



A&W-rapport 1448

WEIDEVOGELS EN PREDATIE: EEN LITERATUUROVERZICHT

in opdracht van


provinsje fryslân
provincie fryslân 

A&W-rapport 1448

WEIDEOGELS EN PREDATIE:
EEN LITERATUUROVERZICHT

E.B. Oosterveld



Projectnummer 1480frp	Projectleider E.B. Oosterveld	Status Eindrapport
Autorisatie Goedgekeurd	Paraaf M. Brongers 	Datum 6 juni 2011

E. B. Oosterveld 2011.
 Weidevogels en predatie: een literatuuroverzicht.
 A&W-rapport 1448. Altenburg & Wymenga, ecologisch
 onderzoek, Feanwâlden

Opdrachtgever
 Provinsje Fryslân
 Postbus 20120, 8900 HM Leeuwarden
 Telefoon (058) 2925925

Foto Voorplaat
Gruttokuiken en plukresten van Gruttokuiken, foto's A&W

Uitvoerder
 Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek bv
 Postbus 32, 9269 ZR Feanwâlden
 Telefoon (0511) 47 47 64, Fax (0511) 47 27 40
 e-mail: info@altwym.nl
 web: www.altwym.nl

Dankwoord
 Ik dank Wolf Teunissen (SOVON) voor commentaar op een
 eerste versie van dit rapport

INHOUD

SAMENVATTING	I
1. INLEIDING	1
2. VRAAGSTELLING EN WERKWIJZE	3
2.1. Vraagstelling	3
2.2. Werkwijze	3
3. AANTALSREGULATIE BIJ (WEIDE)-VOGELS EN DE INVLOED VAN PREDATIE	5
3.1. Vogels algemeen	5
3.2. Steltlopers in agrarisch cultuurlandschap	7
3.3. Afgeleide of zelfstandige factor?	14
3.4. Predatie in verschillende reproductiefasen	15
3.5. Soorten predatoren	16
3.6. Ontwikkeling van predatorpopulaties	18
4. FACTOREN DIE PREDATIE BEÏNVLOEDEN	21
5. MAATREGELEN OM PREDATIE TE VERMINDEREN	29
5.1. Verwijderen van predatoren	29
5.2. Afzetten en uitrasteren	31
5.3. Verwijderen van opgaande landschapselementen en dekking	32
5.4. Overige maatregelen	32
5.5. (Kosten)effectiviteit	34
6. REPRESENTATIVITEIT VOOR DE FRIESE SITUATIE	35
7. DISCUSSIE EN CONCLUSIES	37
LITERATUUR	41

SAMENVATTING

Intensivering van de landbouw is de afgelopen decennia in heel Europa de hoofdoorzaak van de afname van boerenlandvogels (broedvogels van het agrarisch cultuurlandschap, waaronder weidevogels). Bij veel betrokkenen bij weidevogelbescherming leeft de indruk dat predatie daar de laatste jaren als belangrijke factor is bijgekomen. In deze studie is op een rijtje gezet wat in de wetenschappelijke literatuur bekend is over de rol van predatie bij de ontwikkeling van boerenlandvogels, met nadruk op de steltloperweidevogels. Om de betekenis van predatie bij weidevogels te beoordelen zijn studies geselecteerd die de rol van predatie in relatie met andere verliesoorzaken en totale reproductie en/of aantalsverandering hebben geanalyseerd en gekwantificeerd. 26 studies voldeden aan dit criterium. 20 van de 26 analyses (driekwart) geven aan dat predatie op nesten of kuikens de belangrijkste oorzaak is van te weinig reproductie en/of populatieafname gedurende de afgelopen 20-30 jaar. Dit geldt voor meerdere landen in Europa. De hoofdrol van predatie geldt zowel in intensief als extensief gebruikte cultuurlandschappen. In Nederland geldt het vooral in gebieden met bescherming tegen verliezen door landbouwactiviteiten (reservaten, gebieden met mozaïekbeheer). In gebieden zonder bescherming vormen landbouwactiviteiten een belangrijke verliesoorzaak. Predatie op kuikens lijkt het belangrijkste knelpunt, meer dan nestpredatie en predatie op volwassen vogels.

Op meerdere plaatsen in Europa (Engeland, Duitsland, Nederland) is geconstateerd dat de predatie op steltlopers (en boerenlandvogels in het algemeen) vanaf de laatste decennia van de vorige eeuw is toegenomen. De toename hangt samen met een herstel c.q. uitbreiding van een aantal predatoren in het moderne cultuurlandschap, zoals Vos, Buizerd, Havik, Zwarte kraai en Ooievaar, in wisselwerking met diverse andere ontwikkelingen. Zachter wordende winters zijn de oorzaak van een toename van Blauwe reigers. Vos, Hermelijn en Zwarte kraai vormen in Nederland de belangrijkste predatoren van nesten; Blauwe reiger, kleine marterachtigen (Hermelijn, Wezel, Bunzing) en Buizerd (en mogelijk ook Vos en Zwarte kraai) van kuikens. Er kunnen 21 wisselwerkingen van predatie met andere factoren worden onderscheiden waardoor predatie wordt bevorderd (of niet vermindert). De belangrijkste zijn:

- Toename van predatoraantallen in het moderne cultuurlandschap door afname van roofvogelvervolging, droger worden van de bodem door ontwatering en aankleding van het open landschap met ruilverkavelingsbosjes en dergelijke,
- Bestrijding van bepaalde predatoren leidt tot toename van andere, bijvoorbeeld Vossen eten Hermelijnen maar door bejagen van Vossen krijgen Hermelijnen meer kans,
- Intensivering van het landgebruik. Dit leidt onder andere tot:
 - afname van weidevogeldichtheden wat leidt tot een lager broedsucces door minder afweer tegen predatoren,
 - afname van Veldmuizen als alternatieve prooi voor predatoren,
 - eerder maaien en oogsten waardoor het broedseizoen korter wordt en er na predatieverlies minder kans is om succesvol een vervollegesel te produceren,
 - een vergrootte kans op predatie bij Gruttokuikens door verlies van dekking bij grootschalig en vroeg maaien,
 - afname van de gewasdiversiteit en een eenvormiger en dichtere stand van het gewas waardoor de beschikbaarheid en/of bereikbaarheid van voedsel voor kuikens

verslechtert en de conditie kan afnemen. Dit verhoogt de kwetsbaarheid voor predatie.

Daar staat tegenover dat de intensivering van de landbouw leidt tot een grootschaliger landschap met minder perceelsscheidingen, ruige overhoekjes, houtsingels en andere landschapselementen. Dit geeft minder dekking aan predatoren. Dit heeft echter niet altijd gevolgen voor de predatiedruk en weegt niet op tegen de negatieve effecten.

- De aanwezigheid van opgaande landschapelementen zoals bomen en bosjes leidt tot een verkleining van geschikt broedhabitat omdat steltlopers die elementen mijden. Dit heeft vooral te maken met de aanwezigheid van predatoren in die landschapelementen: er treedt predatiemijding op. In sommige gevallen treedt ook bescherming op tegen andere predatoren wanneer in de omgeving van een predator wordt gebroed. Bij boerenlandvogels (waaronder steltlopers) is echter vooral mijding aangetoond,
- Het effect van landschapselementen op de reproductie is niet eenduidig. Soms wordt een slechter broedsucces gemeld naarmate de afstand tot elementen kleiner is, soms wordt geen effect gemeld. In het laatste geval zou het kunnen zijn, dat de directe omgeving al ontruimd is door predatiemijding,
- Met name bij Kieviten is een duidelijk verband vastgesteld tussen de broeddichtheid en de overlevingskans van nesten en kuikens: veel vogels bij elkaar zijn in staat predatoren af te weren. Dit effect is ook aangetoond voor combinaties van soorten, zoals Kieviten, Grutto's, Watersnppen, Tureluurs, Veldleeuweriken en Gele kwikstaarten. Bij de Kievit is een dichtheid waarbij het werkt bijvoorbeeld minimaal 9 nesten binnen 100 m van elkaar,
- Concentratie kan ook averechts werken, bijvoorbeeld wanneer het predatoren aantrekt en verweer onvoldoende effectief is, bijvoorbeeld tegen Vossen. Dit zou het geval kunnen zijn in gebieden met agrarisch mozaïekbeheer en in reservaten, die eilandjes vormen in een cultuurzee die verder ontruimd is door weidevogels.

Maatregelen om predatie te verminderen hebben alleen zin als de kwaliteit van het broedhabitat goed is. Omdat het grootste knelpunt de kuikenoverleving is, betekent dat dat er voldoende kuikenland moet zijn (bij voorkeur op hoog waterpeil). De doorslaggevende betekenis van lang gras met een open structuur (kuikenland) voor Grutto's en Tureluurs vormt de les van 2006. Toen werd door weersomstandigheden het maaien grootschalig uitgesteld tot begin juni en had ook het boerengrasland een open structuur. De goede habitatkwaliteit compenseerde de predatieverliezen wat leidde tot een goede reproductie.

Effectieve methoden om predatie te verminderen zijn:

- Verwijderen van predatoren. Een aantal studies (in het moderne agrarische cultuurlandschap) wijst uit dat dit kan leiden tot een toename van broedpopulaties van boerenlandvogels/steltlopers met een factor 1.5 – 2.5. Het werkt echter niet altijd. De redenen van mislukking zijn:
 - De wintersterfte neemt toe, waardoor de broedpopulatie in het volgende jaar niet toeneemt,
 - Nieuwe predatoren koloniseren een gebied als predatoren zijn verwijderd,
 - Het verwijderen lukt onvoldoende,
- Uitrasteren van nesten en opgroeigebied van kuikens. Dit werkt alleen als nestpredatie de belangrijkste factor is en is alleen uitvoerbaar als het te beschermen gebied niet te gek groot is, dus bij kleine en geconcentreerde populaties,

- De oppervlakte geschikt broedgebied vergroten door landschapelementen te verwijderen. Dit werkt niet zozeer door directe vermindering van predatie op nesten en/of kuikens maar doordat predatiemijding wegvalt.

Alleen extensiveren van het graslandbeheer of alleen uitschakelen van de kuikenpredatie is vaak niet genoeg voor voldoende reproductie. In veel gevallen is een aanpak op verschillende fronten nodig: zowel habitat verbeteren door vergroten van de landschappelijke openheid, verhogen van waterpeil en aanpassen van het graslandbeheer, als ontmoedigen of bestrijden van predatoren (voor zover wettelijk is toegestaan).

1. INLEIDING

Het wel en wee van de weidevogels houdt veel mensen in Nederland bezig. Daarbij is predatie vaak onderwerp van heftige discussie. Volgens sommigen is het een oorzaak van de achteruitgang; volgens anderen ligt de hoofdoorzaak bij de intensivering van de landbouw en is toegenomen predatie een indirect gevolg van die intensivering. Predatie op weidevogels is een gevoelig onderwerp. Het raakt niet alleen de achteruitgang van de weidevogels maar ook de discussie over jacht en breder de discussie over al of niet ingrijpen in de natuur. Niet zelden verzanden discussies in woordenstrijd vol met emoties en is het moeilijk feiten en subjectieve beoordelingen uit elkaar te houden. In deze brij moeten overheden beleid ontwikkelen dat enerzijds ecologisch effectief is (voor weidevogels) en anderzijds recht doet aan dierenwelzijn (van predatorsoorten) en de maatschappelijke gevoelens daarover. Niet zelden is het resultaat dat niemand tevreden is. De weidevogelaantallen blijven achteruit hollen en onderzoek wijst uit dat de predatie toeneemt (o.a. Teunissen *et al.* 2005, Schekkerman *et al.* 2009, Roodbergen 2010). Sommige weidevogelbeschermers vinden daarom dat veel meer gedaan moet worden aan predatieregulering en roepen dat de wettelijke mogelijkheden verruimd moeten worden. In sommige gebieden is de predatie soms zo hoog dat de vrijwillige weidevogelbeschermers gefrustreerd afhaken. Misschien rechtvaardigt de urgente toestand van de weidevogels een herbezinning op het faunabeleid. Andere natuurbeschermers en dierenbeschermers gaat het te ver om de beschuldigende vinger te heffen naar kraaien, Vossen en roofvogels en vinden dat boeren veel meer moeten doen. Sommige praktijken van roofvogelvervolging worden in verband gebracht met weidevogelbescherming. Voor de overheid valt het niet mee in dit spanningsveld verstandig te opereren. Daarnaast kunnen we in het veld vaststellen dat beheerders verschillend met predatie en predatoren omgaan. Het komt voor dat in het weidevogelgebied van een agrarische natuurvereniging intensief op Vossen en Zwarte kraaien wordt gejaagd terwijl dat in het aangrenzende natuurreserveaat niet of extensief gebeurt. Of (waar gebeurt) in een weidevogelgebied wordt boomopslag verwijderd om openheid te creëren en aangrenzend staat de gemeente toe dat een nieuwe houtsingel wordt aangelegd. Al deze ervaringen en situaties zijn gebaat bij meer duidelijkheid en betere afstemming.

De belangrijkste bij het weidevogelbeheer betrokken organisaties in Fryslân (Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten, It Fryske Gea, BoerenNatuur, Bond van Friese Vogelbeschermingswachten (BFVW), Koninklijke Nederlandse Jagers Vereniging (KNJV, als spreekbuis voor de Wildbeheers Eenheden WBE) en de Provinsje) hebben daarom het initiatief genomen tot het project Predatieproblematiek Fryslân, naar een eenduidige koers. Het doel van dit project is:

Het uitzetten van een eenduidige beleidslijn over nut, noodzaak en aanpak van predatiebeheer in Fryslân

Het project beoogt het volgende eindresultaat:

1. Een door de betrokken partijen gedeelde visie op betekenis en aanpak van predatie in het weidevogelbeheer,
2. Een overzicht van mogelijke oplossingsrichtingen voor de predatieproblematiek,
3. Een format voor het breed uitdragen van de projectresultaten,
4. Afspraken over vervolgacties en rolverdeling van de deelnemende partijen.

Het project bestaat uit drie stappen:

1. Opstellen van een overzicht van de problematiek en het formuleren van oplossingsrichtingen,
2. Het ontwikkelen van overeenstemming over de te volgen koers en te ondernemen acties,
3. Uitdragen van de resultaten.

Stap 1 bestaat weer uit twee onderdelen, namelijk een enquête waarmee de kennis onder veldmensen wordt geïnventariseerd en een overzicht van de wetenschappelijke kennis over de betekenis van predatie op weidevogels. Dit rapport presenteert het overzicht van de wetenschappelijke kennis. In een tweede rapport worden de resultaten van het project als geheel gepresenteerd, inclusief de resultaten van de enquête (*Predatieproblematiek weidevogels Fryslân, naar een duidelijker beleid voor predatiebeheer*. A&W-rapport 1548).

2. VRAAGSTELLING EN WERKWIJZE

2.1. VRAAGSTELLING

Een duidelijke beleidslijn voor predatiebeheer begint met een duidelijk beeld van de aard en betekenis van predatie bij de achteruitgang van de weidevogels. Deze inzichten geven de benodigde *onderbouwing* van nut en noodzaak van beleid op het vlak van predatiebeheer voor weidevogels. Het feit dat veel mensen *het idee hebben* dat predatie een belangrijke rol speelt, geeft al de noodzaak weer om beleid te maken. Maar de *invulling* van dat beleid (bijvoorbeeld voor de vraag of predatieregulering nodig is) moet zijn fundamenten hebben in de ecologie van de weidevogels en de rol die predatie daarin speelt.

Als de conclusie is dat het een belangrijke factor is, dan is het nodig om te weten hoe predatie in zijn werk gaat en met welke maatregelen die kan worden beïnvloed. Ook op dit punt vereist effectief beleid een goede fundering in ecologische kennis. Voor deze studie leidt dit tot de volgende vraagstelling:

1. Wat is de betekenis van predatie in de achteruitgang van de weidevogels?
2. Wat is de aard van die predatie?
3. Wat is de effectiviteit van predatieregulerende maatregelen?

2.2. WERKWIJZE

In de kennis over weidevogels onderscheiden we twee typen:

1. Wetenschappelijke kennis,
2. Veldkennis (of ervaringskennis).

In het project Predatieproblematiek weidevogels worden beide soorten kennis aangeboord. De veldkennis, die zit bij beheerders, boeren en andere fjildminskén, is verzameld met behulp van een enquête, waarvan de resultaten in een apart verslag worden gerapporteerd.

In dit rapport doen we verslag van de wetenschappelijke kennis. In deze studie ligt de nadruk op de *steltloperweidevogels*. De redenen daarvoor zijn:

- De discussie spitst zich in de praktijk toe op deze groep weidevogels,
- Er is in vergelijking tot de andere weidevogelsoorten (eenden, zangvogels) veel onderzoek aan gedaan.

Waar het beschikbaar was, is ook informatie over de andere soorten weidevogels gebruikt en gerapporteerd.

Voor een breder perspectief is de studie niet beperkt tot de vier klassieke steltloperweidevogels Kievit, Grutto, Tureluur en Scholekster, maar gericht op steltlopers in het algemeen. Vanwege een (min of meer) vergelijkbare ecologie geeft dit laatste aanvullende informatie. Bovendien is niet alleen gekeken naar Nederlands onderzoek maar ook naar buitenlandse studies.

Ik geef een overzicht van de laatste stand van de wetenschap op basis van literatuuronderzoek, omdat die kennis in de literatuur bij elkaar wordt gebracht. Ik belicht verschillende aspecten van predatie: de mate waarin het optreedt, de wisselwerking met andere factoren, de ontwikkeling van predatorpopulaties en methoden om predatie te verminderen. Voor een goed begrip van de *betekenis* van predatie in de huidige populatieontwikkeling van weidevogels kunnen we niet volstaan met het vaststellen in welke mate predatie optreedt. De betekenis kennen we pas als we weten welke invloed het heeft op de totale reproductie of de populatieontwikkeling en het relatieve belang daarbij ten opzichte van andere factoren (bijvoorbeeld landbouwfactoren). Een hoge predatiedruk op nesten zegt bijvoorbeeld niet alles. Als vervolgens alle kuikens vliegvlug worden, kan de totale reproductie nog voldoende zijn om een populatie in stand te houden. De betekenis van die hoge nestpredatie is dan beperkt. Het wordt anders als vervolgens ook zoveel kuikens worden gepredeerd dat de reproductie te kort schiet om de populatie in stand te houden. Dan is predatie van doorslaggevende betekenis voor de populatieontwikkeling. Voor het vaststellen van de betekenis van predatie heb ik daarom alleen studies gebruikt die voldeden aan de volgende kenmerken:

1. Kwantificering van de verschillende relevante verliesoorzaken,
2. Analyse van het nestsucces en/of de kuikenoverleving,
3. Berekening van de totale reproductie in termen van het aantal vliegvlugge jongen per broedpaar per jaar en/of berekening van de populatieontwikkeling in relatie tot de verliesoorzaken.

Er is gebruik gemaakt van de volgende bronnen:

- De internationale wetenschappelijke literatuur, ontsloten via het elektronische (online) gegevensbestand Web of Science,
- De 'grijze' literatuur via de elektronische (online) gegevensbestanden Picarta en Google Scholar,
- Overige beschikbare artikelen en rapporten.

Ik heb de meeste aandacht besteed aan de wetenschappelijke literatuur. In het Web of science heb ik 494 studies geselecteerd en beoordeeld op hun bruikbaarheid. 26 analyses bleken te voldoen aan de bovengenoemde kenmerken voor het begrijpen van de betekenis van predatie.

3. AANTALSREGULATIE BIJ (WEIDE)- VOGELS EN DE INVLOED VAN PREDATIE

3.1. VOGELS ALGEMEEN

Er zijn veel verschillende factoren die de aantallen van vogels reguleren. De belangrijkste zijn voedsel, nestgelegenheid, parasieten en ziekten, klimaat en weer, concurrentie (onderling of met andere soorten) en predatie (Newton 1998). En vaak beïnvloeden ze elkaar. Door de veelheid aan factoren en hun onderlinge wisselwerking is aantalsregulatie bij vogels een complexe zaak. Het bestuderen van alle factoren tezamen, met hun onderlinge invloed, is daarom vrijwel ondoenlijk. In de meeste gevallen beperken studies zich tot de invloed van één of enkele factoren.

Predatie is een veel bestudeerde factor. Hier schets ik een aantal hoofdlijnen van de invloed op vogelpopulaties in het algemeen.

In de natuur vinden we veel verschillende relaties tussen predatoren en hun prooi (Newton 1998, Begon *et al.* 2006, Quinn *et al.* 2008). In het algemeen zijn er drie hoofdtypen te onderscheiden:

1. Het aantal predatoren varieert los van het aantal van de prooi-soort, waarbij het aantal van de prooi-soort niet door predatie maar door andere factoren wordt bepaald (bijvoorbeeld nestgelegenheid of voedsel),
2. Het aantal van een prooi-soort neemt af door predatie, maar herstelt zich weer als de predator (doorgaans een generalist) overstapt op een andere prooi. Als de prooi-soort weer zo talrijk is dat het de moeite loont om op te jagen, schakelt de predator weer over en het aantal van de prooi-soort neemt weer af (cyclische relatie),
3. Het aantal van een prooi-soort wordt door predatie op een lager niveau gehouden dan de draagkracht van een leefgebied mogelijk maakt. In bijzondere gevallen kan predatie leiden tot uitsterven (bijvoorbeeld door het invoeren van ratten en katten op eilanden waar de lokale fauna niet was aangepast aan dat type predatoren, voorbeelden in Newton 1998).

Voor deze studie zijn we met name in de laatste relatie geïnteresseerd en stellen ons de vraag of die misschien geldt (of kan gaan gelden) voor de huidige situatie van de weidevogels. Eerst maken we een uitstapje naar de rol die predatie in zijn algemeenheid speelt in de populatieontwikkeling van vogels.

Veel vogelsoorten hebben te maken met een hoge predatiedruk op nesten en kuikens, die gewoonlijk leidt tot het mislukken van ca. 33-50% van de nesten (Coté & Sutherland 1997, Newton 1998). Van het totaal aan nestverliezen neemt predatie in zijn algemeenheid ca. 80% voor zijn rekening (Newton 1998). Verscheidene studies melden dat nestpredatie de hoofdoorzaak is van een lage reproductie (Ricklefs 1969, Martin 1995, Newton 1998, Batory & Baldi 2004, Langgemach & Bellebaum 2005, Thompson 2007). Predatie is dus alom in de vogelwereld. Vogelsoorten hebben echter in de loop van de evolutie diverse antwoorden ontwikkeld op een hoge predatiedruk, waarmee ze hun voortbestaan verzekeren. Het is duidelijk dat predatie een sterke invloed uitoefent op de bestaanswijze van vogels (op hun gedrag en 'life-history strategy', bijvoorbeeld Gochfeld 1984, Martin 1995, Larsen *et al.* 1996, Caro 2005, Carrascal & Alonso 2006, Cresswell

2008, Lima 2009). Zo broeden Midden-Europese Zwarte wouwen in suboptimaal habitat om predatie door Oehoes te vermijden en broeden sommige steltlopersoorten in meeuwenkolonies voor een betere afweer tegen predatoren (voorbeelden in Cresswell 2008). Bij 111 steltlopersoorten verklaarden het lichaamsgewicht en het aantal oudervogels dat deelnam in de nestverdediging, 50% van het verdedigingsgedrag (Larsen *et al.* 1996). En predatie bepaalt bijvoorbeeld negen reproductiekenmerken van vogels (Martin & Briskie 2009), zoals het eivolume dat kleiner wordt naarmate een vogelsoort onder sterkere predatiedruk staat of de voederfrequentie van jongen die ook kleiner wordt naarmate de predatiedruk groter is (Fontaine & Martin 2006). Als reactie op de predatie vermindert een vogel dus de investering per ei of per jong, maar vergroot hij het aantal eieren of het aantal broedsels. Op deze wijze weet een vogel tijdens zijn leven toch voldoende nageslacht voort te brengen om de populatie in stand te houden of te laten groeien. Bij de weidevogels kennen we het vermogen van de Kievit om meerdere vervolglegels te produceren. Dit is vermoedelijk een aanpassing aan de relatief grote kwetsbaarheid voor predatie van de open liggende nesten.

Illustratief voor het aanpassingsvermogen van vogels is de ontwikkeling van een Sperwerpopulatie en die van zangvogels in een Engels eikenbos over de periode 1949-1979. Hoewel de Sperwer een belangrijke predator is van (met name jonge) zangvogels, werd geen enkel verband gevonden met de populatieontwikkeling van dertien zangvogelsoorten over dezelfde periode (Newton & Perrins 1997). In een andere Engelse studie bleek dat jaarlijks 18-34% van de jonge Pimpel- en Koolmezen door Sperwers werden gepredeerd (Perrins & Geer 1980). In beide studies was het aantal broedende zangvogels echter niet hoger in jaren dat Sperwers afwezig waren vergeleken met jaren dat er wel Sperwers waren. Wel werd een negatief effect vastgesteld op het aantal broedende mezen en het broedsucces in de directe omgeving van Sperwernesten, maar dat had geen invloed op de ontwikkeling van de mezenpopulaties in het bos als geheel. Ondanks deze lokale predatie slaagden de mezen er ruim in om voldoende jongen voort te brengen om hun populaties in stand te houden.

Er zijn ook voorbeelden dat predatie leidt tot afname van vogelpopulaties (Hill 1988, Newton 1993), bijvoorbeeld van broedende Goudplevieren (Parr 1993) en Moeras-sneeuwhoenders (Thirgood *et al.* 2000) in de hooglanden van het Verenigd Koninkrijk. Potts *et al.* (1980), Potts (1986) en Tapper *et al.* (1996) hebben in veldexperimenten en modelberekeningen laten zien dat ook Patrijzen in het Engelse cultuurlandschap in 2,5 keer hogere dichtheden voorkwamen als de predatie sterk werd gereduceerd (door tijdelijke afschot en vangst van Vossen, Zwarte kraaien, Eksters en kleine marterachtigen). Nesten bleken normaal frequent te worden gepredeerd door Zwarte kraaien en Eksters en vast broedende hennen werden gepakt door Vossen, Hermelijnen en Huiskatten. Langgemach & Bellebaum (2005) komen op basis van een uitgebreide literatuurstudie tot de conclusie dat de slechte populatieontwikkeling van grondbroeders in Duitsland vooral een gevolg is van predatie, in het bijzonder door zoogdiersoorten.

In het algemeen heeft nestpredatie meer invloed op hoenderachtigen en eenden dan op zangvogels (Evans 2004). Waarschijnlijk heeft dat te maken met het feit dat hoenderachtigen en eenden op de grond broeden en zangvogels meer in bomen en struiken (vergelijk Langgemach & Bellebaum 2005). Grondbroeders hebben daardoor niet alleen te stellen met vliegende en klimmende predatoren maar ook met grondpredatoren (Newton 1998). Omdat de weidevogels ook horen tot de grondbroeders, lopen die ook een relatief groot predatierisico.

3.2. STELTLOPERS IN AGRARISCH CULTUURLANDSCHAP

Uit veel onderzoek blijkt dat de voornaamste oorzaak van de achteruitgang van broedvogels op het boerenland de intensivering van de landbouw is (bijvoorbeeld Shrubbs 1990, Schifferli *et al.* 1999, Donald *et al.* 2001, Vickery *et al.* 2001, Benton *et al.* 2002, Wilson *et al.* 2004, Newton 2004). Het proces van achteruitgang is in heel Europa gaande. De intensivering leidt tot waterpeilverlaging, afname van de variatie in de vegetatie, snellere groei en vroeger maaien van grasland waardoor de tijd om voldoende nageslacht voort te brengen te kort wordt en de kwaliteit van het boerenland als opgroeigebied voor jongen afneemt (bijvoorbeeld Benton *et al.* 2003, Butler & Gillings 2004, Devereux *et al.* 2004, MacCracken & Tallowin 2004, Atkinson *et al.* 2005, Buckingham *et al.* 2005). Ook voor weidevogels in Nederland geldt de dominante invloed van graslandintensivering bij de achteruitgang gedurende de afgelopen decennia en met name het vroeg en grootschalig maaien (Beintema & Müskens 1987, Schekkerman & Müskens 2000, Schekkerman *et al.* 2008, Kleijn *et al.* 2010).

Daarnaast wordt voor boerenlandvogels in zijn algemeenheid ook een hoge predatiedruk gemeld (Newton 1998). In tabel 1 staat een overzicht van studies over de rol van predatie in de populatieontwikkeling en reproductie van steltlopers in intensief en extensief gebruikte agrarische cultuurlandschappen (en in een enkel geval in natuurlijk landschap als dat vergelijkbare informatie oplevert). De studies zijn gegroepeerd naar de mate waarin informatie is verzameld over de verschillende populatiebiologische factoren (nestoverleving, kuikenoverleving, totale reproductie, populatieontwikkeling) en naar het relatieve belang van predatie. In de tabel is aangegeven wanneer het relatieve belang van predatie is gebaseerd op een interpretatie van de auteur en wanneer het is gebaseerd op metingen.

Predatie niet doorslaggevend

Er zijn vijf studies die de predatiedruk op nesten van steltlopers in agrarisch cultuurlandschap (één in natuurlijk landschap) kwantificeerden en concludeerden dat die niet doorslaggevend was voor de populatieontwikkeling of de reproductie (tabel 1A).

Veel nestpredatie

Vijf andere studies vonden een hoog nestverlies door predatie maar vermeldden geen informatie over de totale reproductie of een eventueel verband met de populatieontwikkeling (tabel 1B). Predatie bleek de belangrijkste bron van jaarlijkse fluctuaties in nestsucces bij vijf steltlopersoorten die broeden op de arctische toendra, vergeleken met incubatiegedrag, habitatkenmerken, voedsel en nestverspreiding (Smith *et al.* 2007). MacDonald & Bolton (2008a) noemen een aantal studies die concluderen dat nestpredatie, tenminste ten dele, verantwoordelijk is voor een laag reproductief succes bij steltlopers in intensief en extensief gebruikte agrarische habitats (inclusief beweide kwelders). Het betreft Kieviten op intensief boerenland in Schotland (nestpredatie 42%, Galbraith 1988b), Watersnippen op extensief nat grasland in het Verenigd Koninkrijk (Green 1988), Kieviten bij beweiding in kustgrasland in Engeland (Hart *et al.* 2002), Engelse Tureluurs (Smart 2005) en Tureluurs op de (beweide) kwelders van de Duitse Waddenzee (Thyen & Exo 2005).

Veel predatie, voldoende reproductie

In 26 analyses werden niet alleen de predatieverliezen bepaald maar werden ook metingen gepresenteerd van andere populatiebiologische factoren (nestoverleving, kuikenoverleving, totale reproductie, populatieontwikkeling) en het relatieve belang van predatie (tabel 1C,

1D). Zes daarvan (een kwart) duiden weliswaar op een aanzienlijke predatie op nesten en/of kuikens, maar dat leidde niet tot onvoldoende reproductie in totaal of tot afname van de populatie (tabel 1C). Hönisch *et al.* (2008) vonden in een weidevogelreservaat in Noordrijn-Westfalen dat 24% van de Wulpenkuikens werd gepredeerd. Desondanks werden voldoende kuikens vliegvlug om de populatie in stand te houden (0,75-0,83 per broedpaar, vergeleken met ca. 0,41 vliegvlugge jongen die in die lokale populatie nodig was). Engels onderzoek aan Kieviten in intensief en extensief grasland en op bouwland liet een aanzienlijke nestpredatie zien (gemiddeld 47%), maar met behulp van populatieparameters uit de literatuur kon worden berekend dat de overleving van de resterende kuikens (in theorie) voldoende was om de populatie in stand te houden (Seymour *et al.* 2003). Hartman & Oring (2009) constateerden weliswaar flinke predatieverliezen bij nesten (59%) en kuikens (ca. 50%) van Amerikaanse Wulpen in hooiland, maar de totale jongenproductie was bij deze lang levende soort nog net voldoende om de populatie in stand te houden. Tot eenzelfde conclusie kwamen Pearce-Higgins *et al.* (2003) voor Goudplevieren in Engels hoogveen. Tjorve & Underhill (2008) vonden bij Zwarte scholteksters op Robbeneiland (Zuid-Afrika) een aanzienlijke kuikenpredatie (29-54%), maar maten gemiddeld over de drie studie jaren nog net voldoende reproductie.

Veel predatie, onvoldoende reproductie

20 van de 26 analyses (driekwart, deels van verschillende soorten binnen één studie) laten zien dat de predatiedruk zo hoog was dat die leidde tot een te lage reproductie om de populatie in stand te houden en/of tot afname van populaties (tabel 1D). Dit is geconstateerd bij Wulpen op boerenland in Zweden (Berg 1992), Tureluurs in Zweeds kustgrasland (Ottvall 2005), Wulpen in Noord-Ierse hooglanden (Grant *et al.* 1999), Wulpen op boerenland in Finland (Valkama & Currie 1999, nestverliezen door predatie van 81%), voor Bontbekplevieren, Bonte strandlopers, Kieviten, Tureluurs en Watersnippen in kustgrasland (machair) op de Hebriden (Jackson & Green 2000) en weidevogels (waaronder Grutto) in het veenweidegebied bij Giethoorn (Brandsma 2001). Wallander & Andersson (2003) constateerden een nestverlies door predatie van 68% bij Bontbekplevieren op kustgrasland in Zuid-West-Zweden, hetgeen ertoe leidde dat slechts 6% van de gelegde eieren een vliegvlug jong opleverde. Rönkä *et al.* (2006) vonden bij Temminck strandlopers in kustgrasland en op kwelders in Finland over 19 jaar een nestpredatie van 61%. Nestpredatie was de belangrijkste factor voor het nestsucces. Op basis van reproductieparameters uit de literatuur berekenden zij dat het nestsucces te laag was om de populatie in stand te houden. De hoeveelheid nestpredatie correspondeerde met de afname van de populatie. Bellebaum & Bock (2009) vonden dat predatie op nesten en kuikens op Kieviten in de uiterwaarden van twee Duitse rivieren de belangrijkste factor was waardoor slechts in twee van de dertien locaties en jaren er voldoende reproductie was om de populatie in stand te houden. Kuikenpredatie wordt mede verantwoordelijk gehouden voor de recente afname van Kieviten in Nederland (Teunissen *et al.* 2005, 2008, Schekkerman *et al.* 2009). MacDonald & Bolton (2008a) komen in een overzichtstudie over steltlopers in Europa tot de conclusie dat in sommige populaties de predatie op nesten zo hoog is, dat daardoor afname van de populatie onvermijdelijk is, ook al is de overleving van de resterende kuikens hoog.

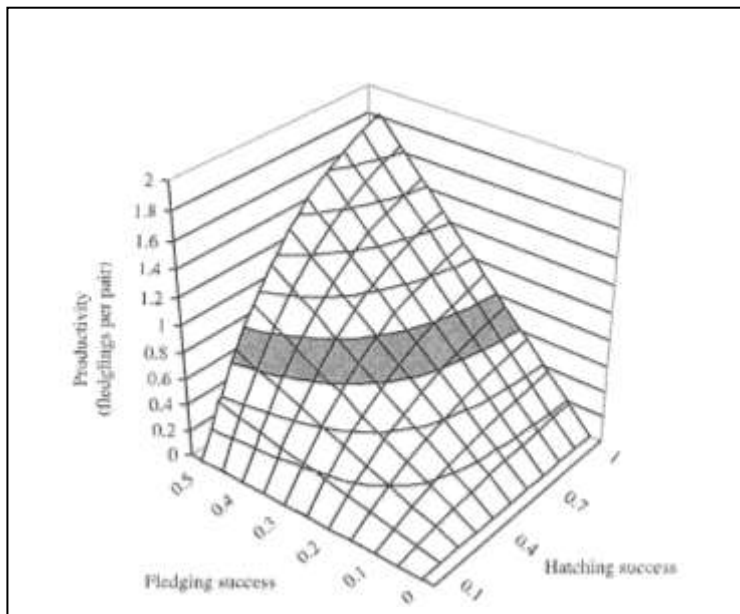
In het Nederlandse predatieonderzoek in 2003-2005 (Teunissen *et al.* 2005, 2008) varieerde de nestpredatie bij de Kievit tussen 27 en 87% en bij de Grutto tussen 0 en 75%. Toch was nestpredatie niet doorslaggevend voor de uiteindelijke reproductie. Dat was de kuikenoverleving. 72-99% van de Kievitpullen en 79-93% van de Grutttopullen werd gepredeerd. Het resultaat was een te lage reproductie om de populaties in stand te houden. In aanvullend onderzoek in gebieden met agrarisch mozaïekbeheer (waar bescherming was gericht op beperken van nestverliezen als gevolg van landbouwwerkzaamheden en op

verbeteren van de kuikenoverleving door aanpassing van het graslandbeheer) op meerdere locaties in Nederland werd eenzelfde resultaat gevonden, voor zowel Grutto als Kievit (Schekkerman *et al.* 2008). Ook een vergelijkbare studie aan Grutto- en Kievitkuikens in Fryslân kwam tot die conclusie (Roodbergen *et al.* 2010, de reproductie van de Grutto was op één locatie net voldoende als een lage schatting voor de minimaal noodzakelijke reproductie wordt aangenomen. Andere schattingen komen hoger uit. Daaraan zou het resultaat niet voldoen). In de Friese studie is het onderzoek niet alleen uitgevoerd in boerenland met mozaïekbeheer maar ook in weidevogelreservaat. Ook het feit dat ongeveer een derde deel van het gebied speciaal voor weidevogels werd beheerd, leidde niet tot voldoende reproductie.

In de studie van Juncker *et al.* (2006) lag de nestpredatie bij Kieviten in twee van de vijf jaar op 50-80% en in de overige drie op 15-30%. In de twee jaren met hoge nestverliezen was ook de kuikenoverleving met 10-15% gering. In de andere drie jaren was de kuikenoverleving rond 35%, wat betekende dat toen jaarlijks 0.83-1.31 kuikens per broedpaar vliegvlug werden. Gemiddeld over de vijf jaar was het voortplantingssucces 0.71 vliegvlug kuiken per paar per jaar, wat volgens berekeningen van Peach *et al.* (1994) onvoldoende was om de oudersterfte te compenseren (0.8 per paar per jaar is nodig).

Kritische grens

Wanneer is de predatiedruk zo hoog dat afname van de broedpopulatie volgt? In een overzicht van Europese studies stelden MacDonald & Bolton (2008a) bij de Kievit een gemiddelde kuikenoverleving vast van 25%. Bij deze kuikenoverleving berekenden zij met een eenvoudig populatiemodel een kritische grens voor nestpredatie van ca. 50% (figuur 1).



Figuur 1. Deterministisch model van de relatie tussen uitkomstsucces, kuikenoverleving en reproductie (aantal vliegvlugge kuikens per paar) bij de Kievit. De grijze band geeft de productiviteit weer die nodig is om de jaarlijkse sterfte te compenseren en een stabiele populatie in stand te houden (ca. 0.6-0.8 vliegvlugge jongen per paar). Uit: MacDonald & Bolton (2008a)

Ze kwamen tot de conclusie dat nestpredatie van meer dan 50% doorgaans leidt tot een te lage reproductie om de stand op peil te houden. Deze waarde stemt aardig overeen met de waarden die in tabel 1 worden gegeven van populaties die onvoldoende reproduceerden. Het kritische niveau van nestpredatie komt lager te liggen dan 50% naarmate de kuikenoverleving lager is dan 25%. De laatste jaren worden voor Nederlandse Kieviten lagere waarden gevonden (Teunissen *et al.* 2008, Schekkerman *et al.* 2008, Roodbergen *et al.* 2010) en moet de nestpredatie dus nog minder zijn dan 50% om voldoende vliegvlugge jongen te kunnen produceren.

Schattingen van predatie op kuikens zijn schaars. De studies in tabel 1 die de kuikenpredatie rapporteren en uitkomen op een te kort schietende reproductie en/of een populatieafname, vermelden een predatieniveau van 31-99%. Dit is hoger dan de 24-57% in populaties waarvan de reproductie nog voldoende was. De overlap is echter zo groot dat hieruit geen kritisch niveau van kuikenpredatie valt af te leiden. Of voldoende gereproduceerd wordt, is een wisselwerking met nestoverleving en restoverleving van de kuikens.

Predatie op volwassen steltlopers

Predatie op volwassen steltlopers is gering. Teunissen *et al.* (2008) vonden in het landelijke predatieonderzoek dat 1 op de 145 (0.7%) adulte broedende Kieviten en Grutto's werd gepredeerd.

Predatievalkuil

Een bijzonder geval is de situatie dat predatie bij een normaal populatieniveau geen probleem vormt, maar herstel van een populatie in de weg kan staan wanneer de populatie om een of andere reden sterk is afgenomen. Dat geldt bijvoorbeeld voor een zeldzame (geworden) of voor predatie kwetsbare soort waarop wordt gepredeerd door een (of meerdere) generalistische predator(en). Voor die generalistische predator maakt de specifieke prooi soort slechts een klein deel uit van het menu en de predatordichtheid wordt ook niet lager wanneer de aantallen van de betreffende prooi soort afnemen. Er is geen zogenaamde dichtheidafhankelijke regulatie van de predator; die schakelt, als generalist, gemakkelijk over op andere prooi soorten. **De predator predeert 'gewoon' door op de zeldzame prooi soort, voor zover hij die nog tegenkomt. In zo'n geval werkt het uitschakelen van de oorspronkelijke oorzaak van achteruitgang niet, want de prooi populatie komt niet 'over het dode punt' van voldoende reproductie om de eigen populatie weer op peil te houden.** Dit wordt een 'predatievalkuil' (predation pit) genoemd (Evans 2004. Dit artikel noemt meerdere studies die het bestaan aannemelijk maken, onder andere bij predatie van Vossen op konijnen in Australië). Voor steltlopers in agrarisch cultuurlandschap is het aangetoond voor Wulpen in Noord-Ierland (Grant *et al.* 1999) en voor Kieviten in Oost-Engeland (Eglington *et al.* 2009) en Patrijzen in Nederland (Kuijper *et al.* 2009) wordt het voor mogelijk gehouden.

Het is denkbaar dat de 'predatievalkuil' lokaal ook voor weidevogel populaties in Nederland geldt. De belangrijkste predatoren op weidevogels zijn allemaal generalisten (zie paragraaf 3.5), die in het moderne agrarische cultuurlandschap talrijk zijn. Een aantal (Vos, Buizerd, Zwarte kraai) is de laatste decennia toegenomen (zie paragraaf 3.5), terwijl de weidevogel populaties zijn afgenomen. Het intensieve landgebruik heeft bovendien geleid tot versnippering van de weidevogel populaties, wat de kwetsbaarheid van lokale populaties voor predatie vergroot. Het is denkbaar dat lokale concentraties weidevogels in de nest- en kuikenfase aantrekkelijke foerageerlocaties vormen voor predatoren uit de omgeving. Recent onderzoek berekende dat de reproductie bij Grutto en Kievit in gebieden met reservaten en agrarisch mozaïekbeheer ook nog te kort schiet in het geval complete gebieden extensief zouden worden beheerd en er dus geen landbouwverliezen zouden zijn of met intensieve landbouw samenhangende predatie (zie paragraaf 3.3, Schekkerman *et al.* 2009, Roodbergen *et al.* 2010). Deze gebiedsdekkende extensivering (waarmee de oorspronkelijke oorzaak van achteruitgang is weggenomen) compenseert de predatiedruk, met name op kuikens, onvoldoende: predatie blijft de dominante factor. De geschetste situatie vertoont overeenkomsten met een predatievalkuil.

Tabel 1. Overzicht van studies aan reproductief succes en populatieontwikkeling van steltlopers, gegroepeerd naar bestudeerde populatiefactoren en betekenis van predatie

Soort	Bron	Habitat en land	Gebruiks-intensiteit	Nest-predatie (% van totaal)	Kuiken-predatie (% van totaal)	Reproductie (aantal vliegvlugge jongen per paar)	Populatie-ontwikkeling	Betekenis predatie in totale reproductie en/of populatieontwikkeling interpretatie of gemeten	
A. Predatie onder- of nevensgeschikt, relatie met reproductie en aantalsontwikkeling (meestal) niet onderzocht									
Grutto	Beintema & Müskens 1987	grasland Nederland	intensief/ extensief	12.5*	-	-	-	gemeten	Predatie ondergeschikt
Grutto	Teunissen <i>et al.</i> 2007	grasland Nederland	matig intensief	12-18	-	0.24, 0.68, 0.69	-	gemeten	In 2 van 3 gebieden werd voldoende reproductie gehaald om populatie op peil te houden. Nestpredatie ondergeschikt
Kievit	Berg <i>et al.</i> 2002	gemengd bouwland/grasland Zweden	intensief/ extensief	27	-	-	stabiel	gemeten	Geen populatieverandering. Verlies door landbouwactiviteiten 71%. Nestpredatie ondergeschikt
Killdeer- en Sneeuwplevier	Conway <i>et al.</i> 2005	wetlands en zoutmeren Verenigde Staten	natuurlijk	28	-	-	-	gemeten	Predatie nevensgeschikt aan wegspoelen
Kievit	Galbraith 1988b	bouwland Schotland	intensief	42*	-	0.4	-	gemeten	Predatie ondergeschikt aan landbouwverliezen
B. Predatie leidt tot laag uitkomstsucces, relatie met reproductie en aantalsontwikkeling niet onderzocht									
Kievit	Hart <i>et al.</i> 2002	beweid kustgrasland Engeland	extensief	37-63	-	-	-	gemeten	Nestpredatie belangrijke oorzaak van laag uitkomstsucces
Tureluur	Thyen & Exo 2005	deels beweide kwelder Duitsland	extensief	ca. 86*	-	-	-	gemeten	Nestpredatie oorzaak van laag uitkomstsucces
Tureluur	Smart 2005	kustgrasland, kwelder Engeland	extensief	54	?	?	?	gemeten	Nestpredatie belangrijke oorzaak van laag uitkomstsucces
Watersnip	Green 1988	nat grasland Schotland	extensief	30-40*	-	-	-	gemeten	Nestpredatie mede oorzaak van laag uitkomstsucces
Zilverplevier, Steenloper, Rosse franjepoot, <i>Calidris pusilla</i> , Bonaparte's strandloper	Smith <i>et al.</i> 2007	arctische toendra	natuurlijk	>40	-	-	-	gemeten	Nestpredatie is belangrijkste factor voor nestsucces

Soort	Bron	Habitat en land	Gebruiks-intensiteit	Nest-predatie (% van totaal)	Kuiken-predatie (% van totaal)	Reproductie (aantal vliegvlugge jongen per paar)	Aantals-ontwikke-ling	Betekenis predatie in totale reproductie en/of populatieontwikkeling	
								Interpretatie of gemeten	
C. Veel predatie, maar reproductie is voldoende om populatie te in stand te houden									
Amerikaanse wulp	Hartman & Oring 2009	hooiland Verenide Staten	extensief	59	ca 50	0.66	-	gemeten	Reproductie vermoedelijk voldoende om populatie in stand te houden
Goudplevier	Pearce-Higgins <i>et al.</i> 2003	veenheide Engeland	extensief	ca. 40	57	0.57	toename	gemeten	Reproductie voldoende om populatie in stand te houden
Kievit	Galbraith 1988b	grasland Schotland	extensief	58*	-	0.8	-	gemeten	Reproductie voldoende om populatie in stand te houden
Kievit	Seymour <i>et al.</i> 2003	bouwland, grasland Engeland	intensief/ extensief	47	-	theoretisch voldoende	-	interpretatie	(Modelmatig berekende) reproductie theoretisch voldoende om populatie in stand te houden
Wulp	Hönisch <i>et al.</i> 2008	graslandreservaat Duitsland	extensief	-	24	0.75-0.83	-	gemeten	Reproductie voldoende om populatie in stand te houden
Zwarte scholekster	Tjorve & Underhill 2008	kwelder Zuid-Afrika	natuurlijk	-	29-54	0.35-0.74	-	gemeten	Reproductie verlaagd door nest- en kuikenpredatie en wegspoelen van nesten. Totale reproductie voldoende om populatie op peil te houden
D. Predatie leidt tot populatie-afname of reproductie die te laag is voor in stand houden populatie									
Bontbekplevier	Jackson & Green 2000	duingrasland Schotland	extensief	70-76*	-	-	afname	gemeten	Correlatie tussen populatieafname en nestpredatie (marginaal significant)
Bontbekplevier	Wallander & Andersson 2003	kustgrasland Zweden	extensief (?)	68	-	6% van gelegde eieren vliegvlug	-	gemeten	Nestpredatie hoofdoorzaak van lage reproductie
Bonte strandloper	Jönsson 1991	?	?	62	?	laag	afname	?	Predatie mede oorzaak van lage reproductie en populatie-afname
Bonte strandloper	Jackson & Green 2000	duingrasland Schotland	extensief	58-88*	-	-	afname	gemeten	Correlatie tussen populatieafname en nestpredatie (marginaal significant)
Grutto	Brandsma 2001	nat grasland Nederland	extensief	40-75	-	BTS ^s 1-26%	afname	gemeten	Sterke afname door voornamelijk nestpredatie
Grutto	Teunissen <i>et al.</i> 2005, 2008	grasland Nederland	(matig) intensief	0-75	79-93	0.2	-	gemeten	Reproductie te laag voor in stand houden populatie, met name door kuikenpredatie
Grutto	Schekkerman <i>et al.</i> 2008	grasland Nederland	(matig) intensief	32	50-80	0.28	-	gemeten	Reproductie te laag voor in stand houden populatie, met name door kuikenpredatie
Grutto	Roodbergen <i>et al.</i> 2010	grasland Nederland	(matig) Intensief/ extensief	-	31-77	0.41-0.65	-	gemeten	Reproductie te laag voor in stand houden populatie, met name door kuikenpredatie
Kievit	Bellebaum & Bock 2009	uiterwaardgrasland/ bouwland Duitsland	Intensief/ extensief	55-68*	-	0.12-0.76	-	gemeten	In 11 van 13 locaties en jaren onvoldoende reproductie voor handhaving populatie door met name nest- en kuikenpredatie
Kievit	Jackson & Green 2000	duingrasland Schotland	extensief	61*	-	-	afname	gemeten	Correlatie tussen populatieafname en nestpredatie (marginaal significant)
Kievit	Juncker <i>et al.</i> 2006	grasland Duitsland	Intensief/ extensief	ca. 39*	ca. 55*	0.71	-	gemeten	Reproductie is net onvoldoende om populatie in stand te houden

Soort	Bron	Habitat en land	Gebruiks-intensiteit	Nest-predatie (% van totaal)	Kuiken-predatie (% van totaal)	Reproductie (aantal vliegvlugge jongen per paar)	Aantals-ontwikke-ling	Betekenis predatie in totale reproductie en/of populatieontwikkeling	
Kievit	Teunissen <i>et al.</i> 2005, 2008, Schekkerman <i>et al.</i> 2009	grasland Nederland	(matig) intensief	27-87	72-99	0.3	-	gemeten	Reproductie te laag voor in stand houden populatie, met name door kuikenpredatie
Kievit	Roodbergen <i>et al.</i> 2010	grasland Nederland	(matig) Intensief/ extensief	-	31-77	0.19-0.26	-	gemeten	Reproductie te laag voor in stand houden populatie, met name door kuikenpredatie
Temminck's strand-loper	Rönkä <i>et al.</i> 2006	kustgrasland, kwelder Finland	extensief	61	-	-	afname	interpretatie	Toegenomen nestpredatie te hoog voor instandhouding populatie en loopt parallel aan sterke afname
Tureluur	Jackson & Green 2000	duingrasland Schotland	extensief	45*	-	-	afname	gemeten	Correlatie tussen populatieafname en nestpredatie (marginaal significant)
Tureluur	Ottvall 2005	beweid kustgrasland Zweden	extensief	59	-	0.13	-	gemeten	Reproductie te laag voor in stand houden populatie, met name door nestpredatie
Watersnip	Jackson & Green 2000	duingrasland Schotland	extensief	79*	-	-	afname	gemeten	Correlatie tussen populatieafname en nestpredatie (marginaal significant)
Wulp	Berg 1992	bouwland/ grasland Zweden	Intensief/ extensief	54	?	0.25	afname	gemeten	Reproductie te laag voor in stand houden populatie, met name door nestpredatie
Wulp	Grant <i>et al.</i> 1999	grasland Noord-Ierland	extensief	ca. 80*	74	0.14-0.47	afname	gemeten	Predatie hoofdoorzaak van lage reproductie, die afname van populatie verklaarde
Wulp	Valkama & Currie 1999	bouwland Finland	intensief	81	?	0.32	afname	gemeten	Reproductie te laag voor in stand houden populatie, m.n. door nestpredatie

- = niet bepaald of opgegeven

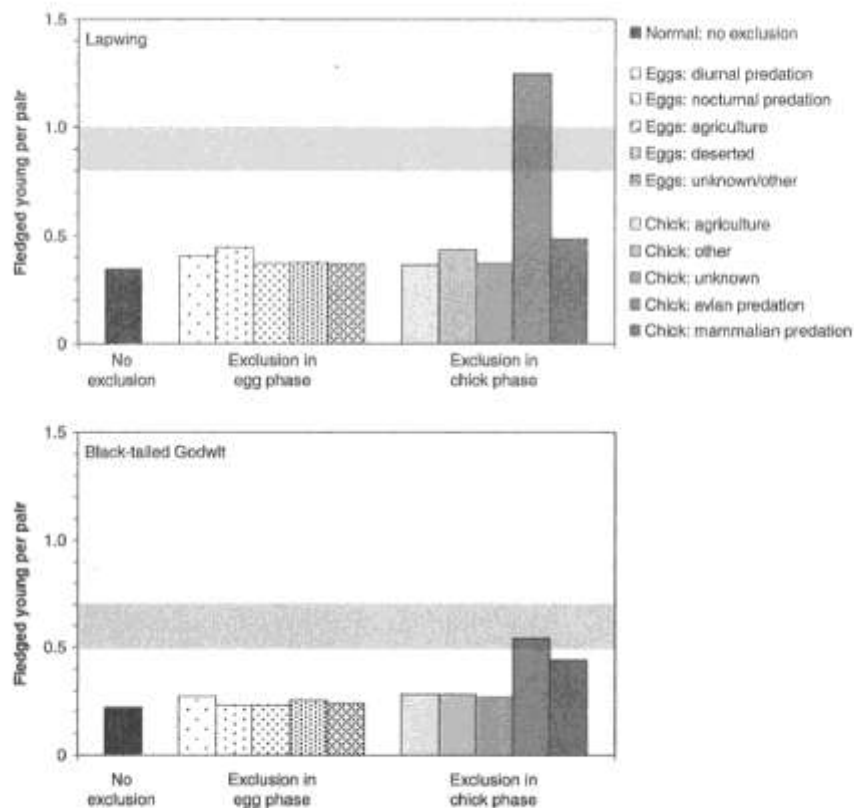
? = niet kunnen achterhalen

* eigen berekening op basis van gerapporteerde dagelijkse overlevingskansen en nestverliezen

^s BTS = Bruto Territoriaal Succes, het aantal alarmerende ouderparen op het eind van de jongenperiode, als percentage van het aantal broedparen, in indicatieve maat voor de reproductie; een minimum van 50-65% is nodig om een populatie in stand te houden (Nijland *et al.* 2010)

3.3. AFGELEIDE OF ZELFSTANDIGE FACTOR?

Voor een goede beoordeling van de betekenis van predatie op populatieontwikkeling of broedsucces moeten we ons de vraag stellen of het verlies door predatie een afgeleide of een zelfstandige factor is. Dat wil zeggen, of predatie het gevolg is van een andere factor als achterliggende oorzaak (bijvoorbeeld vroeg maaien waardoor weidevogelkuikens geen voedsel en dekking meer kunnen vinden in lang gras en het predatie risico toeneemt) of dat het echt een zelfstandige verliesfactor is die ook werkzaam is terwijl overige habitatfactoren op orde zijn. Bellebaum (2002) concludeert dat predatie een op zichzelf staande (additieve) hoofdoorzaak vormt voor de achteruitgang van bodembroeders (waaronder weidevogels) gedurende de voorgaande 15 jaar in Duitsland. Chamberlain & Crick (2003) analyseren dat over de periode 1962-1999 predatie een van de belangrijkste, additieve redenen is voor de afname van de Kievitpopulatie in Groot-Brittannië. Milsom (2005) concludeert dat te lage reproductie door landbouwverliezen en predatie de hoofdoorzaak is van de achteruitgang van een lokale Kievitpopulatie op bouwland in zijn studiegebied in Zuid-Engeland. MacDonald & Bolton (2008a) concluderen in hun overzichtsstudie dat er voor de Kievit situaties zijn waarin predatie, los van andere factoren, de beperkende factor is voor stabiele populaties. Teunissen *et al.* (2008) vinden in modelberekeningen dat de reproductie bij de Kievit voldoende zou zijn om de populatie in stand te houden als de predatie op kuikens (door vogels) in het model uitgesloten zou worden (figuur 2). Voor de Grutto geldt dit echter (net) niet (anders dan figuur 2 per abuis



Figuur 2. De relatieve betekenis van verliesoorzaken tijdens de broedfase (egg phase) en de kuikenfase (chick phase) voor reproductie van Kievit (boven) en Grutto (onder). 'No exclusion' geeft de reproductie (aantal vliegvlugge jongen per paar) weer die in het veld is gemeten. De betekenis van iedere verliesoorzaak voor de reproductie is onderzocht door die factor uit te sluiten, i.e. door de dagelijkse overlevingskans voor die factor in het model op 1 te zetten. De grijze balk geeft het traject van het aantal vliegvlugge jongen aan dat geproduceerd zou moeten worden om de sterfte

van volwassen vogels te compenseren en de populatie op peil te houden. NB. Per abuis is het minimum bij de Grutto op 0.5-0.7 gezet. Dit moet 0.6-0.7 zijn. Uit: Teunissen et al. (2008)

suggereert. Zie bijschrift). Voor andere factoren als landbouwverliezen, nestpredatie, verlaten van het nest, verhongering gold dat niet (of nog minder). Dit suggereert dat kuikenpredatie als zelfstandige factor verantwoordelijk is voor de te kort schietende reproductie, maar het is onduidelijk in hoeverre eventuele toename van andere verliesoorzaken in de modelberekeningen zijn verdisconteerd. Schekkerman *et al.* (2009) concluderen dat predatie als zelfstandige factor verantwoordelijk lijkt voor de recente afname van Kieviten in Nederland, omdat correctie voor predatieversterkende landbouwactiviteiten de lage kuikenoverleving maar gedeeltelijk verklaart. Dit lijkt ook op te gaan voor de Grutto. Als wordt gecorrigeerd voor het verhoogde predatierisico als gevolg van maaien (zie volgende hoofdstuk), blijkt de kuikenoverleving bij agrarisch mozaïekbeheer slechts toe te nemen van 7 naar 11% (Schekkerman *et al.* 2009). Dit is nog ruim minder dan de 27% kuikenoverleving in de jaren negentig (Schekkerman & Müskens 2000), toen overigens ook al sprake was van een afnemende Gruttopopulatie. In een studie naar kuikenoverleving in Fryslân bleek ook de reproductie bij de Grutto (overwegend) nog steeds te laag in het geval de kuikens de hele opgroeiperiode in reservaatgrasland zouden hebben doorgebracht, dus als voor het predatieverhogende effect van intensief graslandgebruik zou zijn gecorrigeerd (Roodbergen *et al.* 2010). In het ene gebied (Skrok) zou het aantal vliegvlugge Gruttokuikens per broedpaar dan 0.76 zijn en in het andere (Wyns) 0.52. Alleen volgens de meest optimistische schatting van een minimaal benodigde reproductie van 0.6-0.7 vliegvlugge kuikens per broedpaar (Schekkerman & Müskens 2000) zou die 0.76 voldoende zijn om de populatie in stand te houden, maar volgens recente schattingen van de minimaal benodigde reproductie (0.85, Schröder *et al.* 2009, Roodbergen 2010) niet. De reproductie in Wyns zou in alle gevallen te kort schieten. Er zijn dus aanwijzingen dat predatie de laatste tijd ook in Nederland een op zichzelf staande (en dominante) oorzaak is van de afname van Kievit- en Gruttopopulaties. Daarbij past de kanttekening dat veel van het Nederlandse onderzoek plaatsvond in gebieden met bescherming (reservaten en agrarisch mozaïekbeheer). Het is aannemelijk dat in gebieden zonder bescherming en met intensief graslandgebruik het aandeel verliezen door landbouwactiviteiten groter zal zijn.

3.4. PREDATIE IN VERSCHILLENDE REPRODUCTIEFASEN

Veel weidevogelsoorten, met de klassieke vier voorop, gaan hard in aantal achteruit. Dit geldt op landelijke schaal (Teunissen & Soldaat 2006, Van Paassen & Teunissen 2010), maar ook op regionale schaal, bijvoorbeeld Fryslân (Nijland 2009). Bij alle vier steltloper-soorten is een te geringe reproductie de oorzaak (o.a. Schekkerman & Müskens 2000, Schekkerman 2008, Bruinzeel 2010).

Aan het nestsucces lijkt het niet te liggen. Roodbergen *et al.* (in Roodbergen 2010) vonden weliswaar dat de nestpredatie bij steltlopers op boerenland in West-Europa over de periode 1970-2005 met 40% is toegenomen, recente gegevens wijzen erop dat predatie in de nestfase in Nederland de laatste jaren niet doorslag gevend is. Het landelijk uitkomstsucces van de nesten van de vier steltlopersoorten die bij de vrijwillige weidevogelbescherming worden gevonden, is over de periode 2000-2008 gemiddeld 59-65% (van Paassen & Teunissen 2010). Bij de vrijwillige weidevogelbescherming (nazorg) in Fryslân (BFVW 2007-2010) en Noord-Holland (Faber & van Belleghem 2009) wordt de laatste jaren een vergelijkbaar uitkomstsucces gevonden (ca. 75% volgens de klassieke methode. Dit is volgens de Mayfieldmethode op basis van dagelijkse overlevingskansen ca. 60-65%). Deze percentages zijn in principe hoog genoeg om voldoende reproductie mogelijk te maken (Beintema *et al.* 1995 en vergelijk de 50% die MacDonald & Bolton (2008a) noemen als ondergrens voor de Kievit). Hierbij geldt de kanttekening dat deze cijfers be-

trekking hebben op de betere weidevogelgebieden die aantrekkelijk zijn voor vrijwilligers om aan nestbescherming te doen. Die nestbescherming draagt natuurlijk belangrijk bij aan het nestsucces (Teunissen 1999, behalve in gebieden met een hoge predatiedruk, waar nestbezoeken de kans op predatie belangrijk vergroten, zie Goedhart *et al.* 2010). Het verlies door predatie in de nestfase is ook beperkt. Het landelijke percentage van de vrijwillige weidevogelbescherming over 2000-2008 is gemiddeld voor Kievit en Grutto ca. 17.5 % (van Paassen & Teunissen 2010). Het predatieverlies is tussen 2000 en 2008 bij de Kievit met 4% toegenomen, bij de Grutto niet. Er is dus wel sprake van enige toename van de predatie op weidevogelnesten maar die is niet zo groot dat dat automatisch tot onvoldoende reproductie leidt. Het verliespercentage door predatie bij de vier steltlopersoorten in Fryslân lijkt over 2006-2009 ook iets toegenomen te zijn van 12 naar 15% (klassieke methode, volgens de Mayfieldmethode ca. 20-30%) (BFVW 2007-2010). Het predatieverlies in Noord-Holland ligt in dezelfde orde van grootte (Faber & van Belleghem 2009). Ook dit is verlies dat voldoende reproductie niet in de weg hoeft te staan.

Gegevens over kuikenoverleving en de rol van predatie zijn aanzienlijk schaarser. Recent (2003-2005) zijn daar voor Nederland echter uit het landelijk predatieonderzoek en onderzoek aan agrarisch mozaïekbeheer in het project Nederland Gruttoland goede gegevens over beschikbaar gekomen (Schekkerman *et al.* 2008, 2009). Uit dit onderzoek komt een lage kuikenoverleving van gemiddeld 14% (0-23%) voor de Kievit en 7% (0-24%) voor de Grutto naar voren. Deze waarden gelden voor boerenland met mozaïekbeheer (van reservaten zijn geen gegevens beschikbaar). Met deze kuikenoverleving was de totale reproductie bij de Grutto 0.28 vliegvlug kuiken per broedpaar per jaar (Schekkerman *et al.* 2008). Dit is ruim onvoldoende voor een stabiele populatie, waarvoor tenminste 0.6 vliegvlug kuiken per broedpaar per jaar nodig is (Schekkerman & Müskens 2000). 70-85% van de kuikens ging verloren door predatie en 5-10% door landbouwactiviteiten (Schekkerman *et al.* 2009). In onderzoek in Fryslân werd in 2009 bij de Grutto een gemiddelde kuikenoverleving van 18% gevonden met een hoofdrol voor predatie en geen verliezen door landbouwactiviteiten (Roodbergen *et al.* 2010, de verliezen door landbouwverliezen werden voorkomen door bescherming via mozaïekbeheer en in reservaten). Deze recente waarden zijn flink lager dan de 40% overleving in de jaren zestig van de vorige eeuw toen de stand op zijn hoogst was (Roodbergen *et al.* in Roodbergen 2010) en de 27% die werd gemeten in de jaren negentig toen de stand al begon af te nemen (Schekkerman & Müskens 2000). Het lijkt er dus sterk op dat de kuikenoverleving bij de Grutto de afgelopen decennia aanzienlijk is afgenomen, waarbij recent niet de landbouw maar predatie de hoofdrol speelt.

In de Friese studie was de overleving van Kievitkuikens met gemiddeld 6% bijzonder laag, met eveneens een hoofdrol voor predatie (Roodbergen *et al.* 2010). Toegenomen predatie van kuikens lijkt de oorzaak te zijn van de recente afname van de Kievit in Nederland (Schekkerman *et al.* 2009). Het zou ook kunnen betekenen dat predatie momenteel herstelt door initiatieven als agrarisch mozaïekbeheer en verbeterd beheer van reservaten in de weg staat (de zogenaamde predatievalkuil, zie paragraaf 3.2).

3.5. SOORTEN PREDATOREN

In de buitenlandse literatuur worden vooral Vossen, Zwarte kraaien, kleine marterachtigen (Bunzing, Hermelijn, Wezel) en Torenvalken als predatoren van boerenlandvogels en steltlopers genoemd, maar ook Bruine kiekendieven, Raven en Ooievaars (in de Arctis ook Jagers, een soort roofmeeuwen). In hun uitgebreide studie naar predatoren van weidevogels in Nederland vonden Teunissen *et al.* (2005, 2008) 22 soorten, waarvan Vos, Buizerd, Blauwe reiger en Hermelijn de belangrijkste waren. De identificatie van de predatoren vond plaats met behulp van videocamera's en thermodataloggers (temperatuurvoelers onderin een nest) bij nesten en Kievit- en Gruttokuikens die van een zender waren

voorzien. Doordat met behulp van de zenders gepredeerde kuikens terug konden worden gevonden, kon in veel gevallen een beeld worden verkregen van de soort predator. De belangrijkste predatoren op nesten waren Vos (57%), Hermelijn (20.5%) en Zwarte kraai (3.9%).

Bij predatieverliezen tot 50% was er geen verschil in de aandelen van nachtelijke predatie en predatie overdag. Wanneer de predatie meer dan 50% was, dan werden die hogere verliezen vooral veroorzaakt door nachtelijke predatie. Nachtelijke predatie gebeurt vooral door zoogdieren als Vos en kleine marterachtigen, die met name 's nachts actief zijn en op het gehoor of op de reuk jagen. Vogelpredatoren jagen vooral op zicht. Dat nesten vooral 's nachts door zoogdieren worden gepredeerd is een algemeen beeld. Het werd ook gevonden voor Wulpen in agrarisch cultuurland in Finland (Valkama *et al.* 1999), voor gezamenlijk broedende Kieviten, Grutto's en Tureluurs in overstromingsgrasland langs de Biebrza-rivier in Oost-Polen (Dulisz & Nowakowski 2006) en voor Kieviten in Engelse graslandgebieden (88% van de nestverliezen, door andere soorten dan Vos, Bolton *et al.* 2007). In een overzichtstudie van nestpredatie bij steltlopers in Europa komen MacDonald & Bolton (2008a) op 70% van de nestverliezen (van 1067 nesten waarbij de predator kon worden geïdentificeerd) door zoogdieren. Van 216 nesten waarvan de predatie op camera was vastgelegd, ging 61% verloren door Vossen, 10% door Hermelijnen, 7% door Zwarte kraaien, 5.5% door Dassen, 3.5% door Egels en een klein aantal door andere predatoren. Ook Juncker *et al.* (2006) vonden met behulp van thermologgers dat de meeste nesten 's nachts door zoogdieren werden gepredeerd. Hetzelfde vond Blühdorn (2002) voor Kieviten in Noordrijn-Westfalen, Boschert (2005) bij Wulpen in de Duitse Rijnwaaier, Olsen (2002) voor grondbroeders in Denemarken en Smart (2005) bij Tureluurs in Engels kustgrasland.

Afhankelijk van het type landschap spelen ook andere soorten een rol als predator, bijvoorbeeld Stormmeeuwen en Steenlopers bij Temmincks strandlopers in kustgrasland en op kwelders in Finland (Rönkä *et al.* 2006). In de Noord-Amerikaanse Prairie Pothole Regio (cultuurland afgewisseld met meertjes) zijn Vos en Wasbeer en in mindere mate Coyotes de belangrijkste predatoren van nesten van Wilde eend, Krakeend en Slobeend (Garrettson & Rohwer 2001). Uit verbanden tussen de aantalsontwikkeling van predatoren en het jaarlijks nestsucces concludeert Kauhala (2004) dat in Finland vooral de Vos en kleine marterachtigen verantwoordelijk zijn voor nestverliezen van een aantal eendesoorten (o.a. Kuifeend, Wilde eend). De auteur vond geen verband met het aantal Wasbeerhonden (een predatorsoort die sinds kort ook in Nederland wordt gesignaleerd). Deze studie geeft wel een heel indirect verband tussen predator en prooi.

In andere studies wordt ook de Zwarte kraai als belangrijke nestpredator bij steltlopers genoemd, bijvoorbeeld door Cuthbert (1983) bij Kieviten op de Orkney-eilanden, door Baines (1990) voor Kieviten op berggrasland in het Verenigd Koninkrijk (op basis van zichtwaarnemingen en de afwezigheid van nachtelijke predatie. Nachtelijke predatie wijst op zoogdieren als predator), Berg *et al.* (1992a) voor Kieviten op bouwland in Centraal-Zweden (op basis van eiresten en zichtwaarnemingen van aanwezige predatoren en nestverdediging door Kieviten), Green *et al.* (1987) op basis van eiresten, Cotgreave (1995) op basis van prooianalyse van een aantal Britse predatoren, Johansson (2001) voor Grutto's (identificatiemethode niet gespecificeerd), O'Brien (2001) voor steltlopers in besloten extensief Brits hooglandgrasland (identificatiemethode onbekend) en door Stillman *et al.* (2006) voor natte graslandgebieden in Engeland. Er zijn voorbeelden dat Zwarte kraaien zich specialiseren in het prederen van weidevogelnesten (Picozzi 1975, Sonerud & Fjeld 1987). Bij meerdere van deze studies geldt echter dat de gebruikte methoden voor het identificeren van de predatoren niet een volledig beeld geven, bijvoorbeeld eiresten en zichtwaarnemingen van aanwezige predatoren. Eiresten zijn niet altijd aanwezig en de zichtwaarnemingen misten nachtelijke predatoren, die soms een grote rol kunnen spelen (Teunissen *et al.* 2005), zodat de rol van de Zwarte kraai mogelijk wordt overschat.

In het Nederlandse predatieonderzoek gebeurde in 71% van de gevallen de predatie van kuikens door vogels (Teunissen *et al.* 2005, 2008). De belangrijkste predatoren waren Blauwe reiger (18%), Hermelijn/Wezel/Bunzing (15%) en Buizerd (12%). Daarnaast speelde ook de Zwarte kraai een rol (6% van de kuikenpredatie). Andere soorten namen nooit meer dan 3% van de verliezen voor hun rekening. In tabel 2 staat het volledige overzicht. Blauwe reigers pakten twee keer zoveel Kievit- als Gruttokuikens en Gruttokuikens werden twee tot drie keer vaker door een Hermelijn of een Buizerd gepakt dan Kievitkuikens. Zwarte kraaien pakten beide soorten kuikens even vaak. Bij deze identificaties kunnen echter kanttekeningen worden geplaatst. Zo kan met name de rol van Vos en Zwarte kraai onderbelicht zijn gebleven (schriftelijke mededeling B. Jonge Poerink, onderzoeker Jonge Poerink Milieu Advies). Meer dan bij andere soorten is het denkbaar dat een Vos een zender onklaar maakt door bijvoorbeeld kapot bijten of aantasting door maagzuur (schriftelijke mededeling M. Bolton, RSPB) waardoor de zender dus vermist raakt. Als de categorie vermiste zenders aan de Vos wordt toegerekend (150 stuks), dan is het aandeel van de Vos in de kuikenpredatie niet 2 maar 42% (schriftelijke mededeling B. Jonge Poerink). Een probleem met de Zwarte kraai is, dat de prooiresten niet erg specifiek zijn en dat een Zwarte kraai een prooi minder vaak in zijn geheel naar het nest brengt (schriftelijke mededeling B. Jonge Poerink). Als om die reden het aantal gezenderde kuikens dat is gepredeerd door een onbekende vogel, aan de Zwarte kraai wordt toegerekend, is het aandeel van de Zwarte kraai in de kuikenpredatie niet 6 maar maximaal 26% (schriftelijke mededeling B. Jonge Poerink). Hierdoor verandert de volgorde van belangrijkste kuikenpredatoren ingrijpend. De Vos en de Zwarte kraai zijn dan de belangrijkste kuikenpredatoren.

Juncker *et al.* (2006) vonden met zenderonderzoek twaalf soorten vogels en zoogdieren die Kievitkuikens aten, waarvan Buizerd en Hermelijn de belangrijkste waren. Ook Ivan & Murphy (2005) constateerden dat vogels de belangrijkste predatoren waren van plevierkuikens (Piping plover *Charadrius melodus*) op Noord-Amerikaans prairiegrasland en in meeroevers, met name grote meeuwen. Voor de zenderstudie van Juncker *et al.* gelden echter dezelfde kanttekeningen voor de rol van Vos en Zwarte kraai en in de studie van Ivan & Murphy gebeurde predatoridentificatie voornamelijk via zichtwaarnemingen en enclosure-experimenten. Deze was dus niet volledig. Sluitend bewijs over de identiteit van kuikenpredatoren is zeer moeilijk te leveren. Op grond van bovenstaande kan voorlopig worden uitgegaan van Blauwe reiger, de kleine marterachtigen, Buizerd, Vos en Zwarte kraai als belangrijkste kuikenpredatoren.

Algemeen

Newton (1998) concludeert dat met name generalistische predatoren een sterke invloed op populaties van relatief zeldzame soorten kunnen hebben, omdat hun aantallen door meer en andere prooi-soorten worden bepaald. Weliswaar neemt het aantal prooien van de zeldzame soort in het dieet van de predator maar een beperkte plaats in, voor die zeldzame soort kan het een grote invloed hebben op de aantallen.

3.6. ONTWIKKELING VAN PREDATORPOPULATIES

In tabel 2 zijn de aantalsontwikkelingen van de verschillende soorten weergegeven, voor zover bekend. De landelijke trends van de vliegende predatoren zijn wisselend. De Havik is in de bosgebieden van Hoog-Nederland sinds de jaren negentig afgenomen maar toegenomen in de meer open graslandgebieden van Laag-Nederland, met een totaalresultaat van nul (Bijlsma *et al.* 2001, van Dijk *et al.* 2010). In de open graslandgebieden (met de weidevogels) vestigde de soort zich in de jaren negentig in ruilverkavelingsbosjes en andere kleine en geïsoleerde bosopstanden. Dit beeld geldt ook voor het vasteland van Fryslân

Tabel 2. Overzicht van predatoren op nesten en kuikens van Kieviten en Grutto's tezamen in Nederland (bron: Teunissen et al 2008). Landelijke trends zoogdieren 1994-2008 uit Meetnet dagactieve zoogdieren (Dijkstra & van der Meij 2009). Landelijke trends broedvogels 1990-2008 uit Van Dijk et al. (2010). - = matige afname (<5% per jr), 0 = stabiel, + = matige toename (<5% per jr), ++ = sterke toename (>5% per jr). Fries trends marterachtigen mondelinge mededeling T. Dolstra, Friese trends Vos volgens gegevens van Provincie Fryslân, Fries trend roofvogels tussen 1985-92 en 2003-05 uit Bijlsma et al. (2007)

Predator	% van nesten	% van kuikens	Landelijke trend	Friese trend
Egel	1.6	0	-	?
Bruine rat	0	2	?	?
Hermelijn	20.5		-	--
Hermelijn, Wezel, Bunzing		15.4	-	-
Bunzing	0.8		onzeker	-
Steenmarter	2.4	0	?	+
Vos	57.5	2.4	landelijk 0 agrarisch + zeekleigebied +	+
Hond	0.8	0	?	?
Huiskat	0	0.4	?	?
Ooievaar	0	0.8	++	?
Blauwe reiger	0	7.9	+	?
Zender in sloot: Blauwe Reiger?		9.8		
Bruine kiekendief	1.6	0.4	-	-
Havik	0.8	0.4	0 ¹	0 ¹
Sperwer	0	0.8	0	+ ¹
Buizerd	0	12.2	+ ¹	++ ¹
Torenavalk	0	2	-	0/+ ³
Scholekster	0.8	0		
Grutto	0.8	0.4		
Stormmeeuw	0	2	0 ²	?
Kleine mantelmeeuw	0	0.4	+ ²	?
Kauw	0	0.4	0	?
Zwarte kraai	3.9	6.3	+	?
Opgegeten door vogels	8.6	70.8		
Opgegeten door zoogdier	91.4	29.2		
Totaal aantal	254	128		

¹ verspreidingsgebied heeft zich sinds de jaren tachtig uitgebreid naar de open graslandgebieden van Laag-Nederland (SOVON 2002), respectievelijk Friesland (Bijlsma et al. 2007)

² het betreft vooral niet-broedende meeuwen die sinds de jaren zeventig talrijk op doortrek in de binnenlandse graslanden foerageren (Bijlsma et al. 2001)

³ vergelijking van éénmalige provinciedekkende karteringen wijst op toename; langjarige trends 1990-2005 in deelgebieden wijzen op min of meer stabiele stand

(Bijlsma et al. 2007). De landelijke Sperwerstand is sinds 1990 stabiel (Van Dijk et al. 2010). In Fryslân nam de stand wat toe en vestigden Sperwers zich ook in ruilverkavelingsbosjes, parken en bosaanplant in en rond steden in Laag-Fryslân, waar ze onder andere jagen in de open graslandgebieden (Bijlsma et al. 2007). De Buizerd handhaaft zich in Hoog-Nederland en breidde zich uit naar Laag-Nederland (Bijlsma et al. 2001). Ook in Fryslân deed dit proces zich voor en leidde in de periode 1990-2005 tot een forse toe-

name (Bijlsma *et al.* 2007). Op landelijke schaal vertonen alleen de Bruine kiekendief en de Torenvalk sinds 1990 een afname (van Dijk *et al.* 2010). In Fryslân gaat de Bruine kiekendief de laatste decennia ook wat achteruit maar handhaaft de Torenvalk zich (of neemt misschien wat toe, zie bijschrift tabel 2) (Bijlsma *et al.* 2007). Blauwe reigers en Ooievaars zijn sinds 1990 landelijk ook toegenomen (van Dijk *et al.* 2010).

De meeste zoogdierpredatoren gaan op landelijke schaal achteruit, met de kleine marterachtigen voorop (Bunzing echter onzeker) (Dijkstra & van der Meij 2009). De Vos vertoonde over 1994-2008 landelijk in het agrarisch gebied en op de zeeklei (waar we veel weidevogelgebieden vinden) een matige toename (Dijkstra & van der Meij 2009). In Fryslân wordt een afname verondersteld van de kleine marterachtigen waaronder een zeer sterke voor de Hermelijn (mondelijke mededeling T. Dolstra, provinciaal zoogdierenexpert). De Vos is met name in laag Fryslân flink toegenomen (onder andere Beemster & Mulder 2002).

Uit onderzoek aan prooiresten op horsten van Friese Haviken en Buizerds blijken weidevogels naar aantallen en naar biomassa maar een klein deel van het menu uit te maken: bij Havik resp. 7.5 en 1.8%, bij Buizerd resp. 5.2 en 1.9% (Bijlsma *et al.* 2007). Dit zegt echter niets over de rol die predatie door deze soorten in de populatiedynamiek van weidevogelsoorten speelt. In voorgaande paragrafen zagen we dat met name predatie door Buizerden op kuikens een belangrijke rol speelt in de reproductie van Kieviten en Grutto's (en vermoedelijk ook van de andere steltloperweidevogels). Haviken prederen voornamelijk op volwassen weidevogels. Deze directe vorm van predatie lijkt geen grote rol te spelen, maar er zijn wel aanwijzingen voor lokaal aanzienlijke *indirecte* effecten in de vorm van mijding van de omgeving van broedplaatsen van Haviken in bijvoorbeeld ruilverkavelingsbosjes en andere geïsoleerde bosjes in weidegebieden (zie hoofdstuk 4, punt 14).

4. FACTOREN DIE PREDATIE BEÏNVLOEDEN

Er zijn veel factoren die predatie op steltlopers beïnvloeden. In bepaalde gevallen lijkt predatie op het eerste gezicht de oorzaak van verliezen, maar is het eigenlijk het gevolg van of wordt het in de hand gewerkt door achterliggende factoren. Of dit speelt en hoe de wisselwerking is tussen predatie en achterliggende factoren is van belang, wanneer we naar mogelijkheden zoeken om iets te doen aan de invloed van predatie. In het navolgende zetten we op een rij welke factoren van invloed zijn op de predatiedruk op steltlopers.

Er zijn veel manieren waarop omgevingsfactoren invloed uitoefenen op predatie van boerenlandvogels. Evans (2004) noemt er dertien. Ik loop ze langs en vul ze aan met informatie uit andere bronnen.

Uitwisseling predatoren

1. Aantalsregulatie van toppredatoren kan het aantal van andere predatoren doen toenemen en daarmee de predatiedruk door deze soorten verhogen. Per saldo hoeft de predatie niet af te nemen, zoals bleek in studies in Engeland en Wales waarin Vossen werden afgeschoten (Bright 2000, Bolton *et al.* 2007). Maar Vossen eten kleine marterachtigen (Hermelijnen, Wezels) en de auteurs vermoedden dat door de afname van Vossen predatie door kleine marterachtigen toenam. Bellebaum & Bock (2009) concludeerden op basis van eiresten en sporen dat bij lagere Vossendichtheden kleine marterachtigen een groter deel van de predatie op Kievitnesten voor hun rekening namen, maar eiresten en sporen zijn matig betrouwbare indicatoren voor het type predator (Teunissen *et al.* 2005). Eenzelfde effect werd vastgesteld na afname (geen afschot) van Blauwe kiekendieven in een heidegebied in Schotland (Baines *et al.* 2008). Door de afname van de Blauwe kiekendieven (en mede door achterwege blijven van heidebeheer) nam het aantal Zwarte kraaien toe en daarmee de predatie op Kieviten, Goudplevieren, Wulpen, Veldleeuweriken en Moerasneeuwhoenders. Ook Parr (1993) schrijft het uitblijven van een verbetering van het broedsucces bij Goudplevieren in een hoogveengebied in Noordoost-Schotland na het experimenteel verwijderen van Zwarte kraaien en Stormmeeuwen toe aan een toename van nestpredatie door Vossen. In de Noord-Amerikaanse Prairie Pothole Region leidde het verwijderen van Coyotes tot een toename van nestpredatie op Wilde eenden, Slobeend en Krakeend door Vossen, tot een niveau dat de eenden onvoldoende jongen konden voortbrengen om de populatie in stand te houden (Sovada *et al.* 1995). Coyotes prederen zelf ook op eendennesten maar niet zo veel dat de eenden niet voldoende konden reproduceren,

Toename predatoren

2. Door veranderingen in het moderne landschap nemen aantallen predatoren toe. Een voorbeeld is de toename van Vossen in de open graslandgebieden van laag Nederland, die door waterpeilverlaging en de aanleg van ruilverkavelingsbosjes beter geschikt zijn geworden voor Vossen om burchten te graven en te overleven (Broekhuizen 1992, Beemster & Mulder 2002). De toenemende beplanting heeft ook geleid tot een toename van Haviken en Buizerds in de voorheen open weidegebieden (SOVON 2002). En ook de Steenmarter rukt op in de richting van die gebieden (www.zoogdiervereniging.nl). Aan de andere kant bestaat de indruk dat het aantal kleine marterachtigen (Bunzing, Hermelijn, Wezel tezamen) recent afneemt als ge-

volg van onder andere verdwijnen van ruige overhoekjes en landschappelijke elementen (www.zoogdiervereniging.nl).

Overigens is er niet altijd een relatie tussen predatordichtheid en predatiedruk. Zo vonden Bellebaum & Bock (2009) geen verband tussen het aantal aanwezige Vossen en nestpredatie bij Kieviten op droog en nat grasland. Ook Seymour *et al.* (2003) vonden geen relatie tussen de dichtheid van Zwarte kraaien en Vossen en nestpredatie. De auteurs concluderen dat niet zozeer het aantal aanwezige predatoren de nestpredatie bepaalt, maar het gedrag van individuele predatoren (die zich meer of minder specialiseren in het prederen van nesten). MacDonald & Bolton (2008b) vonden in zeven natte graslandgebieden in Engeland en Wales geen verband tussen de dichtheden van Kieviten en Vossen over de periode 1996-2003 (de Vossendichtheid was gemiddeld 0.5 zichtwaarneming per waarneemuur).

Valkama *et al.* (1999) vonden in Finland wel een negatief verband tussen de dichtheid van predatoren en het nestsucces van Wulpen in akkerbouwgebied, evenals Ottvall *et al.* (2005) bij Tureluurs in kustgrasland op Gotland (Zweden). Oosterveld (2007) vond een slechtere aantalsontwikkeling van Grutto's in weidevogelreservaten in Fryslân naarmate er meer Vossen en broedende Buizerden, Haviken en Bruine Kiekendieven binnen een straal van 1 km rond de reservaten voorkwamen. De dichtheid van predatoren was nauw gecorreleerd met de openheid van het landschap (zie punt 14),

Uitwisseling prooien

3. Door het afnemen van een bepaalde prooi-soort kan een generalistische predator zich meer gaan toeleggen op een andere prooi. Dit is bijvoorbeeld aangetoond voor de afname van Veldmuizen, waardoor Wezels meer gingen prederen op zangvogels (Dunn 1977). Het is bovendien bekend dat predatie op weidevogelnesten door Hermelijnen en Wezels groter is in jaren met weinig Veldmuizen dan in jaren met veel Veldmuizen (Beintema & Müskens 1987). Door het intensievere graslandgebruik komen er vergeleken met vroeger minder Veldmuizen voor (Broekhuizen *et al.* 1992). Daardoor is het denkbaar dat de kleine marterachtigen zich meer op weidevogels zijn gaan toeleggen. Blomquist *et al.* (2002) stelden vast dat de jongenproductie bij Kanoetstrandlopers en Krombekstrandlopers op de Arctische toendra hoger was in jaren met veel lemmingen, waardoor Poolvossen minder op nesten en jongen van deze steltlopersoorten prederen. Dit effect van de lemmingcyclus was eerder gevonden bij de Rotgans (Summers 1986),

Vindbaarheid

4. In het algemeen wordt geen relatie gevonden tussen de mate waarin steltlopernesten verstopt zijn en de kans op predatie (Grant *et al.* 1999, Thyen & Exo 2005, Ottvall *et al.* 2005). Dit is verrassend en heeft wellicht met twee dingen te maken:
 - Om dit punt te onderzoeken dienen nesten opgespoord te worden. Het valt niet uit te sluiten dat echt goed verborgen nesten door de onderzoekers niet zijn gevonden, zodat van deze nesten dus ook niet kan worden vastgesteld of ze wel of niet gepreedeerd zijn,
 - Nestpredatie vindt vooral plaats door zoogdieren, die nesten wellicht eerder op de geur vinden dan op zicht (Colwell 1992). Seymour *et al.* (2003) vermelden dat Vossen in gevangenschap en jachthonden nesten pas binnen een afstand van 1-2 meter vinden. Wel vonden ze een verhoogde zoekactiviteit door Vossen wanneer meerdere gezinnen met kuikens aanwezig waren, waarbij Vossen mogelijk op het geluid af gaan. Volgens de auteurs zijn Vossen weinig efficiënte nestpredatoren in vergelijking met bijvoorbeeld Zwarte kraaien. Als reactie op de aanwezigheid van predatoren kunnen Kieviten met hun kuikens wegtrekken (Sonerud 1985).

Andersson *et al.* (2009) berekenden dat de kans op detectie van een broedende vogel op een nest door een predator op de uitkijk over een afstand van 120 m nog 40% is op een uitkijkpost van 8 m hoog. De zichtbaarheid van een prooi neemt met een factor van twee maal de afstand af (dus als de afstand tussen de predator en prooi verdubbelt, neemt de zichtbaarheid (dus kans op predatie) met een factor 4 af). In de praktijk gebruikt een predator ook andere informatiebronnen om prooien te detecteren, zoals verkenningsvluchten over een terrein, zodat de predatiekans door meerdere factoren wordt bepaald.

Effect nestbezoek

5. In onderzoek naar het effect van nestbezoek op de nestoverleving berekenden Goedhart *et al.* (2010) een vergrote kans op nestpredatie van maximaal 15% per bezoek in gebieden met een hoge predatiedruk. De onderzoekers vonden een sterker effect op grasland dan op maisland. Mede om die reden veronderstellen ze dat het vergrote risico wordt veroorzaakt door het ontstaan van loopsporen naar de nesten in combinatie met een geurspoor dat door (zoogdier)predatoren wordt gevolgd. Er zijn echter ook studies die geen effect van nestbezoek vonden. Fletcher *et al.* (2005) vonden geen effect van het bezoeken van Kievitsnesten om de vier dagen op extensief beweid hooglandgrasland in Engeland. Als predatoren kwamen in de omgeving Zwarte kraaien, Kauwen, Vossen, Hermelijnen en Kokmeeuwen voor. De onderzoekers vonden ook geen verband tussen het aantal aanwezige Kokmeeuwen en nestpredatie. Ook Galbraith (1987) vond geen verhoogde predatie op Kievitsnesten in Engeland. Een studie naar effecten van nestbezoek bij bodembroedende Morinelplevieren in Nieuw-Zeeland vond geen verschil in predatie tussen nesten die dagelijks werden bezocht en nesten die niet werden bezocht (bij alle nesten stond een camera) (Keedwell & Sanders 2002). De mogelijke predatoren waren Huiskat, Hermelijn, de marterachtige *Mustela furo* en de Egel. Er waren geen aanwijzingen dat predatoren gebruik maakten van geursporen.

Intensivering landbouw

Intensivering van de landbouw werkt op meerdere manieren predatie in de hand (punten 6-13):

6. Door veranderingen in teeltwijze wordt het broedhabitat gevaarlijker, bijvoorbeeld voor Veldleeuweriken en Gele kwikstaarten waarvan is vastgesteld dat ze in een dicht graangewas meer langs spuitsporen nestelen. Deze sporen worden ook door kleine marters gebruikt, waardoor de predatie op nesten toeneemt (Donald 1999, Morris & Gilroy 2008),
7. Bij plasdras is de kuikenoverleving bij de Kievit hoger dan in droger grasland doordat de natte omstandigheden minder toegankelijk zijn voor grondpredatoren (Bellebaum & Bock 2009). Door ontwatering is de oppervlakte plasdras in het boerenland drastisch afgenomen,
8. Door het vervroegen van oogstwerkzaamheden (onder andere maaien) wordt de periode korter waarin kan worden gebroed en is er minder mogelijkheid voor vervollegsels of tweede en derde legsels. Dit vergroot de gevoeligheid van de jaarlijkse reproductie voor predatie op het eerste broedsel. Dit geldt bijvoorbeeld voor Veldleeuweriken die in grasland broeden (Teunissen *et al.* 2007),
9. Het predatierisico voor Gruttokuikens is relatief groot in kort gemaaid of geweid gras en laag in ongemaaid gras (Schekkerman *et al.* 2009, Roodbergen *et al.* 2010). Kievitpullen lopen het minste risico op predatie op beweid grasland en bouwland

(Schekkerman *et al.* 2009, Roodbergen *et al.* 2010). Mogelijk dat de aanwezigheid van vee predatoren afschrikt. Wulpen op de Shetlandeilanden daarentegen, onderonden een geringer nestsucces als gevolg van verstoring door weidend vee (van der Wal & Palmer 2008),

10. Minder (bereikbaar) voedsel voor jonge vogels door minder variatie in de vegetatie leidt tot langere voedselvluchten door de ouders (bij nestblijvende zangvogels) en/of tot een slechtere conditie van de jongen, waardoor het risico op predatie stijgt. Dit geldt voor Nederlandse Veldleeuweriken op bouwland (Teunissen *et al.* 2007) en voor Grutto pullen in grasland, maar niet voor Kievit pullen (Schekkerman *et al.* 2009),
11. Minder voedsel voor jonge akkervogels door bijvoorbeeld het gebruik van bestrijdingsmiddelen tegen onkruid en insecten kan ertoe leiden dat de jongen meer gaan bedelen. Daardoor kunnen ze eerder worden opgemerkt door predatoren. Dit kan gelden voor de zangvogels (Veldleeuwerik, Graspieper, Gele kwikstaart) onder de weidevogels,
12. Er zijn aanwijzingen dat een slechtere conditie van nestvliedende jongen (door bijvoorbeeld slechter voedselaanbod) leidt tot een groter risico op predatie omdat ze meer moeten foerageren (Beintema & Visser 1989, Schekkerman *et al.* 2009 voor de Kievit), minder goed kunnen ontsnappen (Halupka 1998, voor Graspiepers). Bij nestblijvende zangvogels verdedigen de ouders het nest minder als de jongen in een slechtere conditie zijn. In het algemeen geldt dat jonge kuikens (tot een dag of tien) een grotere kans lopen om gepredeerd te worden dan oudere (Colwell *et al.* 2007, Schekkerman *et al.* 2009 bij Kieviten en Grutto's),
13. Eenvormiger gewassen maken nesten duidelijker zichtbaar voor predatoren en snellere groei van gewassen maakt het tijdig opmerken van predatoren moeilijker. In beide gevallen neemt de kwetsbaarheid voor predatie toe (Shrubb 1990, Newton 2004, Whittingham & Evans 2004). Baines (1990, 1994) vond dat de nestpredatie op Kieviten op gedraineerd, opnieuw ingezaaid en flink bemest grasland hoger was dan op oud, extensiever gebruikt grasland, doordat nesten op het intensieve land meer opvielen. Aan de andere kant kan de grotere eenvormigheid van intensief agrarisch cultuurland ook leiden tot minder predatie zoals bleek in een vergelijking van het nestsucces van Kleine plevieren op cultuurland en langs visvijvers in Tjechië (Cepakova *et al.* 2007). En een grotere dekking kan ook leiden tot minder predatie. Thyen & Exo (2005) vonden bijvoorbeeld minder predatie op Tureluurnesten op de kwelder die vroeg waren begonnen en waar al vroeg in het seizoen voldoende vegetatie stond om het nest in te verstoppen,

Landschapselementen

14. Steltlopers vestigen zich minder in de omgeving van opgaande landschapselementen die als uitvalsbasis en uitzichtpunt worden gebruikt door predatoren (Elliot 1985). Dit heet predatiemijding. Dit effect is aangetoond bij Kieviten en Tureluurs voor muurtjes en afrasteringen in kustgrasland in Zuidwest-Zweden (Wallander *et al.* 2006) en voor bosranden en vrijstaande bomen bij Kieviten en andere steltlopers in Zweden en het Verenigd Koninkrijk (Boström & Nillson 1983, Galbraith 1988a, Stroud *et al.* 1990, Berg 1992, Berg *et al.* 1992b). Brandsma (2001) meldt het verlaten van weidevogelgebieden bij Giethoorn als gevolg van de frequente aanwezigheid van Vossen (dit is overigens een interpretatie van de auteur en gebaseerd op beperkte gegevens). Cresswell (2008) noemt meerdere voorbeelden. Van der Vliet *et al.* (2008) vonden in Nederlandse graslandgebieden lagere dichtheden van Scholekster, Grutto,

Kievit, Tureluur, Veldleeuwerik en Graspieper binnen 400 m vanaf bewoonde nesten van Buizerd, Zwarte kraai en Ekster. Grutto en Veldleeuwerik bleken het meest gevoelig, Scholekster en Kievit het minst. Volgens de auteurs hangt de voorkeur van weidevogels om te broeden in open gebieden mede samen met de mogelijkheid om over grote afstand predatoren te zien aankomen. Zwarte kraaien en Eksters broedden in hogere dichtheden naarmate het landschap meer besloten was; voor de Buizerd vonden ze die relatie niet, maar dat kwam mogelijk omdat de studie zich beperkte tot een schaal van 25 ha. Oosterveld (2007) vond op een schaal van honderden hectares wel dat Buizerden, maar ook Haviken, Bruine kiekendieven en Vossen in de broedtijd in hogere dichtheden voorkomen in meer besloten landschap dan in open landschap. Norrdahl & Korpimacki (1998) vonden over een afstand van 700 m vanaf een Torenavalkennest in boerenland in West-Finland 25% minder broedende zangvogels (waaronder Veldleeuwerik) dan in een vergelijkbaar gebied zonder Torenavalk. Dit verschil was al aan het begin van het broedseizoen aanwezig en was dus het gevolg van predatiemijding bij de vestiging en niet het gevolg van wegvangen van de zangvogels als prooi door de Torenavalken. Suhonen *et al.* (1994) vonden iets vergelijkbaars.

Het omgekeerde komt echter ook voor. Norrdahl *et al.* (1995) vonden in hetzelfde open cultuurlandschap in Finland een grotere dichtheid van Wulpenterritoria in de omgeving van Torenavalkenkasten dan verwacht. Dit was het gevolg van het feit dat Torenavalken gemiddeld minder Wulpenkuikens predeerden (5.5%) dan kraaien (9% van de nesten plus onbekend aantal kuikens). Door in de buurt van een Torenavalk te broeden waren de Wulpen beter beschermd tegen predatie door kraaien. Tryjanowski *et al.* (2002) vonden lagere dichtheden broedende zangvogels (waaronder Veldleeuwerik) binnen 100 m van bewoonde Vossenburchten in West-Polen dan verder weg. Kujawa & Lecki (2008) vonden daarentegen geen lagere dichtheden vogelterritoria, aanwezige vogels en een lagere soorten diversiteit in de directe omgeving van bewoonde Vossenburchten in een akkerbouwgebied met verspreid staande bosjes in West-Polen.

Het verband tussen reproductiesucces en de aanwezigheid van landschapelementen is niet eenduidig. Berg *et al.* (1992) vonden op Zweeds boerenland een hogere nestoverleving bij de Kievit naarmate de nesten verder van bomen en struiken verwijderd lagen en bij MacDonald & Bolton (2008b) was het nestsucces hoger wanneer het nest verder van een perceelsgrens lag. Ook Valkama *et al.* (1999) vonden in Finland een negatief verband tussen de aanwezigheid van opgaande landschapelementen en het nestsucces van steltlopers. Johansson (2001) vond bij Grutto's op het Zweedse eiland Gotland minder nestpredatie naarmate de afstand tot een uitzichtpost groter was. De invloed ging over een afstand van 300 m. Oosterveld (2007) vond een positievere aantalsontwikkeling van Grutto's in 60 weidevogelreservaten in Fryslân naarmate het landschap binnen een straal van 1 km rondom het reservaat opener was (gedefinieerd als vrij van verstoring door opgaande landschapelementen). Daarbij broedden er minder Buizerden, Haviken en Bruine kiekendieven en waren er minder Vossen aanwezig in de omgeving van de reservaten naarmate het landschap opener was (het verband tussen openheid van het landschap en aantallen predatoren is sterk). Een kritische ondergrens lijkt een openheid van 35% (dat wil zeggen dat 35% van een terrein vrij is van de versturende invloed van opgaande landschapelementen, bijvoorbeeld meer dan 150 m van een bosje af ligt of meer dan 250 m van bebouwing). Slechts bij een openheid van tenminste 35% bleek een stabiele of toenemende Gruttopopulatie mogelijk. Engelse Veldleeuweriken en Gele kwikstaarten die broedden in akkerbouwgewassen, hadden te maken met sterke predatie door zoogdieren naarmate de nesten dicht bij de perceelstrand lagen (met name extensieve grasranden) (Morris & Gilroy 2008).

Ottvall *et al.* (2005) en Wallander *et al.* (2006) vonden echter geen effect van muurtjes en afrasteringen bij Tureluurs en Kieviten in beweid kustgrasland in Zuidwest-Zweden. Seymour *et al.* (2003) vonden geen effect van landschapselementen op predatie door Vossen op Kievitnesten en -pullen, evenmin als Eglinton *et al.* (2009) voor de aanwezigheid van greppels en perceelgrenzen. Maar zoals we bij het vorige punt zagen, kan de invloed van predatoren ook langs indirecte weg verlopen door predatiemijding. In de laatste vier studies is de directe omgeving van de elementen die wel tot afname van broedsucces zouden kunnen leiden, mogelijk al ontruimd. Hierdoor wordt in feite de hoeveelheid geschikt broedhabitat minder. Volgens Eglinton *et al.* (2009) is de predatiedruk door Vossen vooral afhankelijk van de nabijheid van een burcht, de aanwezige dekking en de toegankelijkheid van het gebied,

Dichtheid

15. Veel studies melden dat de predatiedruk bij Kieviten minder is naarmate de nestdichtheid of dichtheid van gezinnen met kuikens groter is (Göransson *et al.* 1975, Elliot 1985 (predatiedruk minder bij nesten die minder dan 50 m van elkaar liggen), Berg *et al.* 1992, Berg 1996, O'Brien 2001, Salek & Smilauer 2002, Seymour *et al.* 2003, MacDonald & Bolton 2008b (predatiedruk minder bij nesten binnen 100 m van elkaar), Eglinton *et al.* 2009, contra: Galbraith 1988a, Sharpe 2006). Naarmate Kieviten met meer tegelijk zijn slagen ze er beter in predatoren te verjagen. Salek & Smilauer (2002) vonden een hoger broedsucces op grasland bij een minimale dichtheid van 9 nesten die binnen 100 m van elkaar lagen en vonden minder nestpredatie bij broeddichtheden van 4-20 paar per 100 ha vergeleken met 1-4 paar per 100 ha. Voor Nederlandse begrippen zijn dit overigens lage dichtheden. Ze vonden het effect echter niet bij Kieviten op bouwland en suggereren dat dat mogelijk afhangt van de soort predator en het landschap.

Ook Galbraith (1988a) vond dat het effect afhankelijk was van de soort predator. Hij vond juist meer Vossenpredatie bij hoge dichtheden van Kievitsnesten. Eenzelfde resultaat vonden Dulisz & Nowakowsky (2006) bij dichte broedkolonies van Kieviten, Grutto's en Tureluurs in het rivierdal van de Biebrza in Oost-Polen. De predatie op nesten door vogels overdag was gelijk voor dichte en losse kolonies, maar de nachtelijke (zoogdier)predatie was in dichte kolonies veel hoger. Daarnaast zijn er ook aanwijzingen dat de hoge nestdichtheden met lagere predatieverliezen het gevolg zijn van selectie van locaties met lagere predatordichtheden (Stillman *et al.* 2006), hoewel MacDonald & Bolton (2008b) dit bij Kieviten in Engeland weer niet vonden.

De aanvalsfrequentie en -duur tegen predatoren nam bij individuele Hongaarse Kieviten af met een toename van de nestdichtheid (Kis *et al.* 2000). Naast een hogere nestoverleving leverde dit ook een fitnessvoordeel op. De nestverdediging was niet sterker als er meer eieren in het nest lagen of naarmate ze langer bebroed waren,

16. Broedassociaties van verschillende soorten: vogels van verschillende soorten kruipen bij elkaar voor meer afweer tegen predatoren. In jargon wordt dit de 'protective umbrella', beschermende paraplu, genoemd (overzicht van studies in Quinn & Ueta 2008). Er zijn broedassociaties vastgesteld van Grutto, Watersnip en Tureluur in nat grasland in Polen (Dyrz *et al.* 1981), van Kievit met Gele kwikstaart en Veldleeuwerik op boerenland in Zweden en Engeland (Eriksson & Götmark 1982, Elliot 1985), van Zilverplevier met Goudplevier en Rosse grutto op de Siberische toendra (Larsen & Grundetjern 1997), van Grutto's met Kieviten in kustgrasland op Gotland (Johansson 2001) en ook van Kuifeenden (en Tafel- en andere eenden) met Kokmeeuwen in Centraal-Finland (Vaananen 2000) en Letland (Opermanis *et al.* 2001). De associatie leidt tot verminderde nestpredatie en is doorgaans het gevolg

van een actieve keuze van de beschermde soort(en) om in de buurt van een beschermer te gaan zitten (en niet het toevallig resultaat van dezelfde habitatvoorkeur) (Quinn & Ueta 2008). Afname van de beschermende soort kan de overleving en de voortplanting van de beschermde soort negatief beïnvloeden,

Randeffect

17. Randeffecten (edge-effect) met andere habitats vergroten de predatiedruk (Bataary & Baldi 2004), doordat predatoren die huizen in de ene habitat voedsel zoeken in ander, aangrenzend habitat. Zo gaat er van aangrenzend andersoortig habitat op open grasland in het algemeen een verhoogde predatiedruk uit (als is het verschil net niet statistisch significant). Dit effect is echter vooral vastgesteld in studies met kunstnesten, zangvogels en eenden. Voor steltlopers is hier nauwelijks studie aan gedaan. Voor zover dat wel het geval is (Berg *et al.* 1992b, Berg 1996), werd geen duidelijk effect van bosranden op het nestsucces van Kieviten en Wulpen op aangrenzend boerenland of Wulpen in aangrenzende veengebieden geconstateerd,

Conditie

18. In hun gewichtsregulatie balanceren vogels tussen voldoende gewicht (vetreserves) om slechte tijden door te komen en niet te zwaar worden om predatoren te snel af te kunnen zijn (Macleod *et al.* 2008). Bij soorten die op dit punt in een kritisch evenwicht leven, kan de combinatie voedselschaarste en hoge predatiedruk leiden tot verlaagde vetreserves waardoor de winteroverleving kan afnemen,
19. Een verslechterde voedselsituatie voor volwassen vogels kan leiden tot een slechtere conditie, minder alert gedrag en tot het nemen van meer risico. Hierdoor neemt de kans op predatie toe. Er zijn echter geen aanwijzingen dat de voedselsituatie voor volwassen weidevogels in de Nederlandse graslanden niet goed is (Beintema *et al.* 1995, Oosterveld 2006, Schröder 2010),

Verplaatsing

20. Hongaarse Kluten met een hoog uitkomstsucces van de nesten in een half-natuurlijke habitat leden alsnog veel verliezen in de kuikenfase (70%) doordat de halfnatuurlijke habitat niet geschikt was voor de kuikens en de kuikens zich daardoor gingen verplaatsen (Lengyel 2006). Die verplaatsingen leidden tot een verhoogd predatierisico. Dit geldt ook voor Gruttokuikens die gedwongen worden hun voorkeurshabitat (lang gras) te verlaten (bijvoorbeeld bij maaien) en zich op kort gras begeven om een ander perceel met lang gras op te zoeken (Schekkerman *et al.* 2009),

Gebiedsomvang

21. Seymour *et al.* (2004) leidden met modelmatige berekeningen uit het zoekgedrag van Vossen af dat de kans op nestpredatie voor bodembroeders op grotere oppervlaktes geschikt habitat veel kleiner is dan op kleine oppervlaktes (ordegrootte 1-10 ha).

5. MAATREGELEN OM PREDATIE TE VERMINDEREN

In de wetenschappelijke literatuur worden methoden beschreven waarmee predatie op steltlopers kan worden verminderd (ook wel 'predatiebeheer' genaamd). Doorgaans zijn de methoden bestudeerd op hun effectiviteit voor nestsucces, kuikenoverleving, totale reproductie en/of aantalsontwikkeling. De meest bestudeerde methoden zijn het verwijderen van predatoren en het beschermen van nesten en kuikens door uitrasteren. Dit zijn veel bediscussieerde en deels controversiële activiteiten die juist vanwege de controversie op vrij grote schaal zijn onderzocht en deels qua effectiviteit ook gekwantificeerd. Daarnaast worden mechanismen en maatregelen besproken die mogelijkheden bieden voor predatiebeheer maar waarvan minder bekend is van de effecten.

5.1. VERWIJDEREN VAN PREDATOREN

Een aantal studies wijst uit dat het verwijderen van predatoren effectief kan zijn om het voortplantingssucces van boerenlandvogels en steltlopers te vergroten en/of aantallen te doen toenemen. Tapper *et al.* (1996) demonstreerden dat het aantal broedende Patrijzen in een Engelse cultuurlandschap na het verwijderen van Vossen, Hermelijnen, Zwarte kraaien en Eksters met een factor 2.6 toenam vergeleken met een controlegebied. In het begin van het experiment werd 1,5 Vos per nacht waargenomen en na afschot was dat 0.36 per nacht (80% reductie). Het aantal Eksters nam met 60% af van 4.3 exemplaren per 500 ha bij het begin tot 1.3 exemplaren per 500 ha na afschot. Het aantal Zwarte kraaien halveerde van 10 exemplaren tot 5 exemplaren per 500 ha. Chodachek & Chamberlain (2006) rapporteren (vergelijkbaar met Drever *et al.* 2004 en Garrettson & Rohwer 2001) dat het vangen van zoogdierpredatoren in proefgebieden van 260 ha leidde tot een verdubbeling van het nestsucces van eenden in de Prairie Pothole Region in Noord-Amerika vergeleken met controlegebieden. Newton (1998) maakt melding van 27 studies (aan vooral op de grond broedende hoenderachtigen en eenden) waarin het effect van het verwijderen van predatoren op het nestsucces is onderzocht. In 23 daarvan werd een toename van het nestsucces geconstateerd. Van 17 studies die ook de invloed op broedpopulaties onderzochten, lieten tien een toename zien. Harding *et al.* (2001) vonden dat de rallensoort *Rallus longirostris* in Californië toenam en Priddel & Wheeler (1997) stelden vast dat de overleving van een hoendersoort in Australië toenam na het terugdringen van het aantal Vossen.

Côté & Sutherland (1997) concluderen echter dat verwijderen van predatoren niet tot een toename van *broedpopulaties* van vogels leidt. Ze vatten 20 studies samen die gingen over het effect van het verwijderen van predatoren op prooipopulaties van vogels. Ze concluderen dat het verwijderen van predatoren wel leidt tot een beter nestsucces, hogere kuikenoverleving en grotere aantallen vogels in het najaar, maar niet tot grotere broedpopulaties in het daarop volgende broedseizoen (als is het verschil met niet-verwijderen bijna statistisch significant). De studies hadden eveneens voornamelijk betrekking op hoenderachtigen en eenden, die verdekt broeden. De auteurs noemen drie factoren waardoor het verwijderen van predatoren niet tot een verhoging van de broedpopulatie leidt:

1. De wintersterfte neemt toe als minder vogels worden gepredeerd in en na het broedseizoen,

2. Nieuwe predatoren rekoloniseren een gebied nadat predatoren zijn verwijderd,
3. Het verwijderen lukt onvoldoende. Er is vaak veel en consequente inspanning nodig om predatoren tot een voldoende laag niveau terug te brengen.

Parr (1993) vond geen toename van het broedsucces van Goudplevieren na het terugdringen van het aantal predatoren op Engelse heidevelden. Whitehead *et al.* (2008) melden wel een toename van het broedsucces van een zeldzame eendensoort na grootschalige bestrijding van Hermelijnen, maar geen toename van de broedpopulatie. Het aantal eenden nam echter ook niet verder af. Ook andere studies melden het wisselende effect op kuikenoverleving en/of broedaantallen van het reguleren van Vossen bij Strandplevieren aan zeestranden in Californië (geen effect op aantal broedparen, Neumann *et al.* 2004) en bij Kieviten in elf gebieden in Engeland (Bolton *et al.* 2007). In de laatste studie werden aanzienlijke verschillen tussen gebieden vastgesteld. Gemiddeld vonden de onderzoekers geen effect, maar bij hoge dichtheden van Vossen en wanneer werd gecorrigeerd voor deze 'achtergrondichtheden', was er wel een positief effect van vermindering van het aantal Vossen met 40% (en 56% van Zwarte kraaien) op nestsucces. De kuikenproductie was in zes gebieden in jaren met predatorregulering twee keer hoger dan in jaren zonder regulering, maar in zeven gebieden werd geen effect gevonden. De Vossendichtheid was na aantalsregulering ca. 0.3 zichtwaarneming per uur. Deze dichtheid was ongeveer gelijk aan de dichtheid waarbij Tapper *et al.* (1996) herstel van Patrijzenpopulaties in Engeland vaststelden. Het uitblijven van een effect op de aantalsontwikkeling van de Kievit over acht jaar in alle elf gebieden tezamen wijden Bolton *et al.* (2007) aan een sterke uitwisseling van broedvogels tussen verschillende gebieden.

In een herberekening van Britse studies naar het effect van predatorcontrole komen Holt *et al.* (2008) tot de conclusie dat de aantallen van prooisoorten gemiddeld met een factor 1.6 toenemen als de predatoren er niet zouden zijn (waaronder steltlopers die werden gepreëdeerd door kraaien, meeuwen, Amerikaanse nertsen, Vossen en Egels). Holt *et al.* (2008) selecteerden alleen studies die het totale reproductief resultaat van de prooisoorten hadden onderzocht en bij de steltlopers betrof het steeds het effect op aantallen broedvogels. Fletcher *et al.* (2010) melden een gemiddelde toename van broedende Kieviten, Goudplevieren, Wulpen, Moerassneeuwhoenders en Graspiepers met 14% of meer per jaar gedurende acht jaar dat Vossen, Zwarte kraaien, Hermelijnen en Wezels werden verwijderd in een hoogveengebied in Noord-Engeland. Zonder predatorcontrole namen de aantallen met 17% of meer per jaar af. Door de jachtactiviteiten nam het aantal Vossen mer 43% en het aantal Zwarte kraaien met 78% af. De toch al lage aantallen kleine marterachtigen veranderden niet.

Bolton *et al.* (2007) concluderen dat het effect van predatorregulatie afhangt van met name de predatordichtheid en dat eerst gegevens verzameld moeten worden over aantallen predatoren en hun effect op prooipopulaties. Vervolgens kan worden bepaald of bestrijding van predatoren zin heeft en wat een effectieve strategie is. Eglinton *et al.* (2009) komen tot eenzelfde conclusie op basis van onderzoek naar Vossenpredatie bij Kieviten in natte kustgraslanden in Oost-Engeland. Ook Kauhala (2004) vond in Finland verschillen tussen soorten predatoren die werden verwijderd en regionale verschillen in effectiviteit. In sommige regio's was wel sprake van verbetering van het broedsucces van eenden, in andere niet. Wasbeerhonden hadden geen effect, maar verwijderen van Vossen en marterachtigen leidde tot een hoger nestsucces. Ook Teunissen *et al.* (2005, 2008) concluderen in het landelijk predatieonderzoek dat predatie van plaats tot plaats en jaar tot jaar sterk varieert en eerst gegevens verzameld moeten worden over aard en omvang van de predatie. Zij concluderen ook dat alleen een combinatie van maatregelen (niet alleen predatievermindering maar ook aanpassing van het graslandgebruik) tot voldoende reproductie kan leiden. In een (model)analyse van het effect van verschillende verliesoorzaken (land-

bouwverliezen, verlating, predatie door vogels of zoogdieren) in verschillende stadia (op nesten en op kuikens) op de totale reproductie van Kievit laten ze echter zien dat het uitsluiten van kuikenpredatie door vliegende predatoren bij de Kievit alleen al voldoende is om voldoende reproductie te halen. Voor de Grutto gold dat echter niet. Met het uitsluiten van predatie alleen werd nog niet voldoende gereproduceerd. Bij de Kievit zou het elimineren van predatie dus voldoende succes opleveren, bij de Grutto is een aanpak op meerdere fronten nodig.

5.2. AFZETTEN EN UITRASTEREN

Uitrasteren van nesten met gaas of stroomdraad heeft doorgaans een positief effect. Zo steeg het nestsucces van Wulpen, waarvan het idee bestond dat die te leiden hadden van predatie door Vossen, van 20 tot 80% na uitrasteren van de nesten (Niewold & Jonkers 1999). In Zwitserland rasterde men niet alleen Kievitsnesten uit maar ook hele percelen waarop de pullen foerageerden (Schifferli *et al.* 2009). Niet uitgerasterde nesten hadden een uitkomstsucces van 29% en 67% werd gepredeerd, uitgerasterde nesten hadden een uitkomstsucces van 74% en 6% werd gepredeerd. Uit radiotelemetriestudies bleek dat het overgrote deel van de pullen aanvankelijk gedurende de nacht en buiten de rasters werd gepredeerd. Door de voorkeurspercelen in hun geheel uit te rasteren met schrikdraad, in combinatie met habitatverbetering door het uitstellen van landbouwwerkzaamheden op braakliggende akkers, wist men de totale reproductie gedurende twee jaar te verhogen tot 0.78 respectievelijk 1.26 vliegvlugge kuikens per broedpaar per jaar. Dit is voldoende om de lokale populatie in stand te houden (0.7 vliegvlugge kuikens per paar per jaar, Peach *et al.* 1994). Ook Moseby & Read (2005), Isaksson *et al.* (2007, voor Kieviten en Tureluurs in Zweden) en Hayward & Kerley (2009) melden positieve effecten van uitrasteren als maatregel tegen predatie om de reproductie te verbeteren. Ivan & Murphy (2005) constateerden dat het nestsucces van Piping plovers (*Charadrius melodus*, een Amerikaanse plevierensoort) significant toenam als ze zorgden dat door afscherming met gaas zoogdieren niet bij de nesten konden komen. Maatregelen om te voorkomen dat ook vogelpredatoren geen eieren konden roven, leidden niet tot een verder vergroot succes. Zoogdieren waren in dit geval dus de belangrijkste predatoren. Eenzelfde effect vond Olsen (2002) bij Kievitnesten in Denemarken, al ging nachtelijke predatie (door zoogdieren) ten dele door. Door nesten van steltlopers op kustgrasland op de Hebriden met gaas af te schermen tegen predatie door Egels (nadat met thermodataloggers en uit eiresten was vastgesteld dat het Egels waren), nam het uitkomstsucces met een factor 2.4 toe (Jackson 2001).

Uitrasteren lijkt alleen zinvol op beperkte schaal. Op grote schaal is het moeilijk uitvoerbaar. Uitrasteren is ook niet altijd voldoende. Neumann *et al.* (2004) en Pauliny *et al.* (2008) vonden dat uitrasteren van nesten van Strandplevieren op Californische stranden, respectievelijk Bonte strandlopers in Zweden, wel leidde tot een hoger nestsucces maar niet tot een groter aantal kuikens dat vliegvlug werd of een toename van de broedpopulatie. Kennelijk traden elders in de voortplantingsperiode nog aanzienlijke verliezen op. Bovendien bleek soms de verstoring van de broedende volwassen vogels binnen de afrastering groter te worden door nieuwsgierige mensen of Vossen (Maslo & Lockwood 2009) of de mortaliteit van de broedende vogels toe te nemen door predatie door vliegende predatoren (Murphy *et al.* 2003a, Neumann *et al.* 2004, Isaksson *et al.* 2007). Overigens werd dit laatste negatieve effect door Murphy *et al.* (2003a) alleen vastgesteld in boomrijke landschappen en niet in open landschappen. Dit leert dat de beschermingswijze goed moet worden afgestemd op de lokale omstandigheden. Onderzoek door Murphy *et al.* (2003b) wees verder uit dat het aanbrengen van nestbeschermers bij Piping plovers in de noordelijke Great Plains in de VS effectief was om de reproductie met ruim een factor twee te vergroten en dat het niet uitmaakte of daar nog een elektrische afrastering aan werd toegevoegd. Een elektrische afrastering heeft alleen zin als nestbeschermers niet ge-

bruikt kunnen worden en als grondprederende zoogdieren de belangrijkste bedreiging vormen.

5.3. VERWIJDEREN VAN OPGAANDE LANDSCHAPSELEMENTEN EN DEKKING

In het vorige hoofdstuk (punt 14) zagen we dat het effect van opgaande landschapselementen (solitaire bomen en struiken, bosjes, bosranden, muurtjes, (ruige) perceelgrenzen) op broedende weidevogels vooral loopt via een voorkeur voor open landschap en via predatiemijding. In het laatste geval reageren de weidevogels door uit de buurt van landschapselementen te blijven die door predatoren worden gebruikt om te broeden of als uitkijkpost. Door de aanwezigheid van deze landschapselementen neemt de oppervlakte geschikt broedhabitat af. De directe invloed op het broedsucces en populatieontwikkeling is minder duidelijk. In zes van tien studies is een slechter resultaat vastgesteld in de nabijheid van landschapselementen of in meer besloten landschap maar in de vier overige studies niet. In het laatste geval is het denkbaar dat de vogels al zover uit de buurt waren gaan broeden (door predatiemijding) dat een direct effect niet meer optrad. Een andere verklaring is dat het optreden van daadwerkelijke predatie afhangt van de betrokken individuele predatoren. Sommige individuen specialiseren zich op weidevogelnesten of -kuikens, andere niet. Het is echter duidelijk dat het creëren van openheid door het verwijderen van opgaande landschapselementen de oppervlakte geschikt broedhabitat vergroot, onder andere doordat het risico op predatie minder is. Om deze reden zal ook het verwijderen van dekking voor grondpredatoren (ruigte, rommelhoekjes) gunstig zijn.

5.4. OVERIGE MAATREGELEN

In het vorige hoofdstuk bleek dat weidevogels een beter nestsucces hebben als ze in een grotere dichtheid broeden (behalve bij Vossen. Dan kan een averechts effect optreden). Een minimale dichtheid aan Kieviten lijkt 6-12 broedparen binnen 100 m te zijn (Elliot 1985, Berg *et al.* 2002, vergelijk MacDonald & Bolton 2008b). Als het risico op predatie door Vos beperkt is, is het dus een effectieve maatregel om weidevogels te verlokken dicht bij elkaar te gaan broeden, bijvoorbeeld door ze door het uitrijden van vaste mest naar een beperkt aantal percelen te lokken. Een andere mogelijkheid is om een perceel bouwland (mais, zomergraan) aan te leggen in een graslandgebied. Kieviten en Scholeksters concentreren zich bij voorkeur op dergelijk bouwland temidden van grasland (Oosterveld 2000) en als Grutto's en Tureluurs zich op aangrenzende percelen vestigen, kan een concentratie-effect ontstaan. Een risico van bouwland is dat Kieviten weliswaar een hoger uitkomstsucces hebben op bouwland (Teunissen 1999) maar dat het vooral vervolglegels betreft. Vroege legsels op bouwland hebben weinig kans omdat het zaaiklaar maken van het land in april vaak in de nestfase gebeurt waardoor de nesten zonder nestbescherming de landbouwactiviteiten niet overleven. De hogere nestoverleving van latere legsels leidt weliswaar tot meer kuikens, maar deze hebben gaandeweg het seizoen een lagere overlevingskans dan de vroege kuikens (o.a. Teunissen *et al.* 2008). Door nestbescherming toe te passen kan de preferentie van bouwland worden gecombineerd met de hogere overlevingskans van vroeg geboren kuikens.

In Engels onderzoek aan Kieviten wordt het risico gesignaleerd dat geïsoleerde concentraties broedvogels predatoren aantrekken en door hoge predatieverliezen onvoldoende jongen kunnen voortbrengen om de populatie in stand te houden (MacDonald & Bolton 2008b, Eglington *et al.* 2009). In het verlengde ligt het risico dat pullen lopen doordat Vossen gericht zoekgedrag gaan vertonen wanneer ze de aanwezigheid van pullen bespeuren (Seymour *et al.* 2003). De manier om de kwetsbaarheid te verminderen is het creëren

van grote weidevogelgebieden met veel vogels in aanzienlijke dichtheden die op eigen kracht predatoren kunnen afweren (zie ook Côté & Sutherland 1997).

Ook een hoog waterpeil of inundatie gedurende de winter wordt wel genoemd als factor die de hoeveelheid predatoren kan verminderen. Bellebaum & Bock (2009) suggereren dat het hoge nestsucces van Kieviten in de uiterwaarden van de Oder (Duitsland) in het voorjaar van 1998 vooral het gevolg was van minder predatie door kleine marterachtigen. De auteurs achtten het aannemelijk dat de aantallen kleine marterachtigen in dat voorjaar lager waren dan normaal vanwege uitzonderlijk veel overstroming in de voorgaande winter, maar directe bewijsvoering ontbreekt. Gemiddeld over de hele studie werd geen effect van overstroming (leidend tot hoog waterpeil) op predatieverliezen gevonden. Hoog waterpeil leidde wel tot een betere kuikenoverleving maar dat verliep via een hoger foeraageersucces doordat de oppervlaktefauna (waar de kuikens van leven) talrijker was bij hoog waterpeil. Onderzoek aan Vossen in Waterland wees uit dat het activiteitengebied van een gezenderde Vos in een veenweidegebied met veel sloten van 5 km groeide naar 20 km toen de sloten bevroren raakten (mondelinge mededeling W. Teunissen, SOVON). Dit is een aanwijzing dat Vossen inderdaad in hun omzwervingen worden beperkt door hoog water (brede sloten), maar het grotere activiteitengebied kan ook te maken hebben met voedselschaarste vanwege de winterse omstandigheden. Al met al zijn er weinig onderzoeksgegevens over effecten van hoog water op predatie.

Een andere maatregel die wel eens geopperd wordt, is het bijvoeren van Vossen, zodat die geen reden hebben om op zoek te gaan naar weidevogeleieren en -kuikens. Specifiek onderzoek naar zo'n situatie is niet bekend maar wel naar het effect van het bijvoeren van Vossen op predatie op reekalveren in Noord-Scandinavië (Nordström *et al.* 2009). De auteurs onderzochten het effect van bijvoeren in de omgeving van 4-6 Vossenburchten met jongen (dichtheid 1 per 1000-1500 ha) gedurende de periode dat de reekalveren het meest kwetsbaar zijn. Bij een gemiddelde predatie door Vossen op (gezenderde) reekalveren van 17% vonden ze geen effect van bijvoeren. Het is de vraag of dit resultaat overgezet kan worden naar de Nederlandse of Friese situatie. We hebben hier doorgaans flink hogere dichtheden Vossenburchten, waardoor het effect anders kan zijn. Een risico van deze aanpak is dat het extra voedsel tot een betere overleving van de Vossen leidt, waardoor op termijn de predatiekans weer toeneemt.

Wanneer de overige omstandigheden goed zijn, dan is de invloed van predatie minder. Dit effect werd gedemonstreerd in het uitzonderlijke voorjaar van 2006. De maanden maart en april van dat jaar waren koud, waardoor de grasgroei pas laat op gang kwam. In mei begon het gras te groeien, maar eind mei volgde een regenrijke periode waardoor een groot deel van het maaien werd uitgesteld tot begin juni. Door de combinatie van vertraagde grasgroei en laat maaien was er gedurende het eerste deel van de kuikenperiode van Grutto en Tureluur, eind mei, een groter dan normale oppervlakte lang gras met een open structuur (kuikenland) voorhanden, waarin de Grutto- en Tureluurkuikens geschikte condities vonden om op te groeien. Dit leidde tot een betere reproductie dan in jaren was gehaald, zowel in Fryslân als ook elders in het land (Nijland 2007, Oosterveld *et al.* 2007, Teunissen *et al.* 2007). Uit gegevens van het Weidevogelmeetnet Fryslân bleek dat de Grutto's en Tureluurs in Fryslân in 2006 een Bruto territoriaal Succes (BTS, een indicator voor reproductie) hadden van 60-70%, tegen gemiddeld ca. 45% gedurende 1997-2005 (Nijland 2007). Als vuistregel voor voldoende reproductie om de populatie op peil te houden wordt een percentage van 65% gehanteerd (Nijland *et al.* 2010). Dit percentage werd in 2006 dus gehaald maar in de jaren daarvoor niet. In 2006 waren er (voor zover bekend) niet minder predatoren maar toch was de reproductie beduidend hoger dan voorheen. Het enige verschil was de aanwezigheid van grote oppervlaktes lang gras met een open structuur, niet alleen in beheerspercelen maar ook op het gangbare boerenland.

De les van 2006 suggereert dat een goede habitatkwaliteit het effect van predatie kan verminderen of compenseren.

5.5. (KOSTEN)EFFECTIVITEIT

Verwijderen van predatoren kan effectief zijn om prooipopulaties te doen toenemen. Wil het effectief zijn, dan is het in veel gevallen nodig het verwijderen consequent vol te houden. Dit vergt een grote inspanning, los van de maatschappelijke weerstand die het oproept. Als er sprake is van veel herkolonisatie en als predatie sterk wordt vergroot door landschappelijke en landbouwfactoren, dan zijn volgens Evans (2004) landschappelijke maatregelen kosteneffectiever dan predatorregulatie. Wanneer sprake is van een 'predatie-valkuil' (bijvoorbeeld als predatie tegengaat dat een zeldzame soort weer algemener wordt of een soort nog slechts op een beperkt aantal locaties voorkomt en predatie uitbreiding in de weg staat) en de predator is een generalist (dus makkelijk overschakelt op andere prooisoorten), dan kan predatieregulering kosteneffectief (want tijdelijk) zijn. Het vereist nauwkeurig onderzoek om de beste strategie vast te stellen. Daarnaast dient aandacht besteed te worden aan de maatschappelijke weerstand die tegen het aanpakken van predatoren bestaat.

In dit verband zijn voor de Nederlandse situatie de ervaringen met het afschieten van Vossen in Zuid-Limburg ter bescherming van uitgezette Hamsters interessant (Mulder 2007). Uit onderzoek met gezenderde Vossen kon worden geconcludeerd dat naar schatting de helft van de Vossen in het gebied kon worden bemachtigd door alleen in de periode van 1 februari tot 1 juni te jagen en de jacht te beperken tot een gebied ter grootte van de hamsterreservaten met een buffer van 1 km daar omheen. De gezenderde Vossen waren deels territoriaal en deels niet-territoriaal en vertoonden geen neiging in de richting van de territoria van de geschoten Vossen op te schuiven. In voorjaar en zomer lijkt de vossenverspreiding zo stabiel, dat de vrijgekomen territoria gedurende het voorjaar en de zomer niet werden opgevuld. Het vergroten van de afschotzone van 1 km tot 1,5 km had een vermindering van afschoteffectiviteit tot gevolg omdat dezelfde afschotinspanning verdeeld moest worden over een grotere oppervlakte. De conclusie van het onderzoek luidt dat beperking van het afschot tot het vroege voorjaar en de voorzomer en tot een gebied van 1 km rondom het reservaat tot een aanzienlijke vermindering van het aantal Vossen gedurende het broedseizoen leidde. Deze ervaringen gelden voor de bosrijke omgeving van Zuid-Limburg. Het is denkbaar dat deze aanpak ook goed kan werken in meer open graslandgebieden omdat daar voor Vossen minder dekking is. Overigens werd geen effect van het verminderde aantal Vossen op de Hamsteraantallen vastgesteld, maar is **zo'n aanpak** naar verwachting wel effectief bij herintroductie van gefokte dieren die kwetsbaarder bleken voor predatie dan wilde Hamsters (La Haye *et al.* 2008).

6. REPRESENTATIVITEIT VOOR DE FRIESE SITUATIE

De vraag is wat de hier gepresenteerde onderzoeksresultaten zeggen over de Friese situatie. Allereerst zijn veel resultaten gebruikt van dezelfde soorten als die in Fryslân, namelijk Kievit, Grutto, Wulp, Veldleeuwerik. Verder zijn voornamelijk resultaten gebruikt van studies in agrarische cultuurlandschappen met zowel intensieve (melkveehouderij in Duitsland en Nederland, akkerbouw in Verenigd Koninkrijk, Zweden, Finland) als extensieve landbouw (begrazing door runderen in kustgrasland in het Verenigd Koninkrijk en Zweden, door schapen en runderen in hooglandgrasland in het Verenigd Koninkrijk, reservaten in Nederland en Duitsland). De intensieve melkveehouderij en intensieve akkerbouw heeft de laatste decennia in de genoemde landen een vergelijkbare ontwikkeling doorgemaakt en is redelijk tot goed vergelijkbaar met de situatie in Fryslân. De extensieve landbouw in het Britse en Fenno-Scandinavische berg- en kustgrasland is redelijk vergelijkbaar met de situatie in Friese reservaten. Hoe goed de situatie in de Noord-Amerikaanse Pothole Regio overeenstemt met de Friese is niet goed duidelijk, maar de gebiedsbeschrijvingen schetsen een beeld van een afwisseling van meren met matig intensieve landbouw, met redelijk vergelijkbare broedomstandigheden voor de steltlopers en eenden die we ook van Fryslân kennen (Slobeend, Krakeend, Kuifeend) of daar nauw aan zijn verwant (Killdeerplevier, Sneeuwplevier, **'Piping plover'**, Amerikaanse wulp). De cultuurlandschappen in met name Zweden en Finland zijn doorgaans meer afwisselend gras- en bouwland en bospercelen, maar de onderzochte soorten (vooral Kievit, Wulp) komen ook in het Nederlandse (Friese) cultuurlandschap voor. De belangrijkste weidevogelgebieden in Fryslân onderscheiden zich doordat ze doorgaans opener zijn en (mogelijk daardoor) hogere dichtheden herbergen. Dit zou tot andere effecten van predatie kunnen leiden. De laatste jaren is echter ook in die typisch Nederlandse weidevogellandschappen (waaronder in Fyslân) onderzoek gedaan, dat tot veel vergelijkbare (maar ook meer gedetailleerde) resultaten heeft geleid met elders in Europa. Vooral dit onderzoek is geldig in de Friese situatie.

7. DISCUSSIE EN CONCLUSIES

We bespreken hier de belangrijkste bevindingen.

1. In het project Predatieproblematiek weidevogels Fryslân stellen we ons de vraag wat de betekenis is van predatie bij de achteruitgang van weidevogels. Zo'n vraag is makkelijker gesteld dan beantwoord. Er zijn veel factoren die de aantallen van vogels reguleren. Dit geldt ook voor weidevogels. Bovendien treden veel wisselwerkingen op. Maar ondanks de complexiteit is er grote overeenstemming over de hoofdoorzaak van de achteruitgang van boerenlandvogels in Europa, en de weidevogels in Nederland, namelijk de intensivering van de landbouw. Verschillende aspecten van deze intensivering (waterstandverlaging, eenvormiger en dichter worden van gewassen, vroeger en grootschaliger oogsten/maaien, verslechtering van de voedselsituatie) zijn - met name in Engels onderzoek - geïdentificeerd als verklaring voor de sterke afname van boerenlandvogels gedurende de laatste tientallen jaren,
2. Predatie is een veel bestudeerde factor bij boerenlandvogels (waaronder weidevogels) en, meer algemeen, steltlopers. Het onderzoek richtte zich tot voor kort vooral op de rol bij nestsucces, op de invloed van verschillende soorten predatoren en op het effect van predatieregulerende maatregelen. Bij het laatste ligt de nadruk op experimenteel verwijderen of afschieten van predatoren en bescherming van legsels door uitrasteren. Veel van de studies vloeien voort uit zorgen over achteruitgang van gewaardeerde soorten. Boerenlandvogels en steltlopers mogen zich in deze waardering verheugen en in de internationale wetenschappelijke literatuur is veel over verschillende aspecten van predatie op deze soorten te vinden.
3. In de internationale literatuur vinden we met name studies uit het Verenigd Koninkrijk, Zweden, Finland, Duitsland en de Verenigde Staten. Voor dit rapport zijn voornamelijk studies in het agrarisch cultuurlandschap geselecteerd. Veel bestudeerde omstandigheden betreffen extensief gebruikt agrarisch landschap maar deels ook intensief, al of niet afgewisseld met extensief beheer. Vergeleken met Nederland betreffen studiegebieden in het Verenigd Koninkrijk en Fenno-Scandinavië soms een meer gevarieerd landschap met extensieve landschapselementen (bosjes, heggen, steilranden) en wat meer gemengde gebieden met zowel akkerbouw als grasland. Dit laatste is een reden waarom een van de meest onderzochte soorten de Kievit is. Omdat het meest bestudeerde habitat grasland betreft in min of meer open cultuurlandschappen, kunnen we aannemen dat de resultaten ook wel iets zeggen over de Nederlandse situatie.
4. Voor het beoordelen van de betekenis van predatie is het niet genoeg om te weten of de predatie groot of klein is. De betekenis moet worden afgemeten aan de mate waarin predatie voldoende reproductie in de weg staat of verantwoordelijk is voor verandering van de populatie. Een hoge predatiedruk op nesten kan bijvoorbeeld gecompenseerd worden door een grote kuikenoverleving, zodat toch nog voldoende jongen vliegvlug worden om de populatie in stand te houden. Dit is met name mogelijk bij relatief lang levende vogels zoals steltlopers, die al gauw een jaar of vijf oud worden. Ze hoeven over hun hele leven maar twee jongen voort te brengen, zodat ze een jaartje met minder reproductie wel kunnen hebben. Studies die het effect van predatie in verschillende broedfasen (nesten, kuikens) kwantificeren en de betekenis in de totale reproductie (aantal vliegvlugge jongen per paar) en/of voor toe- of afname van de po-

populatie onderzoeken, zijn schaars. De belangrijkste reden is dat pas de laatste 10-20 jaar goede technieken beschikbaar zijn om kuikenoverleving te meten, namelijk met behulp van lichtgewicht zenders. En voor een goed inzicht in populatieontwikkeling van steltlopers zijn meerjarige studies nodig en ook die zijn niet algemeen. Ik heb 26 analyses gevonden die aan de vereisten voldoen (tabel 1). In enkele studies zijn de effecten van predatie op meerdere soorten in hetzelfde gebied bestudeerd. Ik heb de resultaten voor de verschillende soorten als aparte analyses meegenomen. De meest onderzochte soorten zijn Kievit (7 studies) en Wulp (5 studies, inclusief de Amerikaanse wulp). 21 van de 26 analyses stammen vanaf 2000.

5. 20 van de 26 analyses (driekwart) wijzen op predatie op nesten of kuikens als de belangrijkste oorzaak van te weinig reproductie en/of populatieafname. Dit geldt voor meerdere landen in Europa. Predatie op volwassen vogels lijkt geen rol te spelen, maar is nauwelijks onderzocht,
6. Gebieden met een hoofdrol voor predatie zijn zowel extensief gebruikte als intensief gebruikte landschappen. De Nederlandse gegevens hebben deels betrekking op gebieden met bescherming (geheel of gedeeltelijk reservaat of met een gebiedsaanpak met mozaïekbeheer, dus met minstens een deel extensief beheer), waardoor verliezen door landbouwactiviteiten beperkt zijn. In intensieve landbouwgebieden zonder bescherming zullen de landbouwverliezen de hoofdrol spelen,
7. Kuikenpredatie is het belangrijkste knelpunt in de reproductie. Blauwe reiger, de kleine marterachtigen en Buizerd zijn in Europa de belangrijkste kuikenpredatoren, maar mogelijk horen Vos en Zwarte kraai ook daartoe,
8. Op meerdere plaatsen in Europa (Engeland, Duitsland, Nederland) is geconstateerd dat de predatie op steltlopers (en boerenlandvogels in het algemeen) vanaf de laatste decennia van de vorige eeuw is toegenomen. De toename hangt samen met een herstel c.q. uitbreiding van een aantal predatoren in het moderne cultuurlandschap, zoals Vos, Buizerd, Havik, Zwarte kraai en Ooievaar, in wisselwerking met diverse andere ontwikkelingen (zie volgende punt). Zachter wordende winters zijn de oorzaak van een toename van Blauwe reigers,
9. Er kunnen 21 wisselwerkingen met andere factoren worden onderscheiden waardoor predatie wordt bevorderd (of niet vermindert). De belangrijkste zijn:
 - Toename van predator aantallen in het moderne cultuurlandschap door afname van roofvogelvervolging, droger worden van de bodem door ontwatering en aankleding van het open landschap met ruilverkavelingsbosjes en dergelijke,
 - Bestrijding van bepaalde predatoren leidt tot toename van predatie door andere soorten, bijvoorbeeld Vossen eten Hermelijnen maar door bejagen van Vossen krijgen Hermelijnen meer kans,
 - Intensivering van het landgebruik. Dit leidt tot:
 - Afname van weidevogeldichtheden, wat leidt tot een lager broedsucces door minder afweer tegen predatoren,
 - Afname van Veldmuizen als alternatieve prooi,
 - Afname van plasdras, waardoor het landschap beter toegankelijk wordt voor grondpredatoren. Hierdoor neemt de kans op met name nestpredatie toe,
 - Door eerder maaien en oogsten wordt het broedseizoen korter en is er na predatieverlies minder kans om succesvol een vervolglegsel te produceren,
 - Nesten worden door een dichtere en eenvormiger stand van de gewassen kwetsbaarder voor predatie, onder andere omdat nesten makkelijker te vinden zijn en oudervogels predatoren minder gauw opmerken,

- Gruttokuikens lopen een vergrootte kans op predatie door verlies van dekking bij grootschalig en vroeg maaien. Hierdoor worden ze gedwongen zich te verplaatsen en zijn daardoor kwetsbaar voor (vliegende) predatoren,
- Door afname van de gewasdiversiteit en een eenvormiger en dichtere stand van het gewas verslechtert de beschikbaarheid en/of bereikbaarheid van voedsel voor kuikens en kan de conditie afnemen. Dit verhoogt de kwetsbaarheid voor predatie,

Daar staat tegenover dat de intensivering van de landbouw leidt tot een grootschaliger landschap met minder perceelsscheidingen, ruige overhoekjes, houtsingels en andere landschapselementen. Dit geeft minder dekking aan predatoren. Dit heeft echter niet altijd gevolgen voor de predatiedruk en weegt niet op tegen de negatieve effecten.

- De aanwezigheid van opgaande landschapselementen zoals bomen en bosjes leidt tot een verkleining van geschikt broedhabitat omdat steltlopers die elementen mijden. Dit heeft vooral te maken met de aanwezigheid van predatoren in die landschapselementen: er treedt predatiemijding op. In sommige gevallen treedt ook bescherming op tegen andere predatoren wanneer in de omgeving van een predator wordt gebroed. Bij boerenlandvogels (waaronder steltlopers) is echter vooral mijding aangetoond,
- Het effect van landschapselementen op de reproductie is niet eenduidig. Soms wordt een slechter broedsucces gemeld naarmate de afstand tot elementen kleiner is, soms wordt geen effect gemeld. In het laatste geval zou het kunnen zijn, dat de directe omgeving al ontruimd is door predatiemijding,
- Met name bij Kieviten is een duidelijk verband vastgesteld tussen de broeddichtheid en de overlevingskans van nesten en kuikens: veel vogels bij elkaar zijn in staat predatoren af te weren. Dit effect is ook aangetoond voor combinaties van soorten, zoals Kieviten, Grutto's, Watersnippen, Tureluurs, Veldleeuweriken en Gele kwikstaarten. Bij de Kievit is een dichtheid waarbij het werkt bijvoorbeeld minimaal 9 nesten binnen 100 m van elkaar,
- Concentratie kan ook averechts werken, bijvoorbeeld wanneer het predatoren aantrekt en verweer onvoldoende effectief is, bijvoorbeeld tegen Vossen. Dit zou het geval kunnen zijn in gebieden met agrarisch mozaïekbeheer en in sommige reservaten, die eilandjes vormen in een cultuurzee die verder ontruimd is door weidevogels,

10. Maatregelen om predatie te verminderen hebben alleen zin als de kwaliteit van het broedhabitat goed is. Omdat het grootste knelpunt de kuikenoverleving is, betekent dat dat er voldoende kuikenland moet zijn (bij voorkeur op hoog waterpeil). De doorslaggevende betekenis van lang gras met een open structuur (kuikenland) voor Grutto's en Tureluurs vormt de les van 2006, toen door weersomstandigheden het maaien grootschalig werd uitgesteld tot begin juni en ook het boerengrasland een open structuur had. De goede habitatkwaliteit compenseerde kennelijk de predatieverliezen, wat leidde tot een goede reproductie,

11. Effectieve methoden om predatie te verminderen zijn:

- Verwijderen van predatoren. Een aantal studies (in het moderne agrarische cultuurlandschap) wijst uit dat dit kan leiden tot een toename van broedpopulaties van boerenlandvogels/steltlopers met een factor 1.5 – 2.5. Het werkt echter niet altijd. De redenen van mislukking zijn:
 - De wintersterfte neemt toe, waardoor de broedpopulatie in het volgende jaar niet toeneemt,
 - Nieuwe predatoren koloniseren een gebied als predatoren zijn verwijderd,
 - Het verwijderen lukt onvoldoende,

- Uitrasteren van nesten en opgroei gebied van kuikens. Dit werkt alleen als nestpredatie de belangrijkste factor is. En het is alleen uitvoerbaar als het te beschermen gebied niet te gek groot is, dus bij kleine en geconcentreerde populaties,
 - De oppervlakte geschikt broedgebied vergroten door landschapelementen te verwijderen. Dit werkt niet zozeer door directe vermindering van predatie op nesten en/of kuikens maar doordat predatiemijding wegvalt.
12. Omdat de selectie van de onderzochte soorten en typen cultuurlandschap sterk is gericht op dezelfde weidevogelsoorten als in Fyslan, in zowel intensief als extensief gebruikte gebieden, kan worden aangenomen dat de resultaten redelijk representatief zijn voor de (steltloper)weidevogels in Fryslân. Een belangrijk deel van de Nederlandse studies is ook in Fryslân uitgevoerd en is derhalve goed bruikbaar voor het beoordelen van de Friese situatie.

LITERATUUR

- Andersson, M., J. Wallander & D. Isaksson 2009. Predator perches: a visual search perspective. *Functional ecology* 23: 373-379.
- Atkinson P.W., R.J. Fuller, J.A. Vickery, G.J. Conway, J.R.B. Tallwin, R.E.N. Smith, K.A. Haysom, T.C. Ings, E.J. Asteraki & V.K. Brown 2005. Influence of agricultural management, sward structure and food resources on grassland field use by birds in lowland England. *Journal of Applied Ecology* 41: 932-942.
- Baines, D. 1990. The roles of predation, food and agricultural practice in determining the breeding success of the Lapwing *Vanellus vanellus* on upland grasslands. *Journal of Animal Ecology* 59: 915-926.
- Baines, D. 1994. Factors determining the breeding success and distribution of lapwings *Vanellus vanellus* on marginal farmland in Northern England. In: Tucker, G.M., S.M. Davies & R.J. Fuller (eds). *The ecology and conservation of lapwings Vanellus vanellus*. Peterborough. pp. 41-42.
- Baines, D., S. Redpath, M. Richardson & S. Thirgood 2008. The direct and indirect effects of predation by Hen Harriers *Circus cyaneus* on trends in breeding birds on a Scottish grouse moor. *Ibis* 150: 27-36.
- Batary, P. & A. Baldi 2004. Evidence of an edge effect on avian nest success. *Conservation Biology* 18: 389-400.
- Beemster, N. & J. L. Mulder 2002. De Vossenproblematiek rond het Lauwersmeer: een verkenning. A&W- rapport 332. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek, Veenwouden.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend 2006. *Ecology, from Individuals to Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Beintema, A.J. & G.J.D.M. Müskens 1987. Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grasslands. *Journal of Applied Ecology* 24: 743-758.
- Beintema, A.J. & G.H. Visser 1989. The effect of weather on time budgets and development of chicks of meadow birds. *Ardea* 77: 181-192.
- Beintema, A., O. Moedt & D. Ellinger 1995. *Ecologisch Atlas van de Nederlandse weidevogels*. Schuyt & Co, Haarlem.
- Bellebaum, J. 2002. Prädation als Gefährdung bodenbrütender Vögel in Deutschland – Eine Übersicht. *Berichten der Vogelschutz* 39: 95-117.
- Bellebaum, J. & C. Bock 2009. Influence of ground predators and water levels on Lapwing *Vanellus vanellus* breeding success in two continental wetlands. *Journal of Ornithology* 150: 221-130.
- Benton, T.G., D.M. Bryant, L. Cole & H.Q.P. Crick 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology* 39: 673-687.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & J.D. Wilson 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- Berg, A. 1992. Factors affecting nest site choice and reproductive success of Curlews *Numenius arquata* on farmland. *Ibis* 134: 44-51.
- Berg, A. 1996. Predation on artificial, solitary and aggregated wader nests on farmland. *Oecologia* 107: 343-346.
- Berg, A., T. Lindberg & K.G. Källebrink 1992a. Hatching success of Lapwings on farmland: differences between habitats and colonies of different sizes. *Journal of Applied Ecology* 612: 469-476.

- Berg, A., S.G. Nilsson & U. Bostrom 1992b. Predation on artificial wader nests on large and small bogs along a north-south gradient. *Ornis scandinavica* 23: 13-16.
- Berg, A., M. Jonsson, T. Lindberg, K.G. Källebrink 2002. Population dynamics and reproduction of Northern Lapwings *Vanellus vanellus* in a meadow restoration area in central Sweden. *Ibis* 144: E131-E140.
- BFVW 2007-2010. Verslag commissie nazorg. In: BFVW Jaarverslag 2006-2009. Bond van Friese Vogelwachten, Earnewâld.
- Bijlsma, R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen 2001. Algemene en schaarse vogels van Nederland (Avifauna van Nederland 2). GMB Uitgeverij/ KNNV Uitgeverij, Haarlem/Utrecht.
- Bijlsma, R.G., S. Bakker, T. van Galen, R. Kleefstra, J. Mulder & C. de Vries 2007. Broedende roofvogels op het Friese vasteland: verspreiding, talrijkheid, trend en voedselkeus. *De Takkeling* 15: 48-72.
- Blomquist, S., N. Holmgren, S. Akesson, A. Hedenstrom & J. Pettersson 2002. Indirect effects of Lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia* 133: 146-158.
- Blühdorn, I. 2002. Bestandsentwicklung und Brutbiologie einer Kiebitzkolonie *Vanellus vanellus* während der Extensivierung ihres Brutgebietes. Proefschrift Westfaalse Wilhelms Universität, Münster.
- Bolton, M., G. Tyler, K. Smith & R. Bamford 2007. The impact of predator control on lapwing *Vanellus vanellus* breeding success on wet grassland nature reserves. *Journal of Applied Ecology* 44: 534-544.
- Boschert, M. 2005. Analysis of nest losses of Eurasian Curlew *Numenius arquata* in the upper Rhine Valley of Baden - a comparison between results from 2000-2002 and former periods with focus on predation. *Vogelwelt* 126: 321-332.
- Boström, U. & S.G. Nilsson 1983. Latitudinal gradients and local variations in species richness and structure of bird communities on raised peat bogs in Sweden. *Ornis Scandinavica* 14: 213-226.
- Brandsma, O. 2001. Invloed van de Vos op de weidevogelstand in het reservaatgebied Giethoorn-Wanneperveen. *De Levende Natuur* 103: 126-131.
- Bright, P.W. 2000. Lessons from lean beasts: conservation biology of the mustelids. *Mammal Review* 30: 217-226.
- Broekhuizen, S., B. Hoekstra, V. van Laar, C. Smeenk & J.B.M. Thissen 1992. Atlas van de Nederlandse zoogdieren. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.
- Bruinzeel, L.W. (red) 2010. Overleving, trek en overwintering van Scholekster, Kievit, Tureluur en Grutto. Rapport DKI nr. 2010/dk128W. Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, 's Gravenhage.
- Buckingham, D.L., W.J. Peach & S.F. Derren 2005. Effects of agricultural management on the use of lowland grassland by foraging birds. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 112: 21-40.
- Butler, S.J. & S. Gillings 2004. Quantifying the effects of habitat structure on prey detectability and accessibility to farmland birds. *Ibis* 146 (suppl. 2): 123-130.
- Caro, T.M. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago, Chicago.
- Carrascal, L.M. & C.L. Alonso 2006. Habitat use under latent predation risk. A case study with wintering forest birds. *Oikos* 112: 51-62.
- Cepakova, E., M. Salek, J. Cepak & T. Albrecht 2007. Breeding of Little ringed plovers *Charadrius dubius* in farmland: do nests in fields suffer from predation? *Bird Study* 54: 284-288.
- Chamberlain, D.E. & H.Q.P. Crick 2003. Temporal and spatial associations in aspects of reproductive performance of Lapwings *Vanellus vanellus* in the United Kingdom, 1962-99. *Ardea* 91: 183-196.

- Chodachek, K. D., & M.J. Chamberlain 2006. Effects of predator removal on upland nesting ducks in North Dakota grassland fragments. *Prairie Naturalist* 38: 25-37.
- Colwell, M.A. 1992. **Wilson's Phalarope nest success is not influenced by nest concealment.** *Condor* 94: 767-772.
- Colwell, M.A., S.J. Hurley, T.N. Hall & S.J. Dinsmore 2007. Age-related survival and behavior of snowy plover chicks. *Condor* 109: 638-647.
- Conway, W.C., L.M. Smith & J.D. Ray 2005. Shorebird breeding biology in wetlands of the Playa Lakes, Texas, USA. *Waterbirds* 28: 129-138.
- Côté, I.M. & W.J. Sutherland 1997. The effectiveness of removing predators to protect bird populations. *Conservation Biology* 11: 395-405.
- Cotgreave, P. 1995. Relative importance of avian groups in the diets of British and Irish predators. *Bird Study* 42: 246-252.
- Cramp, S. 1988. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: the Birds of the Western Palearctic. Volume 5: Tyrant flycatchers to thrushes.* Oxford University Press, Oxford.
- Cresswell, W. 2008. Non-lethal effects of predation on birds. *Ibis* 150: 3-17.
- Cuthbert, M.F. 1983. Predation of Lapwing nests. *Orkney Bird report* 1983: 56.
- Devereux, C.L., C.U. McKeever, T.G. Benton & M.J. Whittingham 2004. The effect of sward height and drainage on Common Starlings *Sturnus vulgaris* and Northern Lapwings *Vanellus vanellus* foraging in grassland habitats. *Ibis* 146 (suppl. 2): 115-122.
- Dijk, A.J. van, A. Boele, F. Hustings K. Koffijberg & C.L. Plate 2010. Broedvogels in Nederland in 2008. SOVON-monitoringsrapport 2010/01. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Dijkstra, V. & T. van der Meij 2009. Vogels en Zoogdieren tellen: dubbel zo leuk en nuttig! De Telganger 2009.
- Donald, P. 1999. The Ecology and Conservation of Skylarks. *Alauda arvensis* on Lowland farmland. PhD Thesis, Oxford University.
- Donald, P.F., R.E. Green & M.F. Heath 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London Series B.* 268: 25-29.
- Drever, M.C., A. Wins-Purdy, T.D. Nudds & R.G. Clark 2004. Decline of duck nest success revisited: relationships with predators and wetlands in dynamic prairie environments. *Auk* 121: 497-508.
- Dulisz, B. & J.J. Nowakowski 2006. Breeding strategies of shorebirds under conditions of strong predation pressure. *Journal of Ornithology* 147 suppl.: 159.
- Dunn, E. 1977. Predation by weasels *Mustela nivalis* on breeding tits *Parus spp* in relation to the density of tits and rodents. *Journal of Animal Ecology* 46: 633-652.
- Dyrsz, A., J. Witkowski & J. Okulewicz 1981. **Nesting of 'timid' waders in the vicinity of 'bold' ones as an antipredator adaptation.** *Ibis* 123: 542-545.
- Eglinton, S.M., J.A. Gill, M.A. Smart, W.J. Sutherland, A.R. Watkinson & M. Bolton 2009. Habitat management and patterns of predation of Northern Lapwings on wet grasslands: The influence of linear habitat structures at different spatial scales. *Biological Conservation* 142: 314-324.
- Elliot, R.D. 1985. The exclusion of avian predators from aggregations of nesting lapwings *Vanellus vanellus*. *Animal Behaviour* 33: 308-314.
- Eriksson, M.O.G. & F. Götmark 1982. Habitat selection: do passerines breed in association with lapwings *Vanellus vanellus* as defence against predators? *Ornis Scandinavica* 13: 189-192.
- Evans, K.L. 2004. The potential for interactions between predation and habitat change to cause population declines of farmland birds. *Ibis* 146: 1-13.
- Faber, R. & S. van Belleghem 2009. Weidevogelbescherming. In: Weidevogels in Noord-Holland. Jaarboek 2008. Kenniscentrum weidevogels Noord-Holland.

- Fletcher, K., P. Warren & D. Baines 2005. Impact of nest visits by human observers on hatching success in Lapwings *Vanellus vanellus*: a field experiment. *Bird Study* 52:221-223.
- Fletcher, K., N.J. Aebischer, D. Baines, R. Foster & A.N. Hoodless 2010. Changes in breeding success and abundance of groundnesting moorland birds in relation to the experimental deployment of legal predator control. *Journal of Applied Ecology* 47: 263-272.
- Fontaine, J.J. & T.E. Martin 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9: 428-434.
- Galbraith, H. 1987. Marking an visiting Lapwing *Vanellus vanellus* nests does not effect clutch survival. *Bird Study* 134: 137-138.
- Galbraith, H. 1988a. Arrival and habitat use by Lapwings *Vanellus vanellus* in the early breeding season. *Ibis* 131: 377-388.
- Galbraith, H. 1988b. Effects of agriculture on the breeding ecology of lapwings *Vanellus vanellus*. *Journal of Applied Ecology* 25: 487-503.
- Garretson, P.R. & F.C. Rohwer 2001. Effects of mammalian predator removal on production of upland-nesting ducks in North Dakota. *Journal of Wildlife Management* 65: 398-405.
- Gochfeld, M. 1984. Antipredator behaviour: aggressive and distraction displays of shorebirds. In: J. Burger & B.L. Olla (eds) *Shorebirds: Breeding behaviour and populations*. Plenum Press, New York., pp. 289-377.
- Goedhart, P., Teunissen, W., & H. Schekkerman 2010. Effect van nestbezoek op weidevogels. SOVON-onderzoeksrapport 2009/01. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Göransson, G., J. Karlsson, S.G. Nilsson & S. Ulfstrand 1975. Predation on birds' nests in relation to antipredator aggression and nest density: an experimental study. *Oikos* 26: 117-120.
- Grant, M.C., C. Orsman, J. Easton, C. Lodge, M. Smith, G. Thompson, S. Rodwell & N. Moore 1999. Breeding success and causes of breeding failure of Curlew *Numenius arquata* in Northern Ireland. *Journal of Applied Ecology* 36: 59-74.
- Green, R.E. 1988. Effects of environmental factors on the timing and success of breeding of Common Snipe *Gallinago gallinago* (*Aves, scolopacidae*). *Journal of Applied Ecology* 25: 79-93.
- Green, R.E., J. Hawell & T.H. Johnson 1987. Identification of predators of wader eggs from egg remains. *Bird Study* 34: 87-91.
- Greenwood, R.J., A.B. Sargeant, D.H. Johnson, L.M. Cowardin & T.L. Schaffer 1995. Factors associated with duck nest success in the Prairie Pothole Region in Canada. *Wildlife Monographs* 128: 1-57.
- Halupka, K. 1998. Partial nest predation in an altricial bird selects for accelerated development of young. *Journal of Avian Biology* 29: 129-133.
- Harding, E.K., D.F. Doak & J. Albertson 2001. Evaluating the effectiveness of predator control: the non-native Red Fox as a case study. *Conservation Biology* 15: 1114-1122.
- Hart, J.D., T.P. Milsom, A. Baxter, P.F. Kelly & W.F. Parkin 2002. The impact of live stock on lapwing *Vanellus vanellus* breeding densities and performance on coastal grazing marsh. *Bird Study* 49: 667-78.
- Hartman, C.A. & L.W. Oring 2009. Reproductive success of Long-billed Curlews *Numenius americanus* in Northeastern Nevada hay-fields. *Auk* 126: 120-130
- Hayward, M.W. & G.I.H. Kerley 2009. Fencing for conservation: Restriction of evolutionary potential or a reponse to threatening processes? *Biological Conservation* 142: 1-13.
- Hill, D.A. 1988. Population dynamics of Avocets *Recurvirostra avosetta* breeding in Britain. *Journal of Animal Ecology* 22: 645-654.

- Holt, A.R., Z.G. Davies, C. Tyler & S. Staddon 2008. Meta-analysis of the effects of predation on animal prey abundance: evidence from UK vertebrates. *PLOS One* 3: e2400
- Hönisch, B., C. Artmeyer, J. Melter & R. Tüllinghoff 2008. Telemetrische Untersuchungen an Küken vom Grossen Brachvogel *Numenius arquata* und Kiebitz *Vanellus vanellus* im EU-Vogelschutzgebiet Düsterdieker Niederung. *Vogelwarte* 46: 39-48.
- Isaksson, D., J. Wallander & M. Larsson 2007. Managing predation on ground-nesting birds: the effectiveness of nest exclosures. *Biological Conservation* 136: 136-142.
- Ivan, J.S. & R.K. Murphy 2005. What preys on Piping Plover eggs and chicks? *Wildlife Society Bulletin* 33: 113-119.
- Jackson, D.B. 2001. Experimental removal of introduced Hedgehogs improves wader nest success in the Western Isles, Scotland. *Journal of Applied Ecology* 38:802-812.
- Jackson, D.B. & R.E. Green 2000. The importance of the introduced Hedgehog *Erinaceus europaeus* as a predator of the eggs of waders (*Charadrii*) on machair in South Uist, Scotland. *Biological Conservation* 93: 333-348.
- Johansson, T. 2001. Habitat selection, nest predation and conservation biology in a Black-tailed Godwit (*Limosa limosa*) population. *Acta Universitatis Upsaliensis*. Proefschrift Universiteit van Upsala..
- Jönsson, P.E. 1991. Reproduction and survival in a declining population of the southern Dunlin *Calidris alpina schinzii*. *Wader Study Group Bulletin* 61 (suppl.): 56-67.
- Juncker, S., H. Düttmann & R. Ehrnsberger 2006. Schlupferfolg und Kükenmortalität beim Kiebitz *Vanellus vanellus* auf unterschiedlich gemanagten Grünlandflächen in der Stollhammer Wisch (Landkreis Wesermarsch, Niedersachsen). *Osnabrücker Naturwissenschaftlicher Mitteilungen* 32: 111-122.
- Kauhala, K. 2004. Removal of medium-sized predators and the breeding success of ducks in Finland. *Folia Zoologica* 53: 367-378.
- Keedwell, R.J. & M.D. Sanders 2002. Nest monitoring and predator visitation at nests of Banded Dotterel. *Condor* 104: 899-902.
- Kis, J., A. Liker & T. Szekely 2000. Nest defence by Lapwings: observations on natural behaviour and an experiment. *Ardea* 88: 155-163.
- Kleijn, D., H. Schekkerman, W.J. Dimmers, R.J.M van Kats, D. Melman & W.A. Teunissen 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.
- Kuijper, D.P.J., E. Oosterveld & E. Wymenga 2009. Decline and potential recovery of the European Grey Partridge (*Perdix perdix*) population- a review. *European Journal of Wildlife Research* 55: 455-463.
- Kujawa, K. & R. Lecki 2008. Does Red Fox *Vulpes vulpes* affect bird species richness and abundance in an agricultural landscape? *Acta Ornithologica* 43: 167-178.
- La Haye, M., G. Müskens, R. van Kats & L. Kuiters 2008. Is de Hamster gebaat bij bejaging van de Vos? *De Levende Natuur* 109: 187-191.
- Langgemach, T. & J. Bellebaum 2005. Prädation und der Schutz bodenbrütender Vogelarten in Deutschland. *Vogelwelt* 126: 259-298.
- Larsen, T. & S. Grundetjern 1997. Optimal choice of neighbour: predator protection among tundra birds. *Journal of Avian Biology* 28: 303-308.
- Larsen, T., T.A. Sordahl & I. Byrkjedal 1996. Factors related to aggressive nest protection behaviour: a comparative study of Holarctic waders. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 409-439.
- Lengyel, S. 2006. Spatial differences in breeding success of Pied Avocet *Recurvirostra avosetta*. effects of habitat on hatching success and chick survival. *Journal of Avian Biology* 37: 381-395.

- Lima, S.L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84: 485-513.
- MacCracken, D.I. & J.R. Tallwin 2004. Swards and structure: the interactions between farming practices and bird food resources in lowland grasslands. *Ibis* 146 (suppl. 2): 108-114.
- MacDonald, M.A. & M. Bolton 2008a. Predation on wader nests in Europe. *Ibis* 150:54-73.
- MacDonald, M.A. & M. Bolton 2008b. Predation of Lapwing *Vanellus vanellus* nests on lowland wet grassland in England and Wales: effects of nest density, habitat and predator abundance. *Journal of Ornithology* 149: 555-563.
- Macleod, R., J. Clarck & W. Cresswell 2008. The starvation-predation risk trade-off, body mass and population status in the Common Starling *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 150 (suppl 1.): 199-208.
- Martin, T.E. 1995. Avian life-history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs* 65: 101-127.
- Martin, T.E. & J.V. Briskie 2009. Predation on dependant offspring. A review of the consequences for mean expression and phenotypic plasticity in avian life history traits. *Annals in the New York Academy of Sciences* 1168: 201-217.
- Maslo, B. & J.L. Lockwood 2009. Evidence-based decisions on the use of predator exclosures in shorebird conservation. *Biological Conservation* 142: 3213-3218.
- Milsom, T.P. 2005. Decline of Northern Lapwing *Vanellus vanellus* breeding on arable farmland in relation to loss of spring tillage. *Bird Study* 52: 297-306.
- Morris, A.J. & J.J. Gilroy 2008. Close to the edge: predation risks for two declining farmland passerines. *Ibis* 150: 168-177.
- Moseby, K.E. & J.L. Read 2005. The efficacy of feral cat, fox and rabbit exclusion fence designs for threatened species protection. *Biological Conservation* 127: 429-437.
- Mulder, J.L. 2007. Vossenbeheer voor Hamsters, (hoe) heeft het gewerkt? Rapport Bureau Mulder-natuurlijk nr. 2007-02. Mulder-natuurlijk, De Bilt.
- Murphy, R.K., R.J. Greenwood, J.S. Ivan & K.A. Smith 2003a. Predator exclusion methods for managing endangered shorebirds: are two barriers better than one? *Waterbirds* 26: 156-159.
- Murphy, R.K., I.M.G. Michaud, D.R.C. Presscott, J.S. Ivan, B.J. Andersson & M.L. French-Plombier 2003b. Predation on adult piping plovers at predator exclosure cages. *Waterbirds* 26: 150-155.
- Neumann, K.K., G.W. Page, L.E. Stenzel, J.C. Warriner & J.S. Warriner 2004. Effect of mammalian predator management on Snowy Plover breeding success. *Waterbirds* 27: 257-263.
- Newton, I. 1993. Predation and limitation of bird numbers. *Current Biology* 11: 143-198.
- Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London.
- Newton, I. 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146: 579-600.
- Newton, I. & C. Perrins 1997. Sparrowhawks and song birds. *Birds* 16: 65-68.
- Niewold, F.J.J. & D.A. Jonkers 1999. Ruim baan voor de Vos. Gevolgen voor grote natuurgebieden en het landelijk gebied. IBN-rapport 447. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Nijland, F. 2007. Een succesvol broedjaar voor weidevogels in 2006. *Limosa* 80: 96-101.
- Nijland, F. 2009. Weidevogelmeetnet Friesland. Verslag 2008. Publicatie Bureau N nr 29. WMF, Leeuwarden.
- Nijland, F., H. Schekkerman & W.A. Teunissen 2010. Methodes monitoring weidevogels. SOVON-onderzoeksrapport 2010/09. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

- Nordström, J., P. Kjellander, H. Andrén & A. Mysterud 2009. Can supplemental feeding of Red Foxes *Vulpes vulpes* increase Roe Deer *Capreolus capreolus* recruitment in the boreal forest? *Wildlife Biology* 15: 222-227.
- Norrdahl, K. & E. Korpimäki 1998. Fear in farmlands: how much does predator avoidance affect bird community structure? *Journal of Avian Biology* 29: 79-85.
- Norrdahl, K., J. Suhonen, O. Hemminki & E. Korpimäki 1995. Predator presence may benefit- Kestrels protect Curlew nests against nest predators. *Oecologia* 101: 105-109.
- O'Brien, M.G. 2001. **Factors affecting breeding wader populations** on upland enclosed farmland in Northern Britain. PhD Thesis. University of Edinburgh.
- Olsen, H. 2002. Patterns of predation on ground nesting birds. PhD Thesis. Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen.
- Oosterveld, E.B. 2000. Effecten van cross-compliance maatregelen in de maïsteelt op weidevogels. A&W-rapport 259. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek, Veenwouden
- Oosterveld, E.B. 2006. De betekenis van waterpeil en bemesting voor weidevogels. *De Levende Natuur* 107: 134-137.
- Oosterveld, E.B. 2007. Perspectieven beheer weidevogelreservaten in Fryslân. A&W-rapport 849. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek, Veenwouden.
- Oosterveld, E.B., P. Terwan & A. Guldemond 2007. Weidevogelmozaïekbeheer: evaluatie en mogelijkheden voor optimalisatie. Kenniskring Weidevogellandschap, Ede.
- Opermanis, O., A. Mednis & I. Bauga 2001. Duck nests and predators: interaction, specialisation and possible management. *Wildlife Biology* 7: 87-96.
- Ottvall, R. 2005. Breeding success and adult survival of Redshank *Tringa totanus* on coastal meadows in SE Sweden. *Ardea* 93: 225-236.
- Ottvall, R., K. Larsson & H.G. Smith 2005. Nesting success in Redshank *Tringa totanus* breeding on coastal meadows and the importance of habitat features used as perches by avian predators. *Bird Study* 52: 289-296.
- Paassen, A. van & W. Teunissen 2010. Weidevogelbalans 2010. Landschapsbeheer Nederland, Utrecht/SOVON, Beek-Ubbergen.
- Parmentier, F. & A. van Paassen 2007. Weidevogelbescherming en -beheer in Nederland. Jaarverslag 2006. Landschapsbeheer Nederland, Utrecht.
- Parr, R. 1993. Nest predation and numbers of Golden Plovers *Pluvialis apricaria* and other moorland waders. *Bird Study* 40: 223-231.
- Pauliny, A., M. Larsson & D. Blomquist 2008. Nest predation management: Effects on reproductive success in endangered shorebirds. *Journal of Wildlife Management* 72: 1579-1583.
- Peach, W.J., P.S. Thompson & J.C. Coulson 1994. Annual and long-term variation in the survival rates of British Lapwings *Vanellus vanellus*. *Journal of Animal Ecology* 63: 60-70.
- Pearce-Higgins, J.W. & D.W. Yalden 2003. Golden Plover *Pluvialis apricaria* breeding success on a moor managed for shooting Red Grouse *Lagopus lagopus*. *Bird Study* 50: 170-177.
- Perrins, C. & T.A. Geer 1980. The effect of Sparrowhawks on tit populations. *Ardea* 68: 133-142.
- Picozzi, N. 1975. Crow predation on marked nests. *Journal of Wildlife Management* 39: 151-155.
- Potts, G.R. 1980. The effects of modern agriculture, nest predation and game management on the population ecology of Partridges *Perdix perdix* and *Alectoris fufa*. *Advances in Ecological Research* 11: 2-97.
- Potts, G.R. 1986. *The Partridge: pesticides, predation and conservation*. Collins, London.
- Priddel, D. & R. Wheeler 1997. Efficacy of fox control in reducing the mortality of released captive-reared Malleefowl *Leipoa ocellata*. *Wildlife Research* 24: 469-482.

- Quinn, J.L. & M. Ueta 2008. Protective nesting associations in birds. *Ibis* 150: 146-167.
- Quinn, J.L., S.J. Reynolds & R.B. Bradbury 2008. Birds as predators and as prey. *Ibis* 150 (suppl. 1): 1-8.
- Reif, J., P. Vorisek, K. Stasny, V. Bejcek & J. Petr 2008. Agricultural intensification and farmland birds: new insights from a central European country. *Ibis* 150: 596-605.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1-48.
- Rönkä, A., K. Koivula, M. Ojanen, V.M. Pakanen, M. Pohjoismaki, K. Rannikko & P. Rauhala 2006. Increased nest predation in a declining and threatened Temminck's Stint *Calidris temminckii* population. *Ibis* 148: 55-65.
- Roodbergen, M. 2010. Population dynamics of Black-tailed Godwits in the light of heavy metal pollution. Proefschrift RU Groningen.
- Roodbergen, M, H. Schekkerman, W.A. Teunissen & E. Oosterveld 2010. De invloed van beheer en predatie op de overleving van weidevogelkuikens in Friesland. SOVON-onderzoeksrapport 2010/12, A&W- rapport 1510, SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Roodbergen, M. & W. Teunissen in voorbereiding. Vossen en weidevogels in Noord-Holland: effecten van Vossen op het broedsucces en de vestiging van weidevogels. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Salek, M. & P. Smilauer 2002. Predation on Northern Lapwing *Vanellus vanellus* nests: the effect of population density and spatial distribution of nests. *Ardea* 90: 51-60.
- Schekkerman, H. & G.J.D.M. Müskens 2000. Produceren Grutto's *Limosa limosa* in agrarisch grasland voldoende jongen voor een duurzame populatie? *Limosa* 73: 121-134.
- Schekkerman, H., W. Teunissen & E. Oosterveld 2008. The effect of 'mosaic management' on the demography of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* on farmland. *Journal of Applied Ecology* 45: 1067-1075.
- Schekkerman, H., W. Teunissen & E. Oosterveld 2009. Mortality of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* and Northern Lapwing *Vanellus vanellus* chicks in wet grasslands: influence of predation and agriculture. *Journal of Ornithology* 150: 133-145.
- Schifferli, L., R.J. Fuller & M. Müller 1999. Distribution and habitat use of bird species breeding in Swiss farmland in relation to agricultural intensification. *Vogelwelt* 120: 150-161.
- Schifferli, L., O. Rickenbach, A. Koller & M. Grübler 2009. Massnahmen zur Förderung des Kiebitzes *Vanellus vanellus* im Wauwilermoos (Kanton Luzern): Schutz der Nester vor Landwirtschaft und Prädation. *Der Ornithologische Beobachter* 106: 311-326.
- Schröder, J. 2010. Individual fitness correlates in the Black-tailed Godwit. Proefschrift RU Groningen.
- Schröder, J. M. Hinsch, J. Hooijmeijer & T. Piersma 2009. Faillissement dreigt voor Nederlands weidevogelbeleid. *De Levende Natuur* 110: 333-338.
- Seymour, A.S., S. Harris, C. Ralston & P.C.L. White 2003. Factors influencing the nesting success of Lapwings *Vanellus vanellus* and behaviour of Red Fox *Vulpes vulpes* in Lapwing nesting sites. *Bird Study* 50: 39-46.
- Seymour, A.S., S. Harris & P.C.L. White 2004. Potential effects of reserve size on incidental nest predation by Red Foxes *Vulpes vulpes*. *Ecological Modelling* 175: 101-114.
- Sharpe, F.E. 2006. Productivity and population trends of Northern Lapwing *Vanellus vanellus* in Britain. PhD Thesis. University of Bath.
- Shrubb, M. 1990. Effects of agricultural change on nesting Lapwings *Vanellus vanellus* in England and Wales. *Bird Study* 37: 115-127.
- Smart, J. 2005. Strategies of sea-level rise mitigation for breeding Redshank PhD Thesis. University of East Anglia.

- Smith, P.A., H.G. Gilchrist & J.N.M. Smith 2007. Effects of nest habitat, food and parental behaviour on shorebird nest success. *Condor* 109:15-31.
- Sonerud, G.A. 1985. Brood movement in grouse and waders as defence against winstay search in their predators. *Oikos* 44: 287-300.
- Sonerud, G.A. & P.E. Fjeld 1987. Long-term memory in egg predators: an experiment with a Hooded Crow. *Ornis Scandinavica* 18: 323-325.
- Sovada, M.A., A.B. Sargeant & J.W. Grier 1995. Differential effects of Coyotes and Red Foxes on duck nest success. *Journal of Wildlife management* 59: 1-9.
- SOVON Vogelonderzoek Nederland 2002. Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000 – Nederlandse Fauna 5. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey – Nederland, Leiden.
- Stillman, R.A., M.A. MacDonald, M.R. Bolton, S.E.A.V. Durell, R.W.G. Caldow & A.D. West 2006. Management of wet grassland habitat to reduce the impact of predation on breeding waders: Phase 1, final report. Centre for Ecology and Hydrology, Dorchester.
- Stroud, D.A., T.M. Reed & N.J. Harding 1990. Do moorland breeding waders avoid plantation edges? *Bird Study* 37: 177-186.
- Suhonen, J., K. Norrdahl & E. Korpimäki 1994. Avian predation risk modifies breeding bird community on a farmland area. *Ecology* 75: 1626-1634.
- Summers, R. W. 1986. Breeding production of Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla* in relation to lemming cycles. *Bird Study* 33: 105-108.
- Tapper, S.C., G.R. Potts & M.H. Brockless 1996. The effect of an experimental reduction in predation pressure on the breeding success and population density of Grey Partridge *Perdix perdix*. *Journal of Applied Ecology* 33: 965-978.
- Teunissen W.A. 1999. Bescherming van weidevogels. SOVON-onderzoeksrapport 2004/06. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Teunissen, W., H. Schekkerman & F. Willems 2005. Predatie bij weidevogels, SOVON-onderzoeksrapport nr. 2005/11. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Teunissen, W. & L. Soldaat 2006. Recente aantalontwikkeling van weidevogels in Nederland. *De Levende Natuur* 107: 70-74.
- Teunissen, W.A., F. Willems & F. Majoor 2007a. Broedsucces van de Grutto in drie gebieden met verbeterd mozaïekbeheer. SOVON-onderzoeksrapport 2007/06. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Teunissen, W.A., H.J. Ottens & F. Willems 2007b. Veldleeuweriken in extensief en intensief gebruikt agrarisch gebied. Een tussenstand. SOVON-onderzoeksrapport 2007/02. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Teunissen, W., H. Schekkerman, F. Willems & F. Majoor 2008. Identifying predators of eggs and chicks of Lapwing *Vanellus vanellus* and Black-tailed Godwits *Limosa limosa* in the Netherlands and the importance of predation on wader reproductive output. *Ibis* 150 (Suppl. 1): 74-85.
- Teunissen, W., P. Goedhart & H. Schekkerman 2010. Effect van nestbezoek op weidevogels. SOVON-onderzoeksrapport 2009/01. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Thirgood, S.J., S.M. Redpath, P. Rothery & N.J. Aebischer 2000. Raptor predation and population limitation in Red Grouse. *Journal of Animal Ecology* 69: 504-516.
- Thompson, F.R. 2007. Factors affecting nest predation in forest songbirds in North America. *Ibis* 149 (suppl. 2): 98-109.
- Thyen, S. & K.M. Exo 2005. Interactive effects of time and vegetation on reproduction of Redshanks *Tringa totanus* breeding in Wadden Sea salt marshes. *Journal of Ornithology* 146: 215-225.

- Tjorve, K.M.C. & L.G. Underhill 2008. Influence of disturbance and predation on breeding success of the African Black Oystercatcher *Haematopus moquini* on Robben Island, South Africa. *Waterbirds* 31: 83-96.
- Tryjanowski, P., B. Goldyn & A. Surmacki 2002. Influence of the Red Fox *Vulpes vulpes Linnaeus 1758* on the distribution and the number of breeding birds in an intensively used farmland. *Ecological Research* 17: 395-399.
- Vaananen, V.M. 2000. Predation risk associated with nesting in gull colonies by two *Aythya* species: observations and an experimental test. *Journal of Avian Biology* 31: 31-35.
- Valkama, J. & D. Currie 1999. Low productivity of Curlews *Numenius arquata* on farmland in southern Finland: causes and consequences. *Ornis fennica* 76: 65-70.
- Valkama, J., D. Currie & I. Korpimäki 1999. Differences in the intensity of nest predation in the Curlew *Numenius arquata*: a consequence of land use and predator densities? *Ecoscience* 6: 497-504.
- Vickery, J.A., J.R. Tallwin, R.E. Feber, E.J. Asteraki, P.W. Atkinson, R.J. Fuller & V.K. Brown 2001. The management of neutral lowland grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* 38:647-664.
- Vliet, R.E. van der, E. Schuller & M. Wassen 2008. Avian predators in a meadow landscape: consequences of their occurrence for breeding open-area birds. *Journal of Avian Biology* 39: 523-529.
- Wal, R. van der & S.C.F. Palmer 2008. Is breeding of farmland wading birds depressed by a combination of predator abundance and grazing? *Biology Letters* 4: 256-258.
- Wallander, J. & M. Andersson 2003. Reproductive tactics of the Ringed Plover *Charadrius hiaticula*. *Journal of Avian Biology* 34: 259-266.
- Wallander, J., D. Isaksson & T. Lenberg 2006. Wader nest distribution and predation in relation to man-made structures on coastal pastures. *Biological Conservation* 132: 343-350.
- Whitehead, A.L., K.A. Edge, A.F. Smart, G.S. Hill & M.J. Williams 2008. Large scale predator control improves the productivity of a rare New Zealand riverine duck. *Biological Conservation* 141: 2784-2794.
- Whittingham, M.J. & K.L. Evans 2004. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis* 146 (suppl. 2): 210-220.
- Wilson, A.M., Ausden, M & T.P. Milsom 2004. Changes in breeding wader populations on lowland wet grasslands in England and Wales: causes and potential solutions. *Ibis* 146 (suppl. 2): 32-40.