd. De gemiddelde conditie van de kuikens was 0,82; de kuikens waren dus in een slechtere conditie dan de kuikens uit het onderzoek van Beintema & Visser (1989), ondanks het *ad libitum* voedsel in de ren. Dit zou deels te maken kunnen hebben met de slechte weersomstandigheden aan het begin van het experiment. Het gemiddelde blijft echter laag (0,85) na weglating van kuikens jonger dan 10 dagen. Wel nam de gemiddelde conditie van de kuikens toe met de leeftijd. Andere mogelijke verklaringen zijn dat Chickstarter geen optimaal voedsel is voor gruttokuikens, of dat de kuikens gestresst waren door de experimentele omstandigheden en door het dagelijkse hanteren. De kuikengroei nam af naarmate kuikens een betere conditie hadden. Dit zou kunnen betekenen dat kuikens in goede conditie minder voedsel opnemen dan kuikens in een slechte conditie, ofwel door minder tijd aan foerageren te besteden, ofwel door minder intensief te foerageren. Hier hebben wij echter geen aanwijzingen voor gevonden. Er werd geen relatie gevonden tussen conditie en fractie van de tijd die foeragerend werd doorgebracht, noch tussen conditie en foerageersucces. Ook Schekkerman en Boele (2009) vonden geen significant effect van conditie op foerageersucces. Een andere mogelijkheid is dat kuikens in goede conditie meer van de verkregen energie gebruiken voor functionele ontwikkeling ('maturation'), in plaats van de aanleg van nieuwe weefsels die tot uitdrukking komt in een gewichtstoename. In de literatuur werden hierdoor echter slecht kleine verschillen in groeisnelheid verklaard (*litref*). Opvallend is ook dat kuikens pas in gewicht toenamen bij een conditie lager dan 0,85. Kuikens in een normale conditie (index=1) namen dus gemiddeld af in gewicht.

De kuikengroei werd positief beïnvloed door de '50%-hoogte'. Dit is opmerkelijk, aangezien het aantal prooidieren >7 mm in de vegetatie ook als zelfstandige variabele in het model zat en het positieve effect van '50%-hoogte' dus niet te verklaren lijkt door de gevonden relatie tussen '50%-hoogte' en (grote) prooidieren (tabel 4.5). Mogelijk wordt echter de vangstefficiëntie van de foto-electorvallen mede beïnvloed door de weersomstandigheden en de '50%-hoogte' zelf en is de '50%-hoogte' een betere voorspeller voor het werkelijke aantal voor groei relevante prooidieren in de vegetatie dan de foto-electorvangsten. In ander onderzoek waar foto-electorvallen werden gebruikt (Schekkerman & Beintema, 2007, Kleijn *et al.*, 2009) bleven de vallen een week staan, in dit onderzoek slechts 24 uur. Deze relatief korte duur kan van invloed zijn op de effectiviteit van de vangstmethode en de invloed daarop van het weer

en de ‘50%-hoogte’, vooral voor soorten die zich op de bodem of laag in de vegetatie bevinden, of die minder mobiel zijn. Mogelijk bevatten vegetaties met een hogere 50%-vegetatiehoogte laag in de vegetatie meer larven door een hogere vochtigheidsgraad. Tot slot is denkbaar dat kuikens meer tijd foeragerend doorbrengen in hogere vegetaties, doordat ze zich veiliger voelen en minder hoeven op te letten. In onze analyses was deze mogelijkheid niet goed te verifiëren doordat kuikens minder goed zichtbaar waren in hogere vegetaties en hier dus vaker het gedrag onbekend bleef.

Een direct positief effect van hoge ‘50%-hoogte’ op kuikengroei is moeilijk te verklaren. De 50%-vegetatiehoogte die hier als maat gebruikt is voor vegetatiestructuur wordt bepaald door zowel de hoogte van de vegetatie als de verticale verdeling ervan. Zo zal een hoge ijle vegetatie een vergelijkbare waarde voor de 50%-vegetatiehoogte geven als een kortere dichtere vegetatie. Welke van de twee (hoogte of verticale verdeling) belangrijk is voor gruttokuikens blijft nu onduidelijk. Op het voor kuikengroei meest gunstige perceel (Beheer) werd de hoge 50%-vegetatiehoogte echter vooral veroorzaakt door de hoge vegetatie. Bovendien bleek uit eerder onderzoek dat lang (ongemaaid) gras een positief effect heeft op weidevogels. Schekkerman *et al.* (2005) toonden aan dat gruttokuikens een hogere overleving hadden op ongemaaide percelen dan op percelen met kort gras (beweid/gemaaid/hergroei) en dat de kuikenoverleving positief gerelateerd was aan het percentage kuikenland (ongemaaid gras + vluchtstroken + stalvoeding + hergroei) in een gebied. Volgens Van ‘t Veer *et al.* (2008) bevatten goede weidevogelgebieden (gebieden welke in 1999 meer dan 75 broedparen weidevogels per 100 ha bezaten) in Noord-Holland slechts een beperkt aandeel vroeg gemaaid grasland. Ook vonden zij dat gebieden met een groot aandeel lang gras en weiland doorgaans een stabiele populatie bevatten. Door ook de biomassa van de vegetatie te bepalen werd getracht een afzonderlijke maat voor de vegetatiedichtheid te verkrijgen. Deze variabele bleek niet van invloed op foerageersucces of kuikengroei, maar ook deze maat wordt bepaald door zowel de hoogte als de verticale verdeling van de vegetatie, naast biomassa.

Het is goed mogelijk dat de drie variabelen die hier gebruikt zijn om de vegetatie te beschrijven geen goede weerspiegeling geven van hoe kuikens de vegetatie ‘ervaren’. De doordringbaarheid van de vegetatie lijkt hier van belang, maar ook de ruimtelijke variatie in vegetatiehoogte en de vegetatiesamenstelling binnen een perceel. Deze worden slecht door de gekozen variabelen weergegeven. Het blijft moeilijk, zo niet onmogelijk om het geheel aan vegetatiekenmerken op een adequate manier te kwantificeren. Tot slot is steeds

slechts één foto gemaakt van de vegetatie voor de bepaling van de ‘50%-hoogte’, wat een grote onnauwkeurigheid in de data geeft.

De positieve invloed van ‘50%-hoogte’ op zowel prooiaanbod als foerageersucces en kuikengroei verklaart waarschijnlijk grotendeels waarom gruttofamilies een sterke voorkeur hebben voor percelen met lang gras (Schekkerman *et al.*, 2005).

Kuikens in onze foerageerexperimenten waren 5-25 dagen oud. Wilde kuikens groeien over dit leeftijdstraject van ca. 50 tot ca. 200 g, een gemiddelde van 7,5 g/dag (Beintema & Visser, 1989). Bij een gemiddelde foerageertijd van ruwweg 10 uur per dag (8-13 u, Schekkerman & Boele, 2009), betekent dit dat ze tijdens het foerageren ca. 0,75 g/uur moeten toenemen in gewicht. Zelfs op Beheer werd deze groeisnelheid bij lange na niet gehaald. Ook wanneer kuikens 16 uur per dag zouden kunnen foerageren is de vereiste toename in gewicht per uur groter (0,4 g/u) dan in deze studie werd behaald. Dit zou dus kunnen betekenen dat geen van de hier bestudeerde percelen de omstandigheden biedt die kuikens nodig hebben om vliegvlug te kunnen worden. Buiten het experiment kregen de kuikens echter *ad libitum* voedsel in de vorm van chickstarter. Dit kan ertoe hebben geleid dat de kuikens een lagere groeisnelheid hadden tijdens het experiment dan ‘wilde’ kuikens zouden hebben op hetzelfde perceel, bijvoorbeeld doordat de experimentele kuikens minder intensief foerageerden, erop anticiperend na afloop van het experiment nog even flink ‘bij te kunnen eten’. Daarnaast zou het extreem grote aandeel zaden in de faeces van de experimentele kuikens kunnen wijzen op verschillen in prooikeuze tussen de experimentele kuikens en wilde kuikens. Tot slot is onduidelijk welke rol water hier speelt. In elke enclosure was een bak met water neergezet, maar kuikens maakten er weinig gebruik van. Dit zou kunnen komen doordat kuikens geen behoefte hadden aan water of genoeg water uit de vegetatie konden halen, maar kan ook komen doordat ze de bak met water niet konden vinden. Vaak begonnen de kuikens meteen te drinken zodra ze terug waren geplaatst in de ren. Dit kan echter ook te maken hebben met het feit dat de kuikens na afloop van het experiment en voor loslaten in de ren nuchter werden gehouden, om ze te kunnen wegen. Een tekort aan water kan ervoor zorgen dat kuikens minder foerageren (Beintema *et al.*, 1991) en zo indirect een verminderde groei veroorzaken. Als kuikens tijdens het foerageren water verdampen en dit niet aanvullen kan dit bovendien een directe invloed hebben op het gemeten gewichtsverschil. De gemeten groei kan daarom alleen dienen om de verschillende graslandtypen met elkaar te vergelijken, niet om absolute uitspraken te doen over kuikengroei op deze graslandtypen.

4.4.2. Foerageersucces

De uitkomsten van de analyses van het foerageersucces varieerden afhankelijk van welke maat werd gebruikt voor het prooiaanbod wat de interpretatie bemoeilijkt. De resultaten van de analyses met biomassa aan prooidieren waren het meest consistent en zullen hier uitvoeriger worden besproken. Uit deze analyses bleek dat kuikens het meest succesvol foerageren in de ochtend en namiddag, wat ook uit eerder onderzoek naar voren kwam (Schekkerman & Boele, 2009). Verder nam het foerageersucces toe met de leeftijd, tot een leeftijd van ongeveer 17 dagen, om vervolgens weer af te nemen. Ook Schekkerman & Boele (2009) namen een aanvankelijke toename in foerageersucces met leeftijd waar, maar tot een leeftijd van ongeveer 10 dagen. Daarna bleef het foerageersucces stabiel of nam het licht af. De toename op jonge leeftijd kan worden veroorzaakt doordat kuikens efficiënter worden in het foerageren en doordat de energiebehoefte van kuikens toeneemt met de leeftijd. Op latere leeftijd worden gruttokuikens waarschijnlijk selectiever in hun prooikeuze (Schekkerman & Boele, 2009) en neemt het foerageersucces weer licht af. Deze afname zou echter ook kunnen worden veroorzaakt door een te laag voedselaanbod voor grotere kuikens. Dit zou ook kunnen verklaren waarom de groeisnelheid op ongeveer dezelfde leeftijd afneemt.

Van de gemeten graslandkenmerken had de '50%-hoogte' een positief effect op het foerageersucces, terwijl de biomassa aan arthropoden een negatieve invloed had. In eerder onderzoek (Kleijn *et al.*, 2007) werd de verwachting uitgesproken dat de beschikbaarheid van prooidieren kleiner is in hoge vegetaties, omdat de prooidieren daarin verdeeld zijn over een groter volume aan vegetatie, en mogelijk ook doordat een relatief groot deel van de prooidieren zich bovenin zal bevinden waar ze moeilijker bereikbaar zijn voor kuikens. Het effect van de '50%-hoogte' zal hier waarschijnlijk voornamelijk via het prooiaanbod lopen, zowel direct als indirect. Een hogere vegetatie zorgt voor meer prooidieren in alle grootteklassen, maar vooral ook in de klasse >7 mm (tabel 4.5). Bovendien kan het zijn dat het prooiaanbod beter wordt voorspeld door de '50%-hoogte' dan door de vangsten van de insectenvallen, zoals hierboven beschreven. Het negatieve effect van de biomassa van prooidieren is opvallend. Een grotere biomassa wordt vooral veroorzaakt door meer grote prooien. Mogelijk gaan kuikens selectiever foerageren wanneer er meer grote prooien zijn, wat zorgt voor een kleiner foerageersucces. Bovendien bevatten grote prooien meer energie, waardoor er minder van nodig zijn om aan de energiebehoefte van kuikens te voldoen. Hierbij zou biomassa dan een betere maat voor het aanbod aan grote prooien zijn dan aantallen

prooidieren in de grootste klasse, omdat de verdeling van prooidieren naar grootte erg scheef ligt, met zeer veel kleine en maar weinig grote prooien. Dit is ook het geval binnen de verschillende grootteklassen. Bovendien is de verdeling in drie grootteklassen vrij grof.

Voor de analyses van foerageersucces van gruttokuikens zou het mooi zijn om ook het gemiddelde gewicht van prooidieren als variabele mee te kunnen nemen. De gewichten van individuele prooidieren waren echter niet bepaald en kunnen ook niet uit de andere data worden afgeleid, omdat de verdeling over de grootteklassen erg scheef is.

Schekkerman & Boele (2009) vonden geen relatie tussen aantallen arthropoden en foerageersucces, behalve bij kuikens jonger dan één week, waar het foerageersucces positief gecorreleerd was met aantallen prooidieren ≥ 1 mg. In ons onderzoek nam het foerageersucces bij oudere kuikens af, wat zou kunnen worden veroorzaakt door een combinatie van selectiever foerageren en/of een kleiner prooiaanbod voor oudere kuikens.

Het feit dat foerageersucces niet dezelfde relatie vertoonde met de verklarende variabelen als kuikengroei suggereert dat foerageersucces alleen, gemeten als het bemachtigde aantal prooien per tijdseenheid, geen goede schatter is voor energieopname en groei. Voor inzicht in habitatkwaliteit kan dus niet worden volstaan met het registreren van foerageersucces, maar moet rechtstreeks aan groei of energieopname worden gemeten.

4.4.3. Dieet

Gezien de grote aantallen *Diptera* in de vegetatie is het niet vreemd dat in vrijwel alle faecesmonsters deze orde werd aangetroffen. De hoge presentie van Kevers, Vliesvleugeligen en Spinnen valt niet te verklaren door de aantallen van deze soortengroepen in de piramidevallen. Mogelijk worden deze soortengroepen actief geselecteerd, bijvoorbeeld vanwege hun grootte, of zijn deze makkelijker te bemachtigen omdat ze minder snel of actief zijn.

Een meer kwantitatieve vergelijking tussen de mate waarin prooien voorkomen in de vegetatie en in hun presentie in het dieet van kuikens is moeilijk te maken, omdat verschillende soorten(groepen) in verschillende mate worden verteerd. Het kan dus zo zijn dat sommige soorten worden verteerd tot onherkenbare stukjes in de faeces, terwijl andere soorten nog wel goed herkenbaar zijn. Bovendien zegt de presentie van arthropoden in de faeces niets over de gegeten aantallen. Tot slot is de vangstmethode waarschijnlijk tot op zekere hoogte selectief, waardoor bepaalde soorten wel in de faeces voorkomen, maar nauwelijks in de piramidevallen, hoewel ze wel in de vegetatie aanwezig zijn (zie onder).

Opvallend is de eerder genoemde grote presentie van bladwespenlarven in de faeces, vooral in Beheer. Ook Beintema *et al.* (1991) vonden een relatief grote presentie van bladwespenlarven in faecesmonsters van gruttokuikens (34%). Daarnaast werden andere soorten larven regelmatig door de kuikens geconsumeerd en veelal vaker dan Beintema *et al.* (1991) vaststelden. Ook deze larven kwamen relatief veel voor in Beheer. Helaas is onbekend wat het aanbod aan arthropodenlarven is, aangezien de vangstmethode zich niet leent voor weinig mobiele en/of bodembewonende soorten. Dit geldt dus ook voor het aanbod aan slakken en regenwormen. Deze werden juist opvallend vaak op Hergroei gegeten. Mogelijk zijn regenwormen op dit perceel makkelijker te vinden, omdat de vegetatie de bodem minder bedekt, maar het kan ook zijn dat kuikens genoodzaakt waren op regenwormen en slakken over te stappen omdat het aanbod van arthropoden op Hergroei erg laag was.

Ook voor andere soortengroepen dan de bladwespenlarven komen de resultaten van Beintema (1991) goed overeen met de resultaten uit dit onderzoek, zeker als in het achterhoofd wordt gehouden dat de faecesanalyses door verschillende onderzoekers zijn gedaan. Een uitzondering vormen de zaden; deze werden veel minder aangetroffen door Beintema (presentie 13%) dan in dit onderzoek (67-100%). De extreem hoge presentie van zaden in dit onderzoek is opvallend. Aangezien de zaden nog grotendeels heel waren lijkt het erop dat deze niet worden verteerd en dus mogelijk slechts dienen voor het vermalen van voedsel. Een andere mogelijkheid is dat de graszaden werden aangezien voor het voedsel (chickstarter) dat kuikens in de ren gewend waren te krijgen. In de chickstarter zaten onder andere fijngemalen zaden.

4.4.4. Geschiktheid graslandtypen

Kuikens vertoonden tijdens de experimenten de snelste groei op het beheerperceel. Dit is vooral te verklaren door de relatief hoge '50%-hoogte' en het relatief grote aandeel grote prooidieren in de vegetatie, die beide positief gerelateerd waren aan de kuikengroei. Alleen op dit perceel bleef het foerageersucces dan ook toenemen met de leeftijd van kuikens, wat erop wijst dat hier voldoende grote prooidieren te vinden zijn. Een interessante vraag is in hoeverre het grote aantal larven dat op dit perceel werd gegeten, heeft bijgedragen aan een relatief grote kuikengroei op dit perceel. Mogelijk is dit een belangrijke voedselbron voor opgroeiende gruttokuikens, aangezien larven weinig mobiel en dus gemakkelijk te vangen zijn. Bovendien is denkbaar dat larven zich vooral wat lager in de vegetatie bevinden en daarmee dus beter beschikbaar zijn voor kuikens. Tot slot zijn larven waarschijnlijk gemakkelijk te verteren omdat ze

nog geen chitineskelet hebben. Aangeraden wordt om in toekomstig onderzoek een vangstmethode te kiezen waarmee ook arthropodenlarven goed worden gevangen.

Op het reservaatperceel werd het grootste foerageersucces behaald, vooral door kuikens in de leeftijd van 10-20 dagen. Dit zou kunnen worden veroorzaakt door het relatief grote aantal middelgrote prooidieren, die mogelijk extra interessant zijn voor kuikens in deze leeftijdscategorie. Het grote foerageersucces resulteerde op dit perceel echter niet in een snellere kuikengroei.

Op Intensief namen kuikens minder toe in gewicht dan op Beheer, maar meer dan op Reservaat en Hergroei. Intensief lijkt qua 50%-vegetatiehoogte vrij veel op Beheer, maar heeft een veel hogere vegetatiebiomassa en -dichtheid. Ook op dit perceel werden relatief veel larven gegeten, zij het minder dan op Beheer. Op dit perceel was het aandeel grote prooidieren in de arthropodenbemonstering ook kleiner dan op Beheer. Een groot nadeel van intensief beheerde percelen is bovendien dat onder normale omstandigheden een dergelijk perceel een grote kans loopt gemaaid te worden, met alle nadelige gevolgen voor kuikens van dien. Onder normale omstandigheden zou een dergelijk perceel meestal zelfs allang gemaaid zijn, dus het is ook de vraag hoe vaak wilde kuikens dergelijke percelen zullen tegenkomen.

Op Hergroei was het aantal prooidieren het laagst, al was het verschil met Reservaat alleen significant in de categorie prooidieren 3-7mm. Ook de '50%-hoogte' was hier laag, door een combinatie van geringe hoogte en dichtheid van de vegetatie. Zowel het aantal prooidieren >7 mm als de '50%-hoogte' lagen op dit perceel onder de drempelwaarden voor kuikengroei (4 prooidieren/m² en 25cm 50%-vegetatiehoogte). Op dit perceel waren dan ook zowel het foerageersucces als de kuikengroei het laagst, de laatste was zelfs negatief. Dit wijst er op dat Hergroei geen geschikt opgroei habitat voor kuikens vormt, en dat de in studies aan perceelgebruik van gruttogezinnen gevonden positieve selectie van Hergroei later in het voorjaar (juni, Schekkerman *et al.* 1998) eerder het gevolg is van een gebrek aan betere opties dan aan een werkelijke geschiktheid van dit type percelen. Het betekent ook dat Hergroei bij voorkeur niet zou moeten worden meegeteld bij de becijfering van het aandeel 'kuikenland' in gebiedsbeheerplannen, zoals onder mozaiekbeheer. De 10%-vegetatiehoogte lag op de twee percelen tussen de 20-33cm, wat goed overeenkomt met de graslengte waarbij tot nog toe verondersteld werd dat Hergroei geschikt is als kuikenland.

Opgemerkt dient te worden dat 2010 werd gekenmerkt door een bijzonder koude winter en voorjaar. De temperatuursom van 890 graden, waarbij in goede weidevogelgebieden de helft van het

graslandoppervlak voor het eerst gemaaid of beweid wordt (Teunissen *et al.* 2008) viel pas op 28 mei. In de periode 2001-2007 viel deze temperatuursom gemiddeld op 8 mei (Kleijn *et al.* 2010)! De vegetatieontwikkeling in 2010 was daarmee ook later dan de gemiddelde vegetatieontwikkeling in de jaren '80 van de vorige eeuw. De vegetatie in met name het reservaat, de beheergraslanden en de intensief gebruikte graslanden hadden dus een structuur en dichtheid die 20 dagen minder ver ontwikkeld was dan de vegetatie in het voorgaande decennium. Dit zal de geschiktheid van de vegetatie op de beheerpercelen en intensief gebruikte percelen ten goed gekomen zijn omdat deze in de kuikenperiode nog minder hoog, dicht en verhout zal zijn geweest. Het zal de geschiktheid van de reservaatpercelen negatief hebben beïnvloed omdat de vegetatie nog niet ver genoeg ontwikkeld zal zijn geweest om een optimale foerageerhabitat voor gruttokuikens te vormen. Daar komt nog bij dat de vegetatieontwikkeling op het bestudeerde perceel extra lijkt te zijn achtergebleven vanwege intensieve begrazing van het perceel door ganzen voor aanvang van het experiment. De 50%-vegetatiehoogte bleef hier gedurende vrijwel het hele experiment onder de 25 cm (fig. 4.7) terwijl dit de waarde was waarboven kuikens in gewicht toenamen (fig. 4.13). De achterblijvende vegetatiegroei zou ook een negatief effect gehad kunnen hebben op het aantal grote insecten. De resultaten op dit perceel kunnen dan ook niet zonder meer worden gezien als representatief voor reservaatbeheer in het algemeen.

Om een betrouwbaar beeld te krijgen van de geschiktheid van verschillende graslandtypen voor opgroeiende kuikens is het noodzakelijk het hier uitgevoerd experiment te herhalen in andere gebieden en jaren. Pas dan is duidelijk of de resultaten kunnen worden veralgemeniseerd naar uitspraken over reservaten, beheerpercelen, intensief gebruikte graslanden en hergroei percelen.

4.4.5. Implicaties voor beheer

Gezien het bovenstaande wordt aangeraden om in gebieden met beheer gericht op behoud van de Grutto een zo groot mogelijk oppervlak aan percelen pas na het broedseizoen te maaien, of in elk geval nadat de meeste kuikens vliegvlug zijn geworden. Hergroei dient uitdrukkelijk niet te worden beschouwd als geschikt kuikenland. Daarnaast dienen maatregelen gericht te zijn op het vergroten van het aanbod aan grote prooidieren en larven in de vegetatie, wat mogelijk kan worden bereikt door aangepaste bemesting en vochthuishouding van de percelen, maar ook door minder frequent maaien. Volgens Kleijn *et al.* (2009a) was de bemestingsintensiteit negatief gecorreleerd met aantallen Diptera groter dan 7 mm, en met alle andere arthropodenorden,

behalve Coleoptera (na rekening te hebben gehouden met de effecten van vegetatiehoogte en groeisnelheid). Ook het totaal aantal en de totale biomassa aan arthropoden was in hun studie negatief gecorreleerd met bemestingsintensiteit. In de studie van Kleijn *et al.* (2010), bleek de bemestingsintensiteit juist positief gerelateerd aan aantallen en biomassa arthropoden, hoewel de relatie met aantallen pas significant was nadat rekening was gehouden met de vegetatiehoogte. Het gemiddelde individuele gewicht nam daarentegen in alle arthropodengroepen af met bemestingsintensiteit, maar deze relatie was in geen van de gevallen significant. Volgens Schekkerman & Beintema (2007) nam het gemiddelde individuele gewicht van prooidieren ook af met bemestingsintensiteit, maar vooral onder een bemestingsintensiteit van 100kgN/ha/jr, daarna bleef deze redelijk constant. Het lijkt daarom raadzaam bemestingniveaus onder 100kgN/ha/jr toe te passen. Daarnaast kan ruige stalmest een positieve invloed hebben op het voorkomen van Diptera larven, doordat ruige stalmest zorgt voor meer dood organisch materiaal op de bodem (Frouz, 1999; Oosterveld, 2006). Ook een hoge vochtigheidsgraad in de grond heeft een positieve invloed op Diptera larven (Frouz, 1999). Grotere arthropoden hebben over het algemeen een langere ontwikkelingstijd. Vaak maaien zorgt ervoor dat deze arthropoden hun levenscyclus niet kunnen voltooien en daarmee dus ook dat de gemiddelde grootte van arthropoden omlaag gaat (mond. meded. H. Siepel). Tot slot heeft beweiding, vooral in hoge veedichtheden, een negatief effect op aantallen arthropoden (Wallis De Vries *et al.*, 2007; Dennis *et al.*, 2008).

4.4.6. Onderzoeksvragen

In dit onderdeel wordt antwoord gegeven op de gestelde onderzoeksvragen.

1. *Is kuikengroei gerelateerd aan voedselaanbod en vegetatiestructuur en welke van de twee is belangrijker?*
Kuikengroei wordt positief beïnvloed door zowel voedselaanbod (aantal prooien >7mm), als vegetatiestructuur (50%-vegetatiehoogte). Het aantal grote prooien lijkt hierbij belangrijker: in het model dat kuikengroei beschrijft is de estimate voor aantal prooidieren >7mm (0,015) iets groter dan die voor vegetatiestructuur (0,013), bovendien is de kans groot dat (een deel van) het positieve effect van vegetatiestructuur wordt verklaard doordat een hogere vegetatiestructuur meer grote prooien herbergt.
2. *Hoe beïnvloeden voedselaanbod en vegetatiestructuur de foerageerstrategie van gruttokuikens?*

Het effect van voedselaanbod was afhankelijk van welke maat hiervoor werd genomen en is daarmee moeilijk te verklaren. De resultaten van de analyses met biomassa aan prooidieren waren het meest consistent. Hieruit bleek dat het foerageersucces afneemt met de biomassa aan prooien, mogelijk doordat de biomassa aan prooidieren vooral wordt bepaald door grote prooien en kuikens bij een groter aanbod aan grote prooidieren mogelijk selectiever worden. Daarnaast bevatten grotere prooien meer energie en zijn er dus minder van nodig om aan de energiebehoefte van kuikens te voldoen.

Foerageersucces bleek positief gecorreleerd met de '50%-vegetatiehoogte' (maat voor vegetatiestructuur); dus hoe hoger en/of dichter de vegetatie, hoe groter het foerageersucces. Ook deze relatie kan waarschijnlijk grotendeels worden verklaard door het positieve verband tussen de 50%-vegetatiehoogte en prooiaanbod.

3. *Welke prooidieren worden door gruttokuikens gegeten?*

Diptera (Muggen en Vliegen) werden in vrijwel alle faecesmonsters aangetroffen. De belangrijkste families waren Langpootmuggen, Dansmuggen, Rouwvliegen, Dansvliegen, Langpootvliegen, Halmvliegen en Strontvliegen. De meeste faecesmonsters bevatten ook deeltjes van Kevers, met als belangrijkste families de Snuitkevers, Kniptorren, Loopkevers, Mestkevers en Kortschildkevers. Van de andere soortengroepen werden veel Vliesvleugeligen, larven van Bladwespen en Spinnen gegeten. Tot slot werden in Beheer en in mindere mate in Intensief ook veel larven van Langpootmuggen, van overige *Diptera* en van Kevers gegeten. In Hergroei werden relatief veel regenwormen gegeten.

4. *Hoe verhouden de gegeten prooidieren zich tot het gemeten voedselaanbod?*

Gezien de grote aantallen *Diptera* in de vegetatie is het niet vreemd dat in vrijwel alle faecesmonsters deze orde werd aangetroffen. De hoge presentie van Kevers, Vliesvleugeligen en Spinnen valt niet te verklaren door de aantallen van deze soortengroepen in de piramidevallen. Mogelijk worden deze soortengroepen actief geselecteerd, bijvoorbeeld vanwege hun grootte, of zijn deze makkelijker te bemachtigen omdat ze minder snel of actief zijn.

Een meer kwantitatieve vergelijking tussen de mate waarin prooien voorkomen in de vegetatie en in hun presentie in het dieet van kuikens is moeilijk te maken, omdat verschillende soorten(groepen) in verschillende mate worden verteerd. Het kan dus zo zijn dat sommige soorten worden verteerd tot onherkenbare

stukjes in de faeces, terwijl andere soorten nog wel goed herkenbaar zijn. Bovendien zegt de presentie van arthropoden in de faeces niets over de gegeten aantallen. Tot slot is de vangstmethode waarschijnlijk tot op zekere hoogte selectief, waardoor bepaalde soorten wel in de faeces voorkomen, maar nauwelijks in de piramidevallen, hoewel ze wel in de vegetatie of op de bodem aanwezig zijn (bijv. larven).

5. *Wat is de kuikenoverleving/groei in relatie tot het gebruik van graslandtypen in het huidige mozaïekbeheer?*

Gruttofamilies hebben een sterke voorkeur voor percelen met lang gras (Schekkerman *et al.*, 2005). Vegetatiestructuur, deels bepaald door de vegetatiehoogte, bleek een positieve invloed te hebben op zowel prooiaanbod als foerageersucces en kuikengroei. Op de twee graslandtypen met de hoogste vegetatie, Beheer en Intensief, bleken de kuikens ook het beste te groeien. Hergroei bleek weinig prooien te bevatten en de kuikens namen op dit perceel af in gewicht. De kuikengroei op het reservaatperceel was relatief laag. Vergeleken met een gemiddeld jaar in het eerste decennium van 21^e eeuw, lijkt het koude voorjaar van 2010 de geschiktheid van de beheerpercelen en de intensief gebruikte percelen te hebben overschat, terwijl de geschiktheid van het reservaatperceel daardoor juist lijkt te zijn onderschat. De geschiktheid voor gruttokuikens van het reservaatperceel lijkt verder negatief te zijn beïnvloed door ganzen begrazing voorafgaande aan het experiment. Voor (mozaïek)beheer betekent dit dat zoveel mogelijk percelen laat moeten worden gemaaid, pas nadat de meeste kuikens vliegvlug zijn geworden, en dat hergroeipercelen niet meer tot kuikenland moeten worden gerekend.

Daarnaast dienen beheersmaatregelen gericht te zijn op het vergroten van het aanbod aan grote prooidieren en larven in de vegetatie. Mogelijk dat dit kan worden bereikt door extensivering van het beheer (minder mest, een hoge vochtigheid van de bodem, zo laag mogelijke maaifrequentie en geen of hoogstens extensieve beweiding). Dit moet echter nog worden onderbouwd door verder onderzoek.

Helaas kan er geen vertaalslag worden gemaakt van de kuikengroei aangetroffen op de vier graslandtypen naar kuikenoverleving, laat staan naar het minimumareaal aan ongemaaid grasland in een gebied voor een voldoende hoge reproductie bij de Grutto. Zoals reeds eerder gezegd kan de gemeten groei alleen dienen om de verschillende graslandtypen met elkaar te vergelijken, niet om absolute uitspraken te doen over kuikengroei op deze graslandtypen.

5. Synthese

5.1. Van individuele keuzes naar sturende factoren

Het leven van weidevogels bestaat elke dag en in elke fase van de levenscyclus uit het maken van keuzes. Vanuit ecologisch evolutionair gezichtspunt spreken we van ‘keuzes’ en we hanteren dit begrip in de ruime zin van het woord. Met ‘keuze’ bedoelen we niet dat een vogel bewust ergens voor kiest, we bedoelen dat de vogel ecologisch en evolutionair tot de juiste beslissing komt uit een aantal mogelijkheden. Die keuzes hebben betrekking op bijvoorbeeld de foerageerlocaties, de stopplaatsen tijdens de trek, de timing van de trek, de partnerkeuze, de broedlocatie, de locaties waar de jongen worden grootgebracht etc. Het maken van goede keuzes is alles bepalend voor de fitness van vogels en uiteindelijk voor de mate waarin ze in staat zijn om succesvol te overleven en, hun genen door te geven aan volgende generaties. Deze keuzeprocessen spelen op korte termijn, zoals het vergaren van voldoende voedsel in een beperkte tijd, maar spelen ook over lange tijdspannes zoals de afweging tussen sterfte en reproductie (Drent & Daan 1980).

De bedoelde keuzeprocessen vinden plaats op verschillende ruimtelijke schaalniveaus (trekweg, foerageer- en broedgebied, specifieke foerageer en broedlocatie) en kennen daarnaast een temporeel aspect. Kiest een Grutto bijvoorbeeld in het vroege voorjaar een bepaalde broedlocatie omdat daar de beste foerageeromstandigheden zijn te vinden voor een optimale fitness (van de volwassen vogel zelf), of worden juist de kansen op het later in de tijd succesvol grootbrengen van jongen gewogen? Of zorgt de al dan niet genetisch ingeprente broedplaatstrouw ervoor dat een individu laatstgenoemde meeweegt? Hoe dit afwegingsproces verloopt en welke triggers daarbij een rol spelen is nog grotendeels onbekend. Zaken zoals *habitat cues* (hoe weet een grutto waar straks laat gemaaid wordt? Of waar het gras later in het seizoen voldoende vochtig en kruidenrijk is?) zijn daarin cruciaal. Alleen via langjarig onderzoek aan individuele vogels die gevolgd worden van de ‘wieg tot het graf’ en waarvan de ruimtelijke en temporele keuzes bekend zijn, kunnen we deze informatie boven water halen. Het lopende onderzoeksprogramma aan Grutto's en Kemphanen in Fryslân van de Rijksuniversiteit Groningen richt zich daarop (Kentie et al. 2008, Schroeder 2010, Verkuil 2010).

Voor de hedendaagse bescherming van weidevogels en het beheer van hun broed- en foerageergebieden zijn bovenstaande vraagstukken hoogst relevant. Immers, metingen aan de (succesvolle) keuzen

die weidevogels maken vertellen ons welke factoren sturend zijn voor optimale condities voor weidevogels. Deze informatie kan worden vertaald in termen van inrichting en beheer, en heeft daarmee directie relevantie voor de dagelijkse praktijk van weidevogelbescherming. De Kenniskring Weidevogels heeft met het onderhavige onderzoek er voor gekozen om op drie ruimtelijke schaalniveaus – trekweg, gebiedsniveau (water) en perceelsniveau (vegetatiestructuur) - meer inzicht te krijgen in sturende factoren, waarbij de focus lag op belangrijke kennisleemten die in een evaluatie van het recente weidevogelonderzoek naar voren zijn gekomen (zie hoofdstuk 1). Dit onderzoek kent de beperking van een eenjarige meting en moet ook in die context worden beoordeeld. Echter, door de metingen in de ruimte robuust op te zetten konden per thema toch belangrijke stappen worden gezet en nieuwe inzichten worden verworven. De resultaten en beschouwing daarvan zijn per thema uitgewerkt in de voorgaande hoofdstukken en afgesloten met conclusies.

In de inleiding is aangegeven dat dit onderzoek zijn basis vindt in de vraag, welke kennislacunes ons in de weg staan om een effectieve strategie te voeren voor de bescherming van weidevogels in Nederland. De drie onderzochte thema's werden gezien als prioritaire kennislacunes. In deze korte synthese zijn we per thema geïnteresseerd in drie vragen: 1) in hoeverre heeft het uitgevoerde onderzoek bijgedragen aan het oplossen van de prioritaire kennisvragen, 2) hoe kunnen de verworven inzichten worden toegepast in de hedendaagse weidevogelbescherming (handelingsperspectief), en 3) welke belangrijke kennisleemten resteren in het onderzochte kennisveld? Deze vragen worden successievelijk per thema behandeld.

5.2. Grutto's buiten de broedtijd

Nieuwe inzichten

Als belangrijk kennisvragen zijn in de inleiding genoemd de vraag hoe de trek van de Grutto verloopt, welke (habitat)keuzes daarbij worden gemaakt op individueel niveau, en wat de belangrijke gebieden zijn tijdens de overwintering, en vooral tijdens de terugtrek in het voorjaar zijn. Deze vragen zijn in hoofdstuk 2 nog verder uitgediept; in feite gaat het om het ontrafelen van de trek van individuele grutto's en de keuzes die daarbij gemaakt worden. Op de achtergrond spelen onder meer de vragen waarom weidevogels na aankomst niet eerder met de broedfase beginnen en waar in de levenscyclus het eimateriaal wordt aangelegd.

Voor het onderzoek naar de vragen omtrent de bewegingen van de Grutto buiten het broedseizoen kon voor het eerst in Nederland bij Grutto's gebruik gemaakt worden van een nieuwe techniek, namelijk het implanteren van kleine zendertjes waarmee de bewegingen van de betrokken vogels vrij nauwkeurig gedurende lange tijd kon worden gevolgd. Ondanks een flink aantal tegenslagen (uitvallen van de zenders, effecten op reproductief vermogen) heeft het onderzoek in een aantal maanden veel nieuwe inzichten opgeleverd (hoofdstuk 2). De belangrijkste daarvan zijn wel, dat er veel individuele variatie is in het trekpatroon, dat de natte rijstgebieden in Spanje en Portugal niet alleen als pleisterplaats tijdens de trek, maar tegenwoordig ook als overwinteringsgebied van belang zijn, en dat ook de Senegalvallei in West Afrika van belang lijkt te zijn als overwinteringsgebied, naast de al bekend natte rijstgebieden langs de kust van Senegal en Guinea-Bissau en de overstromingsvlakten in de Binnendelta van de Niger in Mali.

De grote individuele variatie, de spreiding in het winterareaal en de veranderingen die zijn opgetreden in het zwaartepunt van de winterverspreiding laten zien dat de grutto buiten de broedtijd op veel locaties uit de voeten lijkt te kunnen. We zien met het huidige onderzoek zelfs dat binnen het winterareaal relatief gemakkelijk verplaatsingen lijken op te treden, geïnduceerd door een afnemend voedselaanbod ter plaatse en alternatieven elders. Hoewel dat niet is onderzocht in deze studie, lijkt het voedselaanbod, en dan vooral de efficiëntie waarmee kan worden gevoerd, sturend te zijn voor de keuze van de overwinteringsplek⁴.

Het simpele feit dat de West-Europese broedpopulatie is geslonken tot een derde of minder van de aantallen in eerdere perioden maakt dat de competitie in de foerageergebieden ook minder groot is. Er lijkt ogenschijnlijk plaats genoeg te zijn, in die zin dat er voldoende aanbod is aan natte gebieden met voldoende voedsel (zie echter de opmerkingen hiervoor). Het onderzoek maakt heel duidelijk wat de belangrijke gebieden zijn, waarbij – naast de al bekende wetlands in Afrika - de rijstgebieden in Spanje en Portugal steeds nadrukkelijker in beeld komen. Opvallend is dat het voorkomen van Grutto's ook buiten de broedtijd gelieerd is aan agrarisch cultuurland, in het bijzonder geïnnundeerde rijstvelden. Alleen in Mali zijn grutto's geconcentreerd in voedselrijke delen in de

4 Ongepubliceerd onderzoek van Leo Zwarts, Annemarie Blomert en Jan van der Kamp laat zien, dat in verschillende situaties in Nederland (Oostvaardersplassen, NO Fryslân), op de trek (Portugal) en in de overwinteringsgebieden (Mali, Guinea Bissau) vogels selectief zijn in hun foerageerlocaties en die verlaten wanneer de foerageerefficiëntie (in termen van energie-opname per tijdseenheid) beneden een bepaalde drempelwaarde komt. Dit patroon treedt in vergelijkbare mate op, onafhankelijk van de prooi/voedselbron.

natuurlijke vloedvlakte van de Binnendelta (Zwarts *et al.* 2009; in Guinee overwinteren Grutto's op het wad, zie Altenburg & van der Kamp 1985).

Met verwijzing naar de resultaten en conclusies in hoofdstuk 2, kunnen we constateren dat het onderzoek een belangrijk deel van de kennisvragen heeft beantwoord, maar dat tegelijkertijd nog veel vragen blijven bestaan. We zijn niet in staat geweest om het reproductief succes van de gezenderde grutto's te meten (vanwege het effect op het reproductief vermogen en vanwege de beperkte levensduur van de zenders), waardoor we niet konden achterhalen of bepaalde keuzes in trekstrategie beter of slechter uitpakte. We konden de timing van aankomst in de broedgebieden beschrijven en kwantificeren, maar de vraag wanneer in de jaarcyclus en daarmee samenhangend op welke locaties langs de trekroute de kwalitatieve basis wordt gelegd voor de aanmaak voor de eieren kon niet beantwoord worden. In slechts één geval werd een legsel gevonden van een geïmplanteerd grutto en deze was sterk afwijkend en zeer waarschijnlijk niet levensvatbaar. Hoewel dit slechts een incidenteel geval betrof, hechten we hier toch veel waarde aan, enerzijds omdat afwijkende legsels bij niet-geïmplanteerde grutto zeldzaam zijn, anderzijds omdat we van meer geïmplanteerde grutto's verwacht hadden een legsel te kunnen vinden. Dit geeft aan dat door ons gebruikte techniek niet geschikt is om deze vraag nu, of in de toekomst, te beantwoorden. Hiervoor zijn andere benaderingen of technieken noodzakelijk. Ook hebben we binnen dit onderzoek niet het voedselaanbod systematisch kunnen meten van de door grutto's geprefereerde situaties. Juist op dit punt is nog een belangrijke slag te maken, door de kwaliteit van de foerageergebieden beter te duiden; Lourenço (2010, zie ook voetnoot) heeft daartoe een volgende stap gezet.

Betekenis voor de weidevogelbescherming en kennisleemten

Voor de weidevogelbescherming in zijn algemeenheid is het van belang om, ook via dit onderzoek, te constateren dat de situatie in de overwinteringsgebieden geen knelpunt in de levenscyclus van de grutto's lijkt te zijn, hetgeen eerder al was bevestigd in de overlevingstudie aan weidevogels (Bruinzeel 2010).

Wat we wel zien is het groeiende belang van de rijstvelden op het Iberisch schiereiland, nu met name in de situatie in het winterhalfjaar in aanvulling op de specifieke concentratiemomenten tijdens de trek. Dat roept voor de weidevogelbescherming belangrijke vragen op. Als een groot deel van de hele populatie (!) van Iberië afhankelijk is, zijn de rijstgebieden daar dan afdoende beschermd. Vraagt dit om actie in Europees verband? Bij de komende CAP onderhandelingen moet het duidelijk zijn dat

er ook Nederlandse belangen gemoeid zijn met de rijstteelt in Iberie.

Deze vraag is vooral actueel omdat nabij de rijstgebieden bij Lissabon (Portugal), die zeer van belang zijn voor Grutto's, plannen zijn voor uitbreiding van het vliegveld (Gill *et al.* 2008). Er is nog geen beeld van wat dit kan betekenen voor de functie van het gebied voor Grutto's, die hier in zeer grote groepen zijn geconcentreerd. Deze vraag wordt des te prangender als het om een doorgaand proces zou gaan en het belang nog verder toeneemt. Dan moeten we wel weten wat de sturende factoren hierachter zijn (klimaatverandering? Meer voedsel beschikbaar?).

Het lijkt op het eerste gezicht gunstig te zijn dat zich zoveel Grutto's concentreren in de rijstgebieden aldaar, maar het betekent tegelijkertijd dat er kennelijk weinig alternatieven in dit deel van de trekweg zijn. De vogels zijn daardoor wel kwetsbaarder geworden. Het kan overigens zo zijn, dat de Grutto's buiten de broedperiode zo flexibel zijn (of opportunistisch) dat ze bij kwaliteitsverlies gemakkelijk door vliegen naar andere gebieden. Dat is een reden temeer om ons meer te verdiepen in de voedsel生态学 in relatie tot de habitatkwaliteit van stopplaatsen gedurende het niet-broedseizoen (zie de voetnoot). Een andere vraag is nog, of een langer verblijf van Grutto's in de winterperiode in de rijstgebieden ook een effect kan hebben op de kwaliteit van dezelfde rijstgebieden als stopover site in het voorjaar.

Een andere relevant punt voor weidevogelbescherming dat naar voren komt uit het totale beeld van deze studie, is dat de beschikbaarheid van grote en geschikte (rust, voldoende voedsel in termen van efficiëntie) pleisterplaatsen in Nederland in de (na)zomer te wensen overlaat. In het verleden (jaren zeventig en tachtig) waren de grote afgesloten zeearmen majeure pleisterplaatsen voor Grutto's, waar langzaam uitdrogende plassen hoge dichtheden aan muggenlarven boden. Denk aan het Lauwersmeer, de Oostvaardersplassen, randmeren en de gebieden in de Delta. Dat is tegenwoordig om allerlei redenen niet meer het geval. Ofschoon in jaren met voldoende emelten er in de (na)zomer een overdaad aan voedsel kan zijn (zie de uitwerking in Zwarts *et al.* 2009), hangt ook deze voedselbron weer samen met agrarisch gebruik en is in geval van efficiënte emeltenbestrijding ongewis (zie volgende paragraaf). Het zou juist van belang zijn om in Natura 2000-gebieden, waarvan een aantal is aangewezen als rust- en foerageergebied voor niet-broedende Grutto's te zorgen voor een natuurlijke peildynamiek, openheid en rust, die verzekeren dat Grutto's na de broedtijd voldoende soelaas geboden wordt in Nederland zelf. Wel moeten we

er nog zien achter te komen waarom Grutto's na het broedseizoen spoorstrags uit Nederland verdwijnen.

5.3. Water als sturende factor bij de keuze van broed- en foerageergebied

Nieuwe inzichten

Zoals aangegeven in de inleiding speelt water vaak een sleutelrol in de discussies over strategieën van weidevogelbeheer omdat waterpeilen raken aan de inpasbaarheid van weidevogelbeheer in het boerenbedrijf. Ondanks dit gegeven is er in de afgelopen decennia opvallend weinig onderzoek gedaan naar de directe doorwerking van water op de ecologie van weidevogels. Wel zijn er vele onderzoeken die laten zien, dat in natte gebieden hogere dichtheden aan weidevogels voorkomen, maar in deze studies is vaak niet gecompenseerd voor het extensieve beheer in natte gebieden. Beintema & van den Bergh (1976, 1979) lieten 30 jaar geleden al zien dat natte gebieden goed zijn voor weidevogels maar ook dat dit vaak vooral te maken heeft met het extensieve landgebruik in de natte gebieden. De Kenniskring wil juist aandacht voor de vraag wat de zelfstandige betekenis is van het water, en de wijze waarop waterpeil – buiten de effecten van vertraagde grasgroei en een extensiever beheer - andere factoren regisseert, en wat dit dan betekent voor weidevogels.

Onderzoek aan de rol van water en de doorwerking ervan op weidevogels is complex en vraagt om langjarig onderzoek. Dit heeft te maken met het feit, dat het (experimenteel) instellen van grond- en oppervlaktewater tijd vergt en bodemvocht, bodemfauna en oppervlaktefauna zich daarop moeten instellen, nog los van de vogels die vervolgens daarop moeten reageren. Vogels kunnen ook op een scala van andere facetten reageren die, om die reden, het liefst zouden worden buitengesloten. Omdat een experimenteel onderzoek aan grutto's met kooiproeven echter niet haalbaar is (vanuit meerdere motieven), is een experiment in het veld opgezet. Daarbij zijn in drie verschillende gebieden gepaarde proefopzetten gemaakt. Dit bood de gelegenheid om bij een verder gelijkblijvende situatie per gebied het effect van peilopzetting in één jaar te bestuderen. De resultaten en conclusies zijn besproken in hoofdstuk 3.

De studie heeft, binnen haar beperking van één seizoen, duidelijk nieuwe of hernieuwde inzichten geleverd en antwoorden aangedragen op de rol die waterpeil en bodemvocht spelen op de bereikbaarheid van voedsel. Daarnaast leverde de studie antwoorden op met betrekking tot de functionele repons van weidevogel op bodemvochtigheid in relatie tot voedselopname in de vestigingsfase. De resultaten

laten goed zien hoe de doordringbaarheid van de bodem sterk kan veranderen onder invloed van waterpeilen, maar ook als gevolg van neerslag. In tijden van langdurige droogte – en dat komt de laatste jaren geregeld voor in het voorjaar – zijn gebieden met relatief lage waterpeilen veel gevoeliger voor indroging van de bovenste bodemlaag: de indringingsweerstand neemt dan zo sterk toe dat efficiënt foerageren voor steltlopers die in de bodem prikken bemoeilijkt wordt. Dit heeft directe gevolgen voor de bereikbaarheid van de bodemfauna, los van de beschikbaarheid ervan (die neemt ook af bij een lage waterpeil, maar de resultaten hiervan waren minder evident, zie hoofdstuk 3). Dit kan een sterke belemmering zijn voor Grutto, Tureluur en mogelijk ook Scholekster; de Watersnip is hier zeer gevoelig voor. Waarschijnlijk speelt dit aspect vooral voor de beschikbaarheid van regenwormen en in mindere mate wanneer (ook) hoge dichtheden aan emelten beschikbaar zijn. Emelten zitten nl. in de bovenste 2-4 cm van de wortelkolom en zijn ook op drogere bodems door weidevogels en andere vogels (spreuwen!) goed te exploiteren. Aanvullend op de instelling van het waterpeil zelf, speelt waarschijnlijk de hydrologisch ligging van het gebied waar het om gaat ook een belangrijke rol bij de gevoeligheid voor dit type verdroging: kwelgebieden zijn daar veel minder gevoelig voor dan inzichtigingsgebieden. Een belangrijk bijkomend inzicht naar aanleiding van deze studie, is dat de droogtegevoeligheid van bepaalde bodems als gevolg van lage waterpeilen, ook kan doorwerken in de geschiktheid van graslanden in het voorjaar voor doortrekkende steltlopers.

De resultaten maken ook duidelijk dat emelten mogelijk worden onderschat als belangrijke voedselbron voor weidevogels in bepaalde perioden van het jaar. Van doortrekkende steltlopers wisten we al hoe belangrijk emelten kunnen zijn om op te vetten (Zwarts *et al.* 2009, van der Winden *et al.* 1996) maar ook voor weidevogels zijn emelten letterlijk lekkere hapjes (bv. Zwarts & Blomert 1990). Dit onderzoek wijst ons er op, dat wellicht meer op de rol van emelten als voedselbron moet worden ingespeeld. In agrarisch Nederland is de aandacht voor emelten vooral gericht op bestrijding. Dit zou voor weidevogelgebieden juist geen goede strategie kunnen zijn, zeker niet als daar ook nog sprake is van voor indroging gevoelige gronden door relatief lage waterpeilen.

De vogels zelf laten in de proefgebieden in deze studie ook zien, dat ze snel kunnen inspelen op de tijdelijke hogere waterpeilen. In Hetter trokken de percelen met een hoog waterpeil clusters met Grutto's aan. Dit sluit aan bij eerdere studies die het effect van verhoging van waterpeil op Grutto's hebben onderzocht (Kleijn *et al.* 2009a). Het gaat

bij deze resultaten wel om verplaatsingen binnen een seizoen, maar in de termen van keuzes zijn natte condities kennelijk preferent. Wat we niet hebben kunnen onderzoeken wat de triggers bij dit gedrag zijn (zie hierna).

Betekenis voor de weidevogelbescherming en kennisleemten

Voor de inrichting van weidevogelgebieden zijn de resultaten uit dit onderzoek direct toepasbaar. Om de gevoeligheid voor indroging te verminderen is het van belang dat in elk weidevogelgebied sprake is van een relatief hoog waterpeil (dit onderzoek, slootpeil 20 cm –mv, gws 45 cm –mv) of tenminste in een aanmerkelijk deel daarvan. Dit speelt vooral in hydrologische inzichtigingsgebieden of daar waar door lage waterpeilen op maaiveldsniveau lokaal van inzichtiging sprake is. Dit onderzoek suggereert dat indringingsweerstand van de bodem een gevoelige indicator is van de vochtigheidstoestand van graslanden en daarmee mogelijk van de geschiktheid van graslanden voor weidevogels. Met de resultaten krijgen we voor het eerst ook meer grip op een potentiële drempelwaarde voor de indringingsweerstand. Op dit punt zouden we de kennis nog willen uitbreiden en deze willen combineren met kritische drempelwaarden voor de dichtheid aan bodemfauna. Dat zou uiteindelijk moeten leiden tot enkele direct in het veld meetbare indicatoren voor de habitatkwaliteit (mogelijk nog te combineren met de vegetatiestructuur).

Het voornaamste doel van waterpeilverhoging is over het algemeen het verhogen van de grondwaterstand en bodemvochtigheid in percelen. De aanpak in de drie gebieden liet zien dat dit lang niet altijd even eenvoudig te realiseren valt. De indruk ontstond dat dit effect vooral wordt bereikt doordat een hoog waterpeil voorkomt dat regenwater weg kan stromen uit het perceel en niet doordat water vanuit de sloten langzaam de bodem van het perceel vochtiger maakt. Dit leidt tot de conclusie dat verbetering van de habitatkwaliteit pas echt bereikt kan worden als al vroegtijdig (begin van de winter) water wordt opgezet. Een tweede mogelijkheid is grootschalig water op het perceel brengen of het volpompen van de greppels.

Het gaat er bij weidevogels vooral om wat de bereikbaarheid en beschikbaarheid van voedsel is. Emelten dragen daar in bepaalde delen van het seizoen evenzeer aan bij als regenwormen. In het dagelijkse weidevogelbeheer kan daar meer aandacht voor zijn, zeker in het agrarisch natuurbeheer waar emeltenbestrijding dagelijkse praktijk is. Weidevogels kiezen ruimtelijk voor nattere condities, zoals een voorbeeld in dit onderzoek wederom liet zien. Intrigerend in het licht van de keuzes die individuele grutto's maken

is wat nu de triggers daarvoor zijn. Is het de directe bereikbaarheid van het voedsel (vanwege een betere indringingsweerstand) of spelen andere aspecten een rol. In dit onderzoek leken in elk geval de vegetatiehoogte en bodemfauna niet direct aantoonbaar af te wijken in de nattere gebieden, maar nader onderzoek naar de factoren hierachter is wenselijk.

Waar we ook nog duidelijk kennis missen is de beschikbaarheid van oppervlaktefauna in relatie tot het waterpeil, en dan met name de bodemvochtigheid van de bovenste bodemlagen. Dit kan voor kuikens en oogjagers van belang zijn, maar ook voor de andere weidevogels wanneer de bereikbaarheid van bodemfauna onder druk komt te staan (zoals in deze studie emelten een wenkend perspectief bleken). Een ander aspect is dat oogjagers ook 'nachts kunnen foerageren en juist dan de grotere wormen aan de oppervlakte komen.

5.4. Vegetatiestructuur als sturende factor voor kuikenoverleving

Nieuwe inzichten

Recente kennis over weidevogels heeft veel inzicht gebracht in het belang van 'kuikenland' (zie voor een overzicht Schekkerman 2008): dit heeft alles te maken met de opgroeiomstandigheden voor kuikens, die bepalend zijn voor het uiteindelijke aandeel van de jonge kuikens dat vliegvlug wordt. In het geval van Grutto's is lange tijd gedacht dat percelen met lang gras, zijnde het geprefereerde habitat van gruttofamilies, de sleutelfactor was voor kuikenoverleving. Die gedachte is gevoed met resultaten uit eerder onderzoek waaruit bleek dat het aandeel ongemaaid grasland halverwege de kuikenperiode bepalend was voor de kuikenoverleving (Schekkerman & Müskens 2000, Schekkerman *et al.* 2009). Dit leidde tot het inzicht dat er in weidevogelgebieden een mozaïek van verschillende perceeltypen zou moeten zijn, opdat elke weidevogelsoort een perceel ter beschikking heeft dat voldoet aan de eisen die zij stellen aan zo'n perceel. Op basis van het waargenomen gebruik van percelen met ongemaaid gras is een inschatting gemaakt van de hoeveelheid percelen met lang gras in een gebied aanwezig moet zijn (Schekkerman *et al.* 1998). De huidige inzichten over de schaal van mozaïekbeheer en de norm voor (grutto-)kuikenland zijn op deze beperkte gegevens gebaseerd. Niettemin spelen ze op dit moment in de regie van het beheer een zeer belangrijke rol. Steeds duidelijker wordt dat dit een te eenzijdige benadering vormt van het beheer dat boerenlandvogels nodig hebben zoals blijkt uit de verspreiding van de vogels. In sommige gebieden treffen we dichtheden aan van vogels die vele malen hoger zijn dan die waar in de normering

van het beheer van uit wordt gegaan. Tegelijk zijn er ook voorbeelden van gebieden/percelen waarin wel wordt voldaan aan het gewenste grasland zoals omschreven vanuit het beheer (in het geval van Grutto's bijv. percelen met gras dat meer dan 20 cm hoog staat), maar waarin toch geen of nauwelijks vogels voorkomen. Recent onderzoek laat steeds vaker zien dat niet alleen de kwantiteit van een bepaald graslandtype belangrijk is, maar ook (en misschien wel vooral) de kwaliteit van het grasland (Kleijn *et al.* 2009b, Van 't Veer *et al.* 2008).

Het onderhavige onderzoek heeft dit ten dele kunnen onderbouwen. Kuikens blijken beter te groeien als de structuur van de vegetatie (uitgedrukt als de '50%-hoogte') groter is en tegelijk is het aanbod aan prooien van meer dan 7 mm groot hierop eveneens van invloed. Kuikens lieten op alle graslandtypes behalve Hergroei een positieve groei zien. Het succes waarmee de kuikens prooien wisten te bemachtigen werd positief beïnvloed door de vegetatiestructuur. Onduidelijk was in dit verband of dit kwam doordat prooien beter bereikbaar waren voor de kuikens of doordat het voedselaanbod groter was als gevolg van een betere vegetatiestructuur. Het is echter de vraag of het hier gevonden resultaat dat hogere vegetaties betere foerageerhabitat voor gruttokuikens bieden algemeen op gaat. De winter en het voorjaar van 2010 waren zeer koud en de vegetatieontwikkeling was bijna drie weken later dan tegenwoordig gebruikelijk voor deze tijd van het jaar. In de kuikenperiode van Grutto's waren de intensief gebruikte graslanden en het beheergrasland daardoor nog niet 'over hun top heen' zoals veelal wel het geval is in een gemiddeld jaar (Kleijn *et al.* 2009b). De geschiktheid van intensief gebruikt grasland en beheergrasland zal hierdoor in deze studie overschat zijn terwijl de geschiktheid van reservaatgrasland hierdoor waarschijnlijk is onderschat.

Betekenis voor de weidevogelbescherming en kennisleemten

Het meenemen van het oppervlak Hergroei in een gebied bij de berekeningen van de beschikbare hoeveelheid Kuikenland wordt sterk afgeraden. Het beheer in gebieden waar men zich vooral richt op de Grutto zal gericht moeten zijn op het zo veel mogelijk creëren van structuurrijke graslanden. Dat houdt onder andere in dat men niet voordat het gros van de kuikens vliegvlug is geworden zal kunnen maaien en het beheer van die graslandpercelen hier ook op afgestemd moet worden. Dat biedt tevens de mogelijkheid het grasland zo te beheren dat het aanbod van relatief grote prooidieren en larven in de vegetatie wordt vergroot. Dit kan bijvoorbeeld door het bemestingsniveau en het type bemesting hierop aan te passen en tegelijk ook de bodemvochtigheid te bevorderen. Minder bemesting leidt namelijk tot

een groter aanbod van *Diptera* groter dan zeven mm (Kleijn *et al.* 2009a). Ruige stalmest bevordert de hoeveelheid dood organisch materiaal op de bodem en dat biedt weer mogelijkheden voor bepaalde insecten, maar ook regenwormen.

In hoeverre waterpeil van invloed is op de vegetatiestructuur kon niet onderzocht worden. De drie experimenten met waterpeilverhoging (zie hoofdstuk 3) kunnen op de termijn van een jaar hier geen uitsluitsel over geven en bovendien bleek dat de aanpak zoals die is gevolgd in die gebieden tot een onvoldoende verhoging van het waterpeil leidde op het perceel zelf. De verwachting is echter dat een hoger waterpeil op het perceel zelf zal leiden tot een vertraging van de groei van de vegetatie (Kleijn *et al.* 2009c). Aanwijzingen dat een hoger waterpeil inderdaad leidt tot een beperking van de grasgroei werden gevonden in Hetter. Hier was het waterpeil op het perceel hoger dan in de andere twee gebieden en dit leidde tot een zichtbare kortere vegetatie en zelfs kale plekken (hoofdstuk 3).

Dit schetst gelijk het probleem bij het vaststellen van de vegetatiestructuur. In dit onderzoek is getracht de structuur te beschrijven aan de hand van de '50%-hoogte'. Probleem hierbij is echter dat dit een tweedimensionale beschrijving van de structuur geeft, terwijl voor de vogels waarschijnlijk de driedimensionale structuur van belang is. Het toverwoord is waarschijnlijk variatie. Daarmee wordt bedoeld dat een perceel met een rijke vegetatiestructuur niet alleen wordt gekenmerkt door veel variatie in de hoogte en ijtheid van de vegetatie, maar ook dat hierin in ruimtelijk zin veel variatie is. Dat wordt onder andere bereikt als een perceel niet alleen bestaat uit een bepaald soort gras, maar vooral een grote schakering heeft aan grassoorten en allerlei kruiden. Hierdoor ontstaat binnen het perceel een soort micromosaïek van open en dichte vegetatie, kruidenrijke en grasachtige stukken waarin elke weidevogelsoort het voor hem of haar geschikte plekje kan vinden. Een dergelijk micromosaïek kan worden bereikt wanneer het perceel enig reliëf vertoont bij een relatief hoog waterpeil. Dankzij dat waterpeil zal op de wat lagere delen van het perceel de vegetatiegroei later op gang komen dan op delen die iets hoger zijn gelegen. In dit kader dient gerealiseerd te worden dat de structuur van de vegetatie niet alleen belangrijk is voor de voedselopname van de kuikens, maar ook om de kans op predatie van de kuikens te verkleinen. Op percelen met een micromosaïek is een voedselplek direct naast een schuilgelegenheid te vinden. Bij naderend onheil kunnen kuikens zich zo direct verschuilen.

5.5. Eindconclusie

Het zenderonderzoek heeft laten zien dat de van oudsher bekende overwinteringsgebieden in West-Afrika nog steeds een belangrijke rol spelen voor Grutto's. Tegelijk lijkt het belang van de rijstvelden op het Iberisch schiereiland voor de Grutto niet alleen te liggen in de periode van de trek, maar ook in de winter. Het belang van deze laatste gebieden lijkt dan ook alleen maar te zijn toegenomen in de loop der jaren. Al die gebieden staan echter onder druk door toegenomen menselijk gebruik van de omgeving. Hoewel Grutto's de indruk wekken flexibel te zijn en relatief eenvoudig te kunnen switchen tussen gebieden zal duidelijk zijn dat er ook grenzen zijn aan die flexibiliteit. Een Flyway-managementplan voor de Grutto om belangrijke gebieden tijdens de trek en overwintering te beschermen kan wellicht voorkomen dat belangrijke gebieden voor Grutto's verloren zullen gaan in de toekomst.

Eenmaal aangekomen in de broedgebieden (in ons geval Nederland) is bodemvochtigheid cruciaal voor de voedselopname omdat de doordringbaarheid van de bodem dan groter is. Maar misschien nog belangrijker is de constatering dat een hoog waterpeil voorkomt dat die doordringbaarheid sterk afneemt in droogteperiodes. Al eerder is gebleken dat gebieden met een stabiele of toenemende populatie worden gekenmerkt door een vrij constant waterpeil, zonder uitschieters naar lage waterpeilen (Van 't Veer *et al.* 2008). Voor het beheer is belangrijk te constateren dat het op peil houden van de bodemvochtigheid het beste kan worden bereikt door al vroeg in de winter (december; uiterlijk januari) een hoog waterpeil in te stellen. Een hoge bodemvochtigheid wordt namelijk bereikt doordat bij een beperkte waterafvoer het water wordt vastgehouden op het perceel. Een al deels uitgedroogde bodem weer vochtig maken door middel van een hoog slootpeil zal in onvoldoende mate leiden tot een verbetering van de bodemvochtigheid.

Een hoog waterpeil leidt ook tot een vertraging van de grasgroei en heeft als resultaat dat er gemiddeld later wordt gemaaid op percelen met een hoog waterpeil (er bestaat een directe relatie tussen de hoogte van het waterpeil en het aandeel gemaaid land op 1 mei). Verwacht wordt dat een verhoogd waterpeil ook van invloed zal zijn op de samenstelling van de vegetatie en daarmee de structuur van die vegetatie. Dit blijkt gunstig te zijn voor de groei van gruttokuikens. In structuurrijke graslandvegetaties zijn kuikens succesvoller met het vangen van insecten en is het aanbod van grotere prooien beter. Op graslandpercelen die al eerder zijn gemaaid (zogenaamde hergroei) nemen kuikens in gewicht af. Wij pleiten er dan ook voor om niet langer de aanwezigheid van Hergroei in een gebied mee te nemen bij het berekenen van de hoeveelheid Kuikenland in dat gebied.

Literatuur

- ALTENBURG, W. & KAMP, J. VAN DER 1985. Importance des zones humides de la Mauritanie du Sud, du Sénégal, de la Gambie et de la Guinée Bissau pour la Barge à queue noire (*Limosa l. limosa*). Report RIN-IUCN-WWF project. Stichting Internationale Vogelbescherming, Zeist, The Netherlands.
- ALTENBURG, W. & KAMP, J. VAN DER 1991. Ornithological importance of coastal wetlands in Guinea. International Council for Bird Preservation. Cambridge.
- BEINTEMA, A.J. & DROST, N. 1986. Migration of the Black-tailed Godwit. *Gerfaut*, 76, 37-62.
- BEINTEMA, A.J. & VISSER, G.H. 1989. The effect of weather on time budgets and development of chicks of meadow birds. *Ardea*, 77, 181-192.
- BEINTEMA, A.J. & VISSER, G.H. 1989. Growth Parameters in Chicks of Charadriiform Birds. *Ardea* 77:169-180.
- BEINTEMA, A.J., THISSEN, J.B., TENSEN, D. & VISSER, G.H. 1991. Feeding ecology of charadriiform chicks in agricultural grassland. *Ardea* 79: 31-44.
- BEINTEMA, A., MOEDT, O., & ELLINGER, D. 1995. Ecologische atlas van de Nederlandse weidevogels. Schuyt & Co, Haarlem.
- BEINTEMA, A.J. & BERGH, L.M.J. VAN DEN 1976. Relaties tussen *waterpeil*, grondgebruik en weidevogelstand; deel I: onderzoek 1975. Leersum.
- BEINTEMA, A.J. & BERG, L.J.M. VAN DEN 1979. Relaties tussen waterpeil, grondgebruik en weidvogelstand. Deel II, onderzoek 1976. Leersum
- BOS, D., GRIGORAS, J. & NDYIAE, A. 2006. Land cover and avian biodiversity in rice fields and mangroves of West Africa. A&W-rapport 824. Altenburg & Wymenga, ecological research bv, Veenwouden / Wetlands International, Dakar.
- BOTH, C., PIERSMA, T. & ROODBERGEN, S.P. 2005. Climatic change explains much of the 20th century advance in laying date of Northern Lapwing *Vanellus vanellus* in The Netherlands. *Ardea* 93: 79-88.
- BRANDSMA, O. 1999. Het belang van bemesting voor het voedselaanbod van weidevogels. *De Levende Natuur* 100: 118-123.
- BRINK, V. VAN DEN, SCHROEDER, J., BOTH, C., LOURENÇO, P. M., HOOIJMEIJER, J. C. E. W. & PIERSMA, T. 2008. Space use by Black-tailed godwits *Limosa limosa* during settlement at a previous or a new nest location. *Bird Study* 55: 188-193.
- BRUINZEEL, L.W. (RED.) 2010. Overleving, trek en overwintering van scholekster, kievit, tureluur en Grutto. A&W rapport 1186. Rapport DK nr. 2009/dk128W. Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van LNV, Ede.
- COULSON, J.C. 1962. The biology of *Tipula subnodicornis* Zetterstedt, with comparative observations on *Tipula paludosa* Meigen. *Journal of Animal Ecology*, 31: 1-21.
- DENNIS, P., SKARTVEIT, J., MCCracken, D. I., PAKEMAN, R. J., BEATON, K., KUNAVAR, A. & EVANS, D. M. 2008. The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. *Journal of Applied Ecology* 45:279-287.
- DRENT, R.H. & DAAN, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding? *Ardea* 68: p. 225-2526. Eglington, S.M., Gill, J.A., Bolton, M., Smart, M.A., Sutherland, W.J. & Watkinson, A.R. (2008) Restoration of wet features for breeding waders on lowland grassland. *Journal of Applied Ecology*, 45, 305-314.
- FROUZ, J. 1999. Use of soil dwelling Diptera (Insecta, Diptera) as bioindicators: a review of ecological requirements and response to disturbance. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74:167-186.
- GALBRAITH, H. (1988) Effects of egg size and composition on the size, quality and survival of lapwing *Vanellus vanellus* chicks. *Journal of Zoology*, 214, 383-398.
- GILL, J.A., LANGSTON, R.H.W., ALVES, J.A., ATKINSON P.W., BOCHER, P., CIDRAES VIEIRA, N., CROCKFORD, N.J. GELINAUD, G., GROEN, N., GUNNERSSON, T.G., HAYHOW, B., HOOIJMEIJER, J., KENTIE, R., KLEIJN, D. LOURENÇO, P.M., MASERO, J.A., MEUNIER, F., POTTS, P.M., ROODBERGEN, J., SCHEKKERMAN, H., SCHROEDER, J., WYMENGA, E. & PIERSMA, T. 2008. Contrasting trends in two Black-tailed Godwit populations: a review of causes and recommendations. *Wader Study Group Bulletin* 114 : 43-50.
- GILL, R.E.JR., TIBBITS, T.L., DOUGLAS, D.C., HANDEL, C.M., MULCAHY, D.M., GOTTSCHALK, J.C., WARNOCK, N., MCCAFFERY, B.J., BATTLE, P.F. & PIERSMA, T. 2009. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B* 276: 447- 458.
- GREEN, R.E. 1988. Effect of environmental factors on the timing and success of breeding of Common Snipe *Gallinago gallinago* (Aves: Scolopacidae). *Journal of Applied Ecology* 25: 79-93.
- GUILLEMETTE M., WOAKES, A.J., FLAGSTAD, A. & BUTLER, P.J. 2002. Effects of data-loggers implanted for a full year in female Common eiders. *Condor* 104: 448-452.
- HEGYI, Z. & SASVÁRI, L. 1998. Parental condition

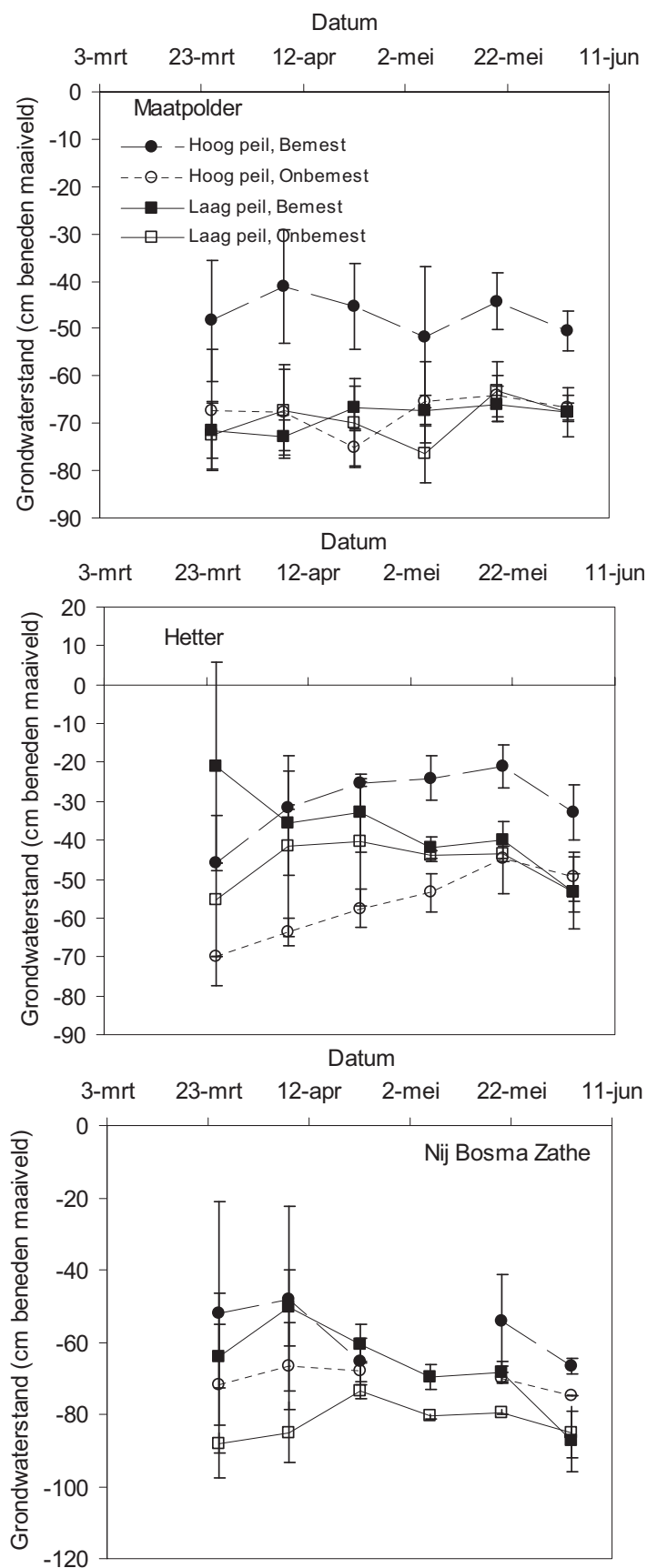
- and breeding effort in waders. *Journal of Animal Ecology*, 67, 41-53.
- HÖGSTEDT, G. 1974. Length of the pre-laying period in the Lapwing *Vanellus vanellus L.* in relation to its food resources. *Ornis Scandinavica*, 5, 1-4.
- HUPP, J.W., PEARCE, J.W., MULCAHY, D.M. & MILLER, D.A. 2006. Effects of abdominally implanted radiotransmitters with percutaneous antennas on migration, reproduction, and survival of Canada geese. *Journal of Wildlife Management* 70: 812-822.
- JONES, F.G.W. & JONES, M.G. 1984. Pests of field crops, 3e editie. Adward Arnold, London.
- KAMP, J. VAN DER, KLEIJN, D., NDIAYE, I., SYLLA, S.I. & ZWARTS, L. 2008. Rice farming and Black-tailed Godwits in the Casamance, Senegal. A&W-report 1080/Alterra-report 1614. Alterra, Wageningen / Wetlands International, Dakar / Altenburg & Wymenga ecological consultants, Veenwouden.
- KAMP J. VAN DER, NDIAYE, I. & FOFANA, B. 2006. Post-breeding exploitation of rice habitats in West Africa by migrating Black-tailed Godwit. Altenburg & Wymenga Ecological Consultancy, Veenwouden, The Netherlands.
- KENTIE, R., HOOLMEIJER, J., BOTH, C. & PIERSMA, TH. 2008. Grutto's in ruimte en tijd. Rapport DK nr. 2008/097. Kenniskring Weidevogels, Ede / Center for Ecological and Evolutionary Studies (CEES-RUG), Groningen.
- KLEIJN, D. & SNOEIJING, G.I.J. 1997. Field boundary vegetation and the effects of drift of agrochemicals: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. *Journal of Applied Ecology*, 34, 1413-1425.
- KLEIJN, D., DIMMERS, W., KATS, R. VAN, MELMAN, D., & SCHEKKERMAN, H. 2007. De voedselsituatie voor Gruttokuikens bij agrarisch mozaïekbeheer. Alterra-rapport 1487, Alterra, Wageningen.
- KLEIJN, D., BERENDSE, F., VERHULST, J., ROODBERGEN, M., KLOK, C. & VEER, R. VAN 'T 2008. Ruimtelijke dynamiek van weidevogelpopulaties in relatie tot de kwaliteit van de broedhabitat. Rapport DK nr. 2008/091. Kenniskring Weidevogels, Ede / Wageningen Universiteit, Wageningen.
- KLEIJN, D., DIMMERS, W., KATS, R. VAN & MELMAN, D. 2009a. Het belang van hoog waterpeil en bemesting voor de Grutto: II. de vestigingsfase. *De Levende Natuur*.
- KLEIJN, D., DIMMERS, W., KATS, R. VAN & MELMAN, D. 2009b. De relatie tussen gebruiksintensiteit en de kwaliteit van graslanden als foerageerhabitat voor Gruttokuikens. Alterra-rapport 1753, Alterra, Wageningen.
- KLEIJN, D., DIMMERS, W.J., KATS, R.J.M. VAN & MELMAN, T.C.P. 2009c. Het belang van hoog waterpeil en bemesting voor de Grutto: II. de kuikenfase. *De Levende Natuur* 110: 184-187.
- KLEIJN, D., SCHEKKERMAN, H., DIMMERS, W.J., VAN KATS, R.J.M., MELMAN, T.C.P. & TEUNISSEN, W.A. 2010. Adverse effects of agricultural intensification and climate change on breeding habitat quality of Black-tailed godwits *Limosa l. limosa* in the Netherlands. *Ibis*, 152, 475-486.
- KLEIJN, D., KAMP, J. VAN DER, MONTEIRO, H., NDIAYE, I., WYMENGA, E. & ZWARTS, L. 2010. Black-tailed Godwits in West African winter staging areas. Habitat use and hunting-related mortality. Alterra-report 2058, Wageningen.
- KNMI 2010. Informatie over het Weer in het Verleden, maand en seizoenoverzichten. URL:http://www.knmi.nl/klimatologie/maand_en_seizoenoverzichten/. Geraadpleegd 29-09-10.
- KORSCHGEN, C., KENOW, K., GENDRON-FITZPATRICK, A., GREEN, W. & DEIN, F. 1996. Implanting intra-abdominal radiotransmitters with external whip antennas in ducks. *J. Wildl. Manage.* 60: 132-137.
- KUIJPER, D.P.J., WYMENGA, E., KAMP, J. VAN DER & TANGER, D. 2006. Wintering areas and spring migration of the Black-tailed Godwit: bottleneck and protection along the migration route. A&W-report 820. Altenburg & Wymenga ecological consultants, Veenwouden.
- LATTY, C.J., HOLLMEN, T.E., PETERSEN, M.R., POWELL, A.N. & ANDREWS, R.D. 2010. Abdominally implanted transmitters with percutaneous antennas affect the dive performance of Common eiders. *Condor* 112: 314-322.
- LOURENÇO P.M., KENTIE R., SCHROEDER J., ALVES J.A., GROEN N.M., HOOLMEIJER, J.C.E.W. & PIERSMA T. 2010. Phenology, stopover dynamics and population size of migrating Black-tailed godwits *Limosa limosa limosa* in Portuguese rice plantations. *Ardea* 98: 35-42.
- MCCRACKEN, D.I, FOSTER, G.N. & KELLY, A. 1995. Factors affecting the size of leatherjacket (Diptera: Tipulidae) populations in pastures in the west of Scotland. *Applied Soil Ecology* 2: 203-213.
- MEYERS, P.M., HATCH, S.A. & MULCAHY, D.M. (1998). Effects of satellite transmitters on the nesting behavior of murre. *Condor* 100: 172-174.
- MULCAHY, D. & ESLER, D. 1999. Surgical and immediate post-release mortality of harlequin ducks (*Histrionicus histrionicus*) implanted with abdominal radio transmitters with percutaneous antennae. *J. Zoo Wildl. Med.* 30: 397-401.
- NAGER, R.G. 2006. The challenges of making eggs. *Ardea* 94: 323-346.
- NIJLAND, F. 2008. Kuikenland. Onderzoek naar gebruik van mozaïeken door steltopergezinnen in drie Gruttokringen in Fryslan in 2005-2007. Weidevogelmeetnet Friesland, Publicatie Bureau N nr.31 Bureau N, Leeuwarden

- OOSTERVELD, E., 2006. Betekenis van waterpeil en bemesting voor weidevogels. De Levende Natuur 107: 134-137.
- OOSTERVELD, E.B. In voorbereiding. Habitat preference of Black-tailed Godwit chicks *Limosa limosa limosa* with agricultural mosaic management. MS
- OOSTERVELD, E.B., ALTENBURG, W. & WYMENGA, E. 2006. Bij hoog en bij laag. Landschap 23: 95-99.
- PAASSEN, A. VAN & TEUNISSEN, W. 2010. Weidevogelbalans 2010. Landschapsbeheer Nederland, Utrecht; SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- PESHO, G.R., BRAUEN, S.E. & GOSS, R.L. 1981. European crane fly: larval infestations in grass cultivars. Journal of Economic Entomology 74: 230-233.
- PIERSMA, T. 2007. Understanding the numbers and distribution of waders and other animals in a changing world: habitat choice as the lock and the key. Stilt 50: 3-14.
- SCHEKKERMAN H. 1997 Graslandbeheer en groeimogelijkheden voor weidevogelkuikens. IBN-rapport 292.
- SCHEKKERMAN, H. & MUSKENS, G. 2000. Produceren Grutto's *Limosa limosa* in agrarisch grasland voldoende jongen voor een duurzame populatie? *Limosa*, 73, 121-134.
- SCHEKKERMAN, H. & BEINTEMA, A.J. 2007. Abundance of invertebrates and foraging success of black-tailed godwit (*Limosa limosa*) chicks in relation to agricultural grassland management. 95, 39-54.
- SCHEKKERMAN, H. 2008. Precocial problems. Shorebirds chick performance in relation to weather, farming and predation. Alterra scientific contributions 24, Alterra, Wageningen
- SCHEKKERMAN, H. & BOELE, A. 2009. Foraging in precocial chicks of the black-tailed godwit *Limosa limosa*: vulnerability to weather and prey size. Journal of Avian Biology 40:369-379.
- SCHEKKERMAN, H., TEUNISSEN, W. & OOSTERVELD, E. 2009. Mortality of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* and Northern Lapwing *Vanellus vanellus* chicks in wet grasslands: influence of predation and agriculture. J Ornithol 150:133-145.
- SCHEKKERMAN, H., TEUNISSEN, W.A. & MÜSKENS, G.J.D.M. 1998. Terreingebruik, mobiliteit en metingen van broedsucces van Grutto's in de jongenperiode Report No. 403, IBN-DLO, Wageningen.
- SCHROEDER, J. 2010. Individual fitness correlates in the Black-tailed Godwit. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- TEUNISSEN, W.A., SCHEKKERMAN, H. & WILLEMS F. 2005. Predatie bij weidevogels. Op zoek naar de mogelijke effecten van predatie op de weidevogelstand. SOVON-onderzoeksrapport 2005/11. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen. Alterra-Document 1292, Alterra, Wageningen.
- TEUNISSEN, W., KLOK, C., KLEIJN, D. & SCHEKKERMAN, H. 2008. Factoren die de overleving van weidevogelkuikens beïnvloeden. Rapport DK nr. 2008/dk101, Ministerie van LNV - Directie Kennis, Ede/SOVON Onderzoeksrapport 2008/01, SOVON, Beek-Ubbergen.
- TEUNISSEN, W.A. 2000. Vrijwillige weidevogelbescherming. Het effect van vrijwillige weidevogelbescherming op de aantalsontwikkeling en het reproductiesucces van weidevogels. SOVON-onderzoeksrapport 00/04. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- VEER, R. VAN 'T, SIERDSEMA, H., MUSTERS, C.J.M., GROEN, N. & TEUNISSEN, W.A. 2008. Weidevogels op landschapsschaal. Ruimtelijke en temporele veranderingen. Rapport DK nr. 2008/dk105, Directie kennis, Ministerie LNV. Ede.
- VERKUIL, Y.I. 2010. The ephemeral shorebird. Population history of ruffs. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- VERSTRAEL, T.J. 1987. Weidevogelonderzoek in Nederland. Een overzicht van het Nederlandse weidevogelonderzoek 1970-1985. Contactcommissie Weidevogelonderzoek van de Nationale Raad voor Landbouwkundig Onderzoek, 's Gravenhage.
- WALLIS DE VRIES, M. F., PARKINSON, A. E., DULPHY, J. P., SAYER, M. & DIANA, E. 2007. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 4. Effects on animal diversity. Grass and Forage Science 62:185-197. Whitehead, S.C., Wright, J. & Cotton, P.A. (1995) Winter field use by the European Starling *Sturnus vulgaris*: habitat preferences and the availability of prey. Journal of Avian Biology 26: 193-202.
- WIERSMA, P. & PIERSMA, T. 1995. Scoring abdominal profiles to characterize migratory cohorts of shorebirds : an example with red knots. J.Field Ornithol. 66(1) : 88-98.
- WINDEN, J. VAN DER, TEUNISSEN, W.A. & ENGELMOER, M. 1996. Niet-broedende watervogels in Nederlandse grasland-ecosystemen. Achtergronddocument ESV Graslanden. Werkdocument IKC Natuurbeheer nr. W-112, IKC, Wageningen.
- ZEHM, A., NOBIS, M. & SCHWABE, A. 2003. Multiparameter analysis of vertical vegetation structure based on digital image processing. Flora 198:142-160.
- ZWARTS, L. & BLOMERT, A.M. 1996. Daily metabolizable energy consumption of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on larvae of the crane fly *Tipula paludosa*. Ardea 84A: 221-228.

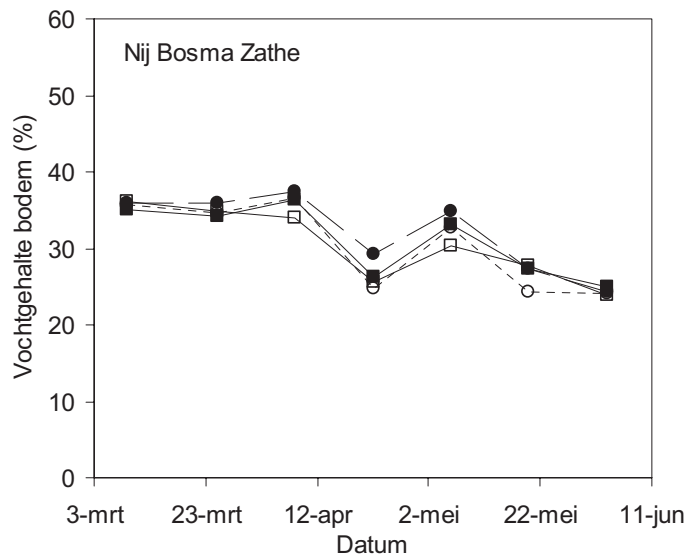
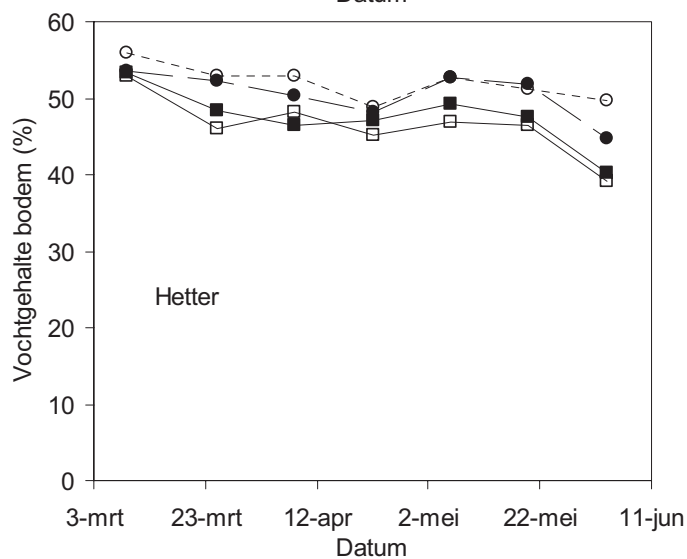
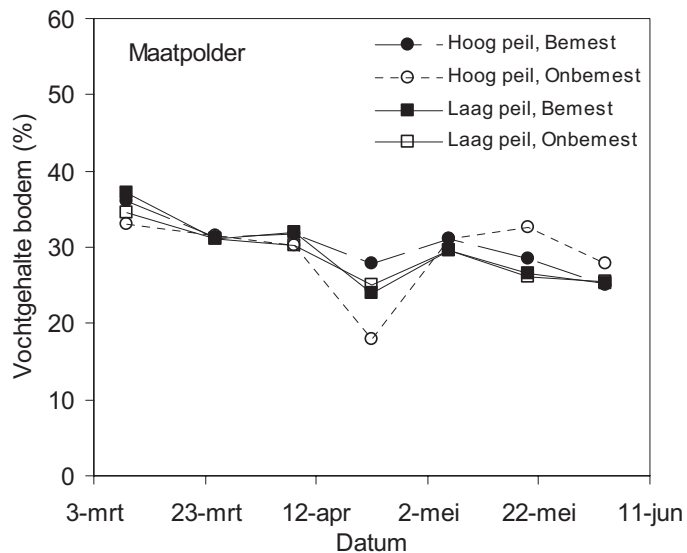
- ZWARTS, L. 1993. Het voedsel van de Grutto. De Graspieper 13 (1): 53-57.
- ZWARTS, L., BIJLSMA, R.G., KAMP, J. VAN DER & WYMENGA, E. 2009. Living on the edge. Wetlands and birds in the Sahel. KNNV International Publishers, Utrecht.

Bijlage 1

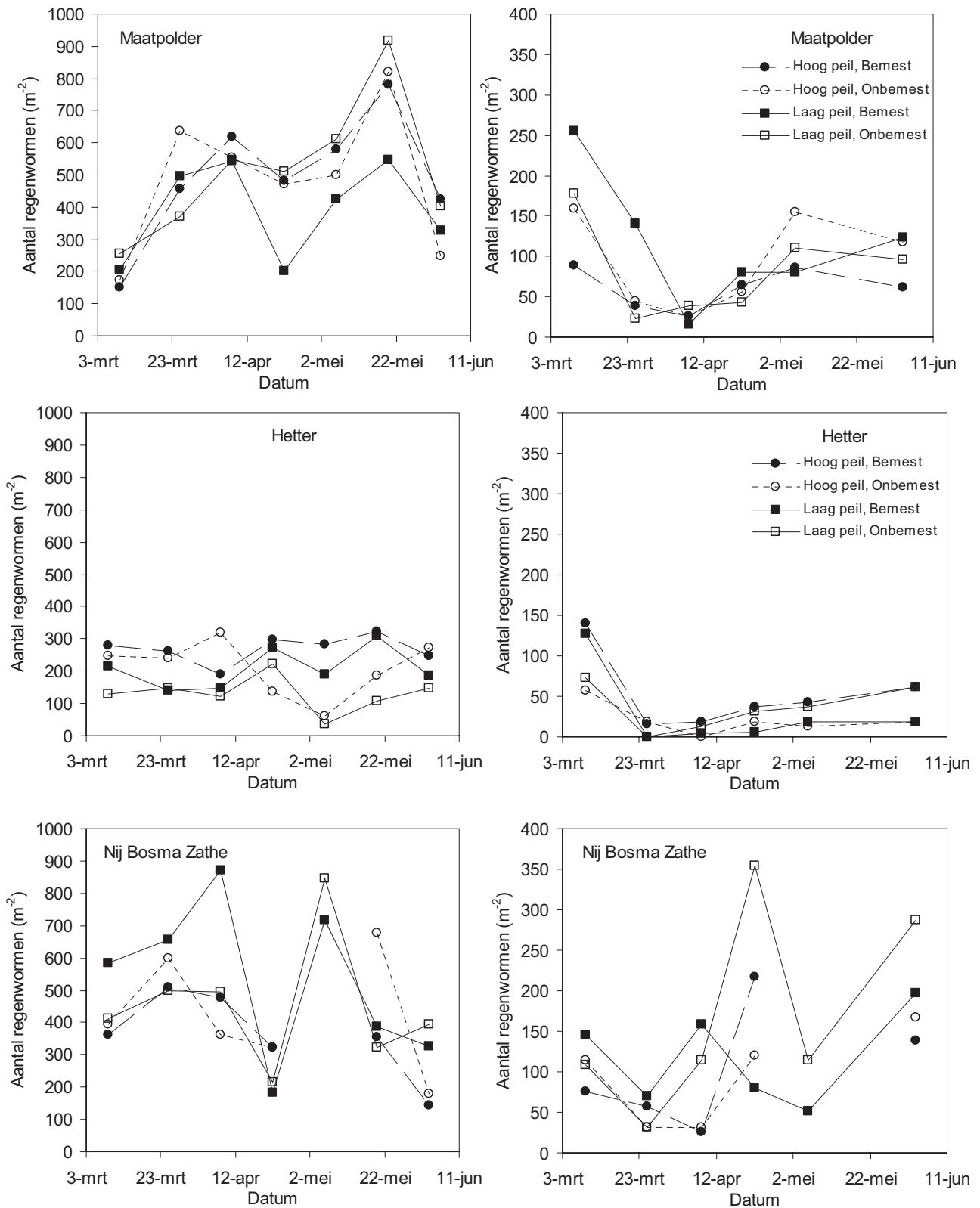
Bijlage 1.1. De veranderingen in gemiddelde grondwaterstand (\pm standaardfout) gedurende de studieperiode in de proefvlakken met verschillende combinaties van waterpeil en bemesting.



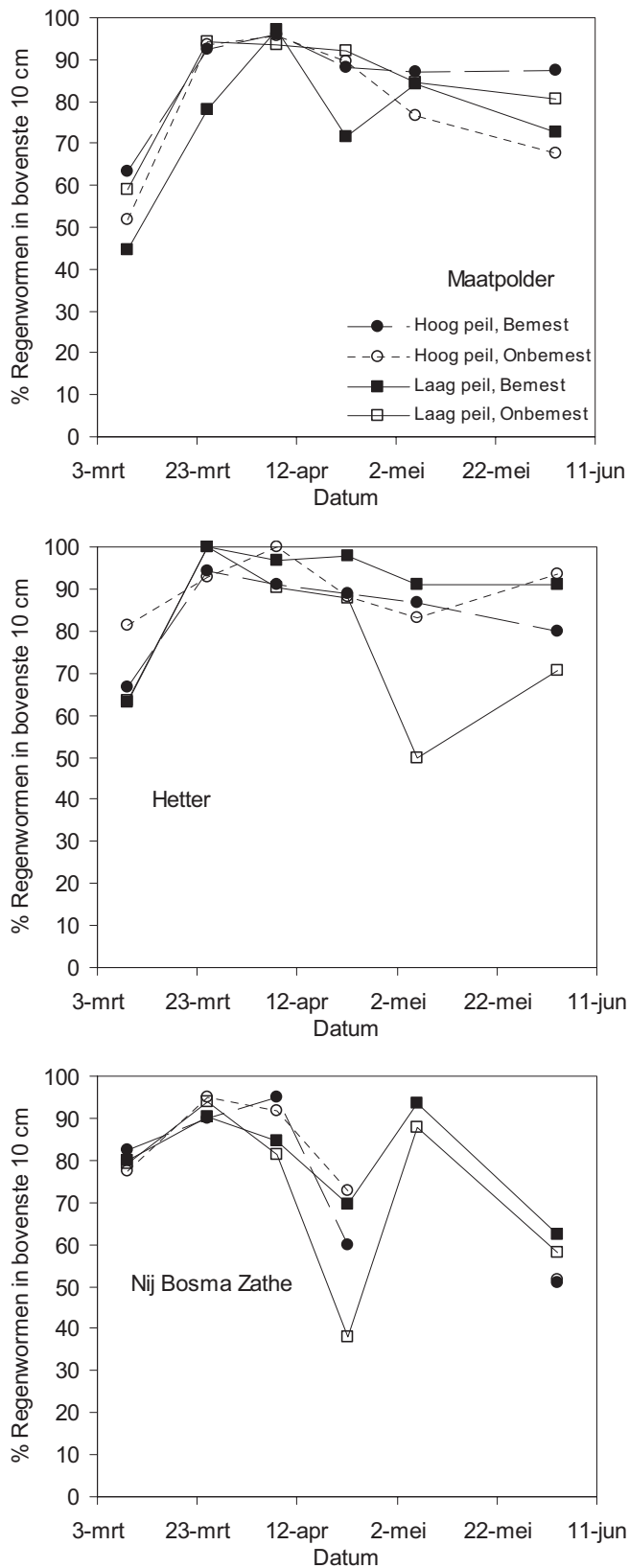
Bijlage 1.2. De veranderingen het gemiddelde vochtgehalte van de bovenste 10 cm van de bodem (\pm standaardfout) gedurende de studieperiode in de proefvlakken met verschillende combinaties van waterpeil en bemesting.



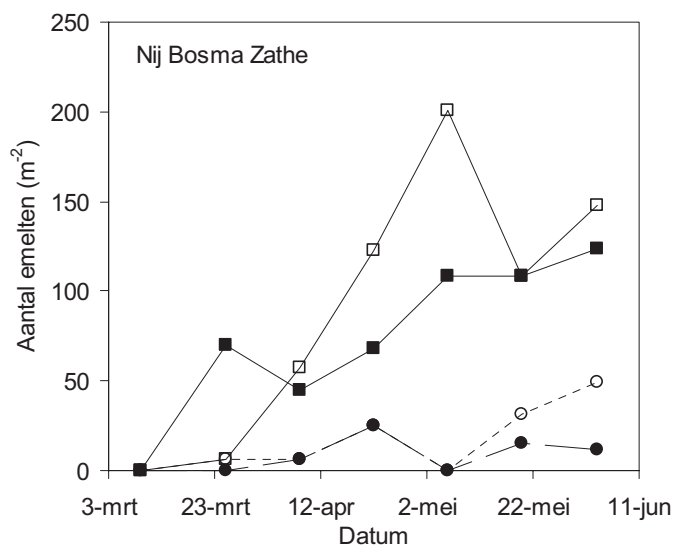
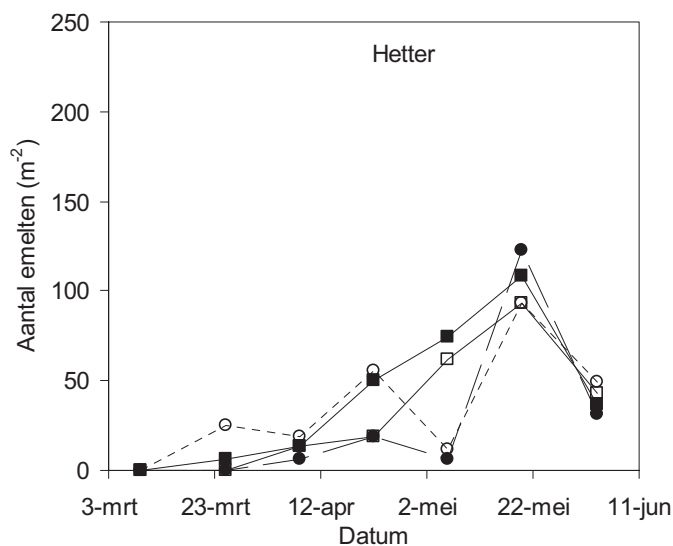
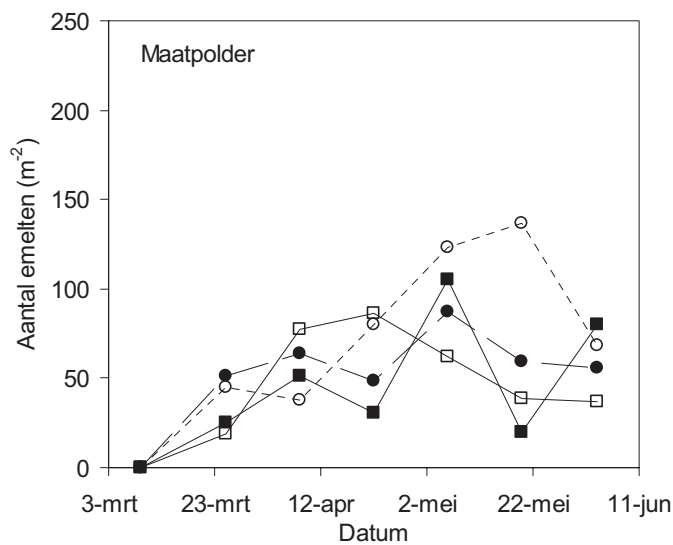
Bijlage 1.3. De veranderingen dichtheid regenwormen in de bodemlaag van 0-10 cm (linker panelen) en de bodemlaag van 10-20 cm (rechter panelen) gedurende de studieperiode in de proefvlakken met verschillende combinaties van waterpeil en bemesting. Weergegeven zijn gemiddelden \pm standaardfout. Let op het verschil in y-as tussen de linker en rechter panelen.



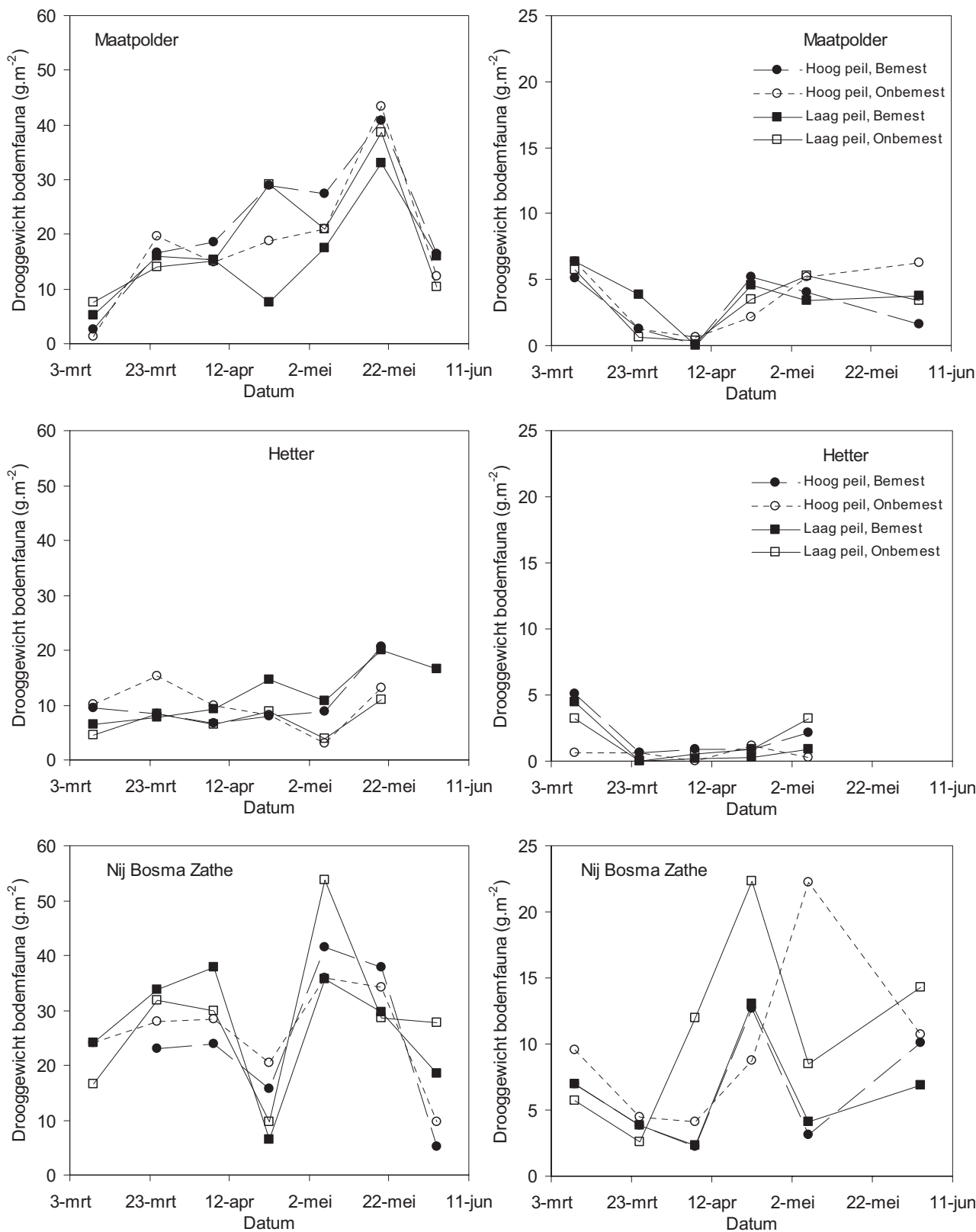
Bijlage 1.4. De veranderingen dichtheid regenwormen in de bodemlaag van 0-10 cm (linker panelen) en de bodemlaag van 10-20 cm (rechter panelen) gedurende de studieperiode in de proefvlakken met verschillende combinaties van waterpeil en bemesting. Weergegeven zijn gemiddelden \pm standaardfout. Let op het verschil in y-as tussen de linker en rechter panelen.



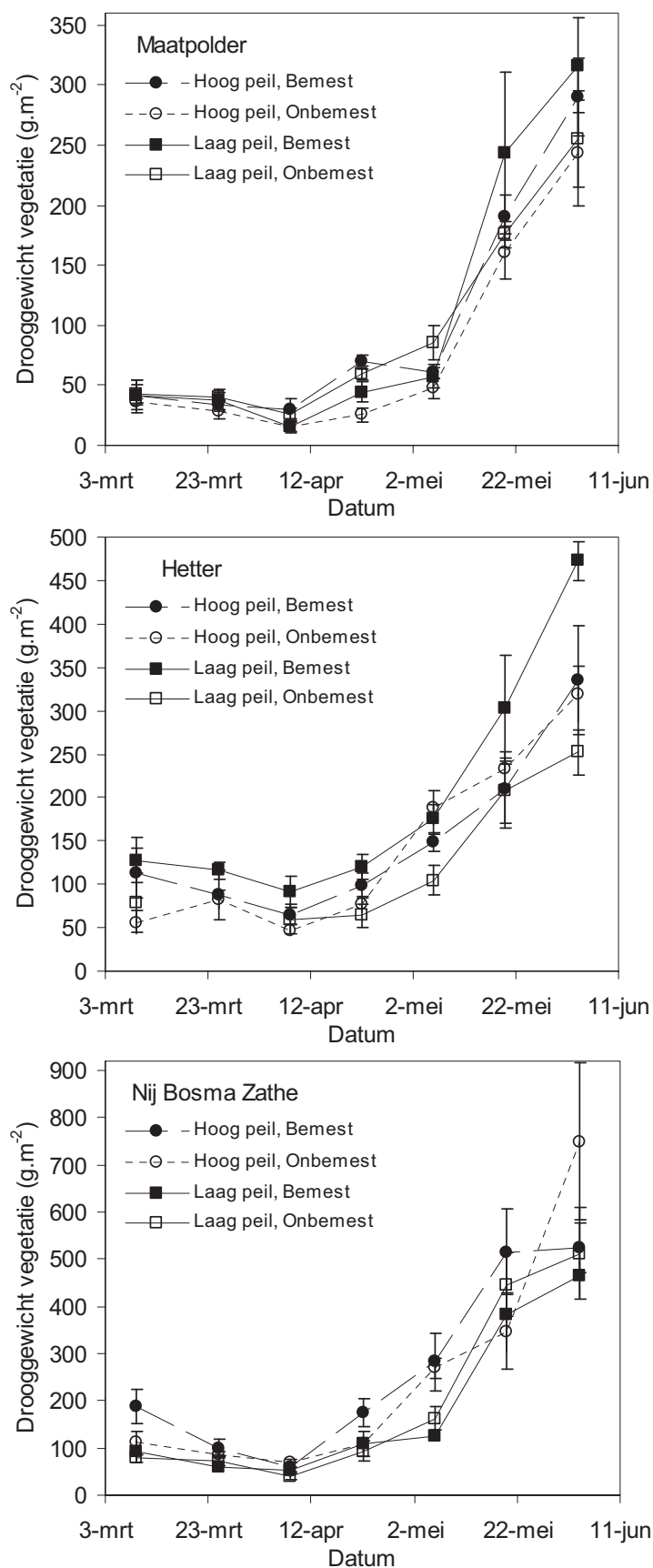
Bijlage 1.5. De veranderingen dichtheid emelten in de bodemlaag van 0-10 cm gedurende de studieperiode in de proefvlakken met verschillende combinaties van waterpeil en bemesting. Weergegeven zijn gemiddelden \pm standaardfout.



Bijlage 1.6. De veranderingen in het drooggewicht aan bodemfauna in de bodemlaag van 0-10 cm (linker panelen) en de bodemlaag van 10-20 cm (rechter panelen) gedurende de studieperiode in de proefvlakken met verschillende combinaties van waterpeil en bemesting. Weergegeven zijn gemiddelden \pm standaardfout. Let op het verschil in y-as tussen de linker en rechter panelen.

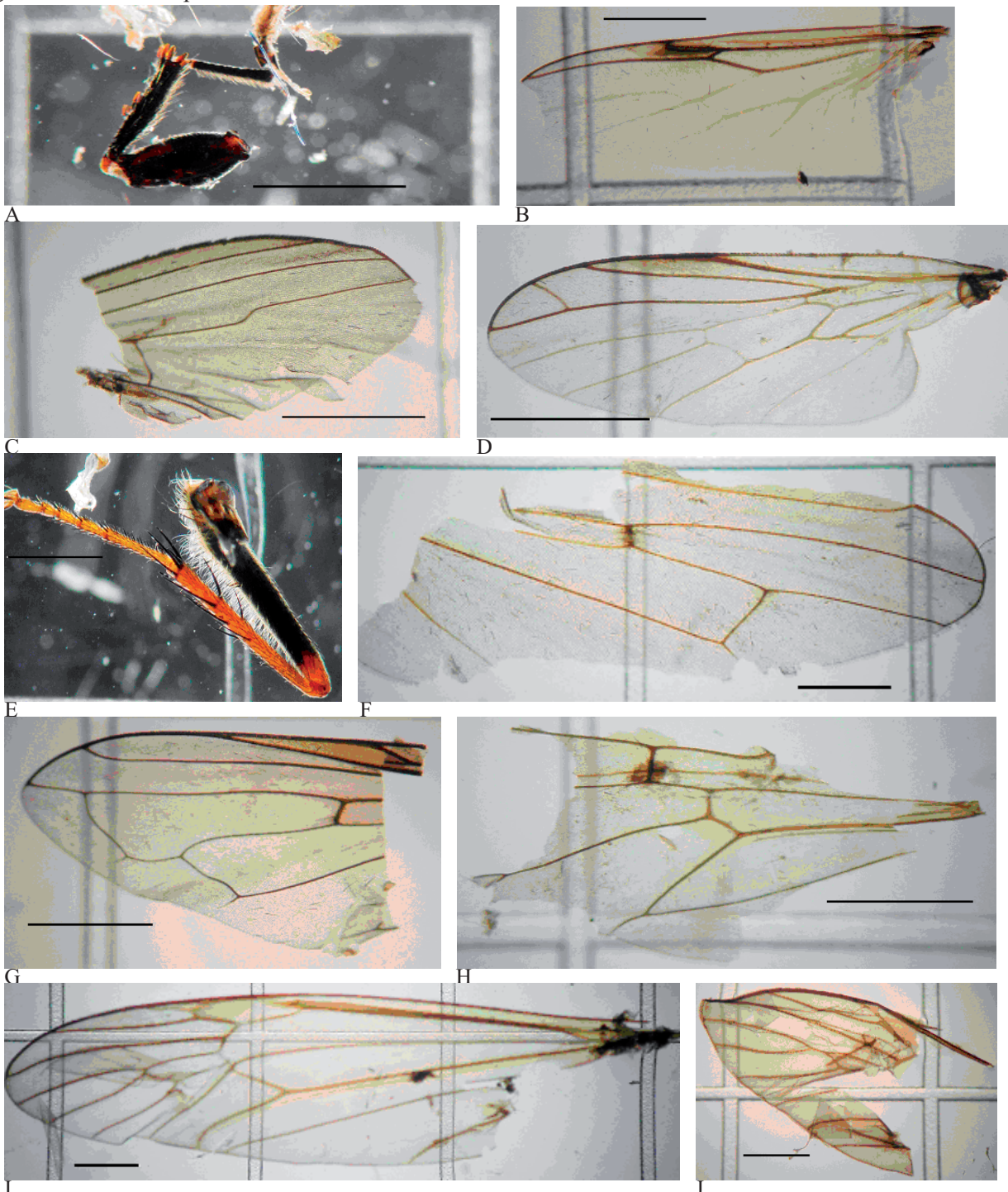


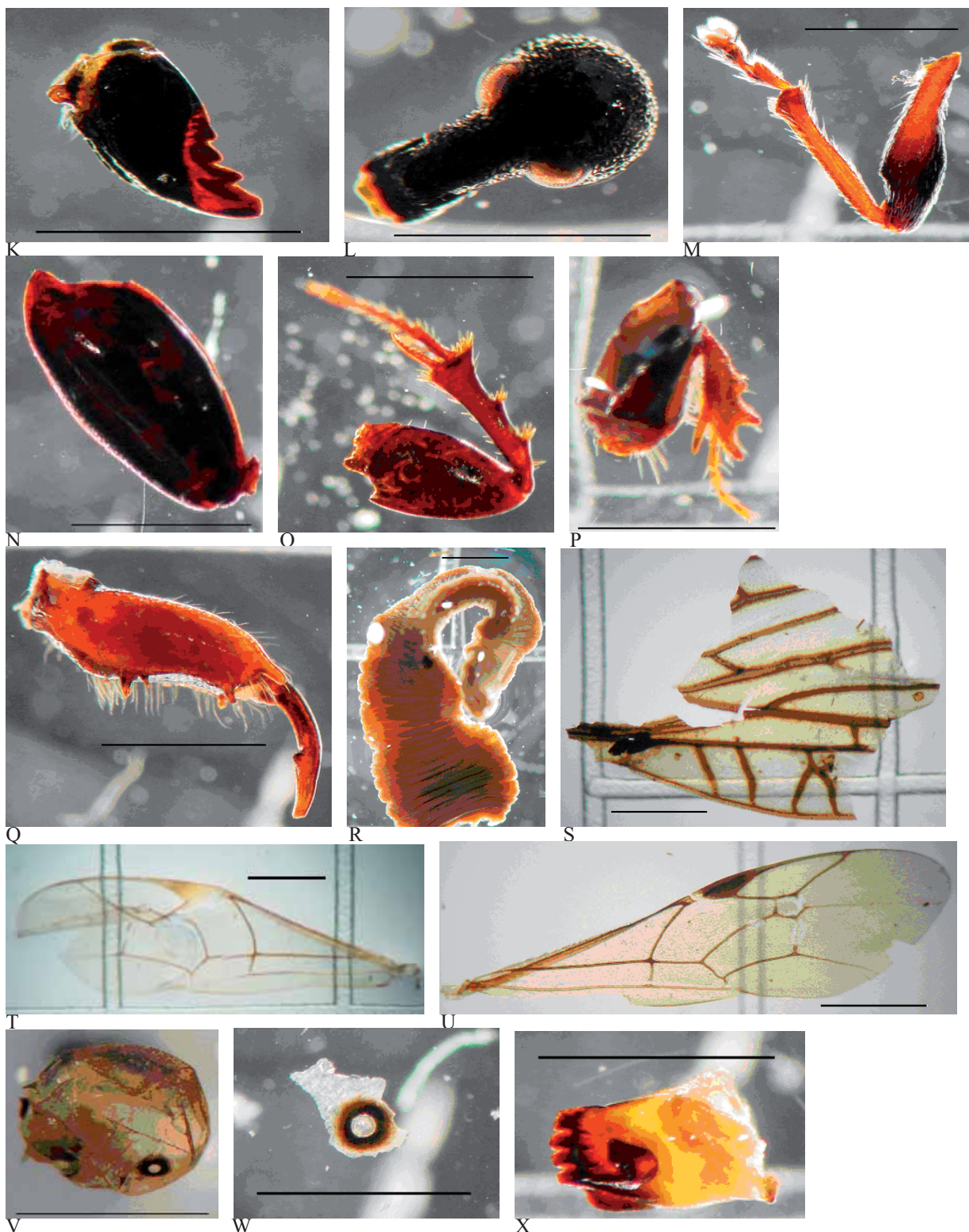
Bijlage 1.7. De veranderingen in het gemiddelde drooggewicht van de vegetatie (\pm standaardfout) gedurende de studieperiode in de proefvlakken met verschillende combinaties van waterpeil en bemesting.



Bijlage 2

Foto's van verschillende partikels van arthropoden in de faeces van gruttokuikens verzameld tijdens de graslandstructurexperimenten.





De horizontale lijn in elke foto is in werkelijkheid 1 mm lang. Foto's: A.M. Vriezokolk. **A:** Bibionidae poot, **B:** Bibionidae vleugel, **C:** Dolichopodidae vleugel, **D:** Empididae vleugel, **E:** Scatophaga poot, **F:** Scatophaga vleugel, **G:** Syrphidae vleugel, **H:** Syrphidae vleugel, **I:** Tipulidae vleugel, **J:** Tipulidae vleugel, **K:** Staphylinidae mandibula, **L:** Curculionidae kop, **M:** Curculionidae kop, **N:** Caracidae femur, **O:** *Aphodius* poot, **P:** *Aphodius* voorpoot, **Q:** Araneida fang, **R:** Lumbricidae, **S:** Sialidae (Neuroptera), **T:** Hymenoptera, **U:** Hymenoptera, **V:** Tenthredinidae larve kop, **W:** Tenthredinidae larve 'oog', **X:** Tenthredinidae larvae mandibula.

