

Eindrapport

Grutto's in ruimte en tijd 2007-2010



auteurs:

Rosemarie Kentie, Jos C.E.W. Hooijmeijer, Christiaan Both & Theunis Piersma

andere leden van het onderzoeksteam:

Niko Groen, Ysbrand Galama, Petra de Goeij, Krijn Trimbos, Pedro M. Lourenço,
Anneke Rippen, Julia Schroeder, Bram Verheijen, Rinkje van de Zee

Foto's: Rosemarie Kentie



RuG

Samenvatting

Het Nederlandse weidegebied herbergt een aanzienlijk deel van de wereldpopulatie van de grutto *Limosa limosa limosa*. Deze Nederlandse weilanden boden lange tijd precies wat broedende grutto's nodig hebben: veilige broedplekken en voldoende voedsel voor de oudervogels en hun kuikens. De laatste 40 jaar is het habitat van grutto's sterk veranderd door de intensivering van het agrarische landgebruik. Verlaging van de grondwaterstand, inzaaien met monoculturen van snel groeiende grassoorten en steeds vroeger maaien zijn voorbeelden van het intensiveren. In dit rapport worden de resultaten van viervoorjaren (2007-2010) grondig veldonderzoek naar de effecten van deze intensivering op de ruimtelijke populatiedynamica van grutto's in Zuidwest Friesland beschreven. Wij beschrijven hoe reproductie, sterfte en verplaatsingen verschillen van grutto's die broeden in intensief agrarisch gebied en in het gebied dat deels ten dienste van de weidevogels wordt beheerd ('extensief' gebruikt boerenland). Extensief gebruikt boerenland wordt gekenmerkt door een latere maaidatum, grotere kruidenrijkdom en een hogere grondwaterstand dan intensief gebruikt boerenland en wordt voor een deel beheerd door particuliere boeren (meestal, maar niet altijd, met weidevogelsubsidies) en voor een groter deel door de natuurbeschermingsorganisaties Staatsbosbeheer en It Fryske Gea. Met 8471 ha en ruim 850 paar grutto's was het onderzoeksgebied omvangrijk en de bestudeerde deelpopulatie groot, waardoor we denken dat de Nederlandse gruttipopulatie behoorlijk goed, zij het in één gebied, bemonsterd is.

Twintig procent van het onderzoeksgebied bestaat uit extensief gebruikt grasland. Hier was de dichtheid aan broedparen zes maal hoger dan op het intensief gebruikte boerenland. Vanwege de omvangrijkheid van het intensief gebruikte boerenland, broedde daar toch nog 40% van de grutto's. Op intensief gebruikt boerenland kwam gemiddeld een veel lager percentage nesten uit (32%, gebaseerd op 491 onderzochte broedpogingen) in vergelijking met extensief boerenland (54%, 830 onderzochte broedpogingen). Van die uitgekomen eieren was de kans dat het eendagskuiken in het studiegebied terugkeerde als volwassen broedvogel ongeveer 10 keer kleiner voor het intensieve dan het extensieve agrarische gebied. Opsommend betekent dit dat een grutto-ei dat wordt gelegd op intensief land ongeveer een 17 keer kleinere kans heeft om een volwassen broedvogel te

worden dan een ei dat wordt gelegd in extensief gebied. De overleving van volwassen grutto's verschilde niet tussen intensief en extensief agrarisch land.

Grutto's waren over het algemeen broedplaatstrouw en de meeste nesten lagen niet verder dan 300 meter van het nest in het jaar ervoor. Enkele grutto's verplaatsten zich over grotere afstanden, tot wel 9 km in deze studie. Jonge grutto's zijn minder trouw aan hun geboorteplek en broedden gemiddeld 3 km van hun geboorteplaats. Van jaar op jaar was het percentage grutto's dat zich van intensief naar extensief agrarisch land verplaatste (23%) groter dan andersom (4%). Van de jonge grutto's die op extensief land opgroeiden, koos 15% intensief agrarisch land als eerste broedplaats.

Van de demografische parameters die we in deze studie hebben gemeten, konden we voor 2007 tot en met 2010 per jaar uitrekenen of we te maken hebben met 'brongebieden' of 'putgebieden'. Het intensief agrarische land fungeerde vrijwel elk jaar als een 'put', wat betekent dat de reproductie lager is dan de sterfte. Het goede nieuws is dat het extensief beheerde agrarische areaal in sommige jaren als brongebieden fungeerde. Een belangrijke leemte in onze berekeningen was de overleving van kuikens in de eerste tien dagen na uitkomen, wanneer de sterfte het hoogst is. Onze berekeningen gaan nu uit van gelijke mortaliteit in deze fase, maar het is aannemelijk dat deze hoger is voor het intensieve gebied, waardoor in deze populaties het verschil tussen reproductie en sterfte nog negatiever uitpakt.

Het belang van onze ruimtelijke benadering laat zich goed illustreren wanneer we op basis van onze huidige schattingen doorrekenen hoe de populatie zich ontwikkelt afhankelijk van of er putgebieden zijn of niet. Als de parameters gelijk blijven aan de gemiddelden van de afgelopen vier jaar, schatten we dat in 10 jaar het percentage grutto's in intensief gebied afneemt van de huidige 40% tot 16%. Bovendien zal het aantal grutto's zelfs in gebieden waar de reproductie de sterfte compenseert afnemen omdat het intensief agrarische land als een ecologische val functioneert.

Om de afname van de grutto te stoppen kan het beste worden geïnvesteerd in de periode van de nestoverleving en de kuikenoverleving. We laten zien dat deze, naast de adulte overleving, het grootste effect hebben op de groeisnelheid van de Zuidwest Friese gruttopopulatie. Alleen in gebieden met voldoende extensief agrarisch beheer werden er tijdens onze studie in 2007-2010 genoeg grutto's geproduceerd om de sterfte te

compenseren. Dit zijn gebieden waar pas na 15 juni wordt gemaaid, waar de grondwaterstand voldoende hoog is, waar de vegetatie kruidenrijk is zodat er voldoende grote insecten voor de jongen te vinden zijn en voldoende dekking is, en waarvan het oppervlak groot genoeg is. Op grond van deze resultaten stellen we dat grutto's in het Nederlandse landschap behouden kunnen worden als we maar voldoende grote extensief beheerde weidevogelgebieden creëren. Het voorliggende onderzoek was niet ontworpen om kwantitatieve uitspraken te doen over de minimale grootte van aaneengesloten met-het-oog-op-weidevogels-beheerd boerenland. Echter, op grond van de situatie die wij in onze studiejaren aantreffen in zuidwest Friesland gaat het om minimaal enkele honderden hectares, waarbij kans op succes toeneemt met de grootte van het 'intensief voor weidevogels' beheerde gebied.

Inhoudsopgave

Inhoudsopgave.....	5
1. Inleiding.....	7
1.1 Vraagstellingen	13
2. Materiaal en methode	14
2.1 Onderzoeksgebied en landschapkenmerken.....	14
2.2 Waarnemingen in de vestigingsfase.....	18
2.3 Waarnemingen in de broedfase.....	19
2.4 Waarnemingen na de broedfase	23
2.5 Analyses.....	23
2.5.1 Fecunditeit.....	23
2.5.2 Overleving grutto's	25
2.5.3 Dispersie	27
2.5.4 Percentage niet-broeders op de Workumerwaard-Noord	27
2.5.5 Berekening bron- en putpopulaties	28
2.5.6. Het belang van de demografische variabelen: Life stage simulatie analyse... ..	29
3. Resultaten	30
3.1 Karakterisering onderzoeksgebied.....	30
3.2 Aantallen in aankomstfase/broeddichtheid	36
3.3 Nestoverleving	39
3.4. Aantal jongen per nest	41
3.5 Overleving grutto's	42
3.5.1 Overleving adulte en jonge grutto's.....	42
3.5.2 Overleving grutto's op intensief en extensief agrarisch land.....	44
3.5.3 Overleving nestjongen	46
3.6 Dispersie	47
3.6.1 Afstand tussen twee nesten	47
3.6.2 Afstand tussen territoria op perceelsniveau	50
3.7 Niet-broedende grutto's op de Workumerwaard-Noord.....	52
3.8.1 Bron- of putpopulatie?	53

3.8.2 Belang van demografische waardes voor de C^r : Life Stage Simulatie Analyse	56
3.9 Het effect van grootte en de dichtheid aan grutto's op populatie dynamica.....	58
4. Discussie.....	62
5. Conclusies en aanbevelingen voor beheer.....	75
Dankwoord.....	79
Literatuurlijst.....	80

1. Inleiding

Het overleven van de wereldpopulatie van de grutto is voor een groot deel afhankelijk van wat er in de Nederlandse weilanden gebeurt. Ondanks het kleine oppervlakte van ons land, broedt maar liefst 47% van de Europese grutto populatie in Nederland (Thorup 2006), dat daarmee een grote internationale verantwoordelijkheid voor het voortbestaan van deze weidevogel heeft. Toch wordt de Nederlandse grutto populatie al tientallen jaren snel kleiner. Waren er in de jaren zestig nog zo'n 120.000 broedparen in Nederland (Mulder 1972), tegenwoordig ligt het aantal broedparen rond (of inmiddels onder) de 40.000 (BirdLife International 2004). Verlies van goed broedhabitat door intensivering van de landbouw is de belangrijkste redenen voor de achteruitgang van weidevogel populaties (Vickery et al. 2001; Newton 2004; Teunissen & Soldaat 2006). Onder intensivering van de landbouw wordt verstaan: (1) het verlagen van de grondwaterstand, (2) hoger (kunst)mest gebruik, (3) inzaaien van snelgroeiende proteïnerijke grassoorten en subtypen Engels raaigras (*Lolium perenne*) zodat de kruidenrijkdom verdwijnt, (4) egaliseren van de weilanden zodat microhabitats verdwijnen, wat allemaal bedoeld is om (5) vroeger en frequenter te kunnen maaien en meer gras te oogsten.



Kruidenrijk extensief beheerd grasland (Haanmeerpolder)



Intensief agrarisch kruidenarm pas gemaaid grasland, waar een strook gras is laten staan voor kuikens (de Flait)

Vergelijkende studies tussen gebieden laten zien dat verlaging van de grondwaterstand samen gaat met een afname van de dichtheid aan grutto paren (van 't Veer et al. 2008; Kleijn et al. 2009). Een lage grondwaterstand beïnvloedt de aanwezigheid van prooidieren voor zowel volwassen grutto's als hun kuikens (Kleijn et al. 2009; Kleijn et al. 2009). Omdat drogere bodems sneller opwarmen kan het gras eerder en harder groeien, en drogere bodems laten een intensiever landgebruik toe zoals vroeger en vaker maaien. Door het vroege maaien gaan er weidevogelnesten verloren en de opgroeiomstandigheden voor gruttokuikens gaan sterk achteruit (Scheckerman & Beintema 2007). Intensieve bemesting leidt bovendien tot een dichte vegetatie die het de kuikens moeilijker maakt om er doorheen te lopen en te foerageren, ook al omdat intensief bemest grasland vooral kleine insecten herbergt (Scheckerman 2008; Kleijn et al. 2010). Hoge kuikensterfte, naast een te lage nestoverleving, is dan ook waarschijnlijk de belangrijkste oorzaak van de voortgaande teloorgang van de West-Europese gruttopopulatie.

Het oppervlakte geschikt habitat voor weidevogels is verminderd en het overgebleven areaal raakt gefragmenteerd tot enkele procenten van het oorspronkelijke areaal in Nederland (Melman et al. 2008). Dit speelt ook in de gebieden waar nog veel grutto's voorkomen, zoals in Zuidwest Friesland. Het verdwijnen van het broedhabitat heeft een onmiskenbaar effect op de gruttopopulatie, maar we weten nog niets over het effect dat habitatfragmentatie heeft op de gruttopopulatie (Fahrig & Merriam 1994). Een gevolg van een gefragmenteerd areaal is dat de broedpopulatie gefragmenteerd raakt en de vorm van een *metapopulatie* aanneemt. Een metapopulatie is in feite een groep van kleinere onderling onafhankelijk fluctuerende (deel-) populaties waartussen een zekere mate van uitwisseling bestaat (Hanski 1994). Kleine populaties lopen meer risico op uitsterven dan grote populaties, omdat toevalsprocessen een groter effect op kleine populaties dan op grotere robuuste populaties hebben. Demografische toevalsprocessen, als gevolg van natuurlijke fluctuaties in reproductie en overleving, middelt zich uit in grote populaties, terwijl in kleine populaties dit zelfs tot lokaal uitsterven kan leiden. In kleine populaties kan inteelt ook eerder voorkomen, omdat er een grote kans is om met een naaste verwant te paren (Caughley 1994). Trimbos et al. (2010) hebben aangetoond

dat er genoeg genetische uitwisseling is tussen verschillende deelpopulaties om inteelt bij onze gruttopopulatie te voorkomen.

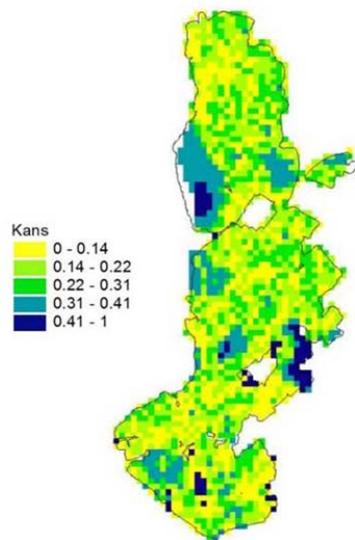
Een metapopulatie die bestaat uit verschillende kleine deelpopulaties volgt een andere dynamica dan een grote aaneengesloten populatie. Maar het effect van demografische en omgevings toevalsprocessen hangt af van de mate van uitwisseling tussen de verschillende deelpopulaties. Hoe hoger de uitwisseling, hoe meer de metapopulatie op een aaneengesloten populatie lijkt, en hoe lager het risico op uitsterven is (Hanski 1998). Groen (1993) en van den Brink et al. (2008) laten zien dat grutto's plaatstrouw zijn en dat heeft er waarschijnlijk mede toe geleid dat met het veranderen van het boerenlandschap de gruttopopulatie in de afgelopen decennia een metapopulatiestructuur heeft gekregen.

Het voortbestaan van een dergelijke metapopulatie is, naast de kans dat broedvogels zich van de ene naar de andere deelpopulatie zullen verplaatsen, ook afhankelijk van de reproductie en sterfte in elk van de afzonderlijk deelpopulaties, en dus ook aan de kwaliteit van de broedgebieden. Een broedgebied dat een populatie herbergt waar de reproductie hoger is dan de sterfte is een brongebied, en als de sterfte hoger is dan de reproductie is het een sink, of in het Nederlands een *putpopulatie* (Pulliam 1988). Putpopulaties kunnen alleen maar blijven voortbestaan door immigratie, vaak vanuit één of meerdere bronpopulaties. Vaak zijn kleine broedgebieden een put omdat daar bijvoorbeeld een grotere predatiedruk is doordat roofdieren gemakkelijker het gebied kunnen binnendringen (groter randeffect) (Newton 1998) of omdat er minder soortgenoten of andere soorten zijn die elkaar helpen bij nestverdediging. Dit vergroot het nadelige effect van kleine populaties alleen nog maar meer.

Waarom kiezen individuen dan om in een put-habitat te gaan broeden? Het kan zijn dat er moet worden uitgeweken naar een broedplek die van mindere kwaliteit is omdat de broedplekken van hoge kwaliteit al vol zitten (Kluyver & Tinbergen 1953; Fretwell & Lucas Jr. 1968; Brown 1969). Een tweede mogelijke reden is dat het individu niet goed kan bepalen of het om goed of slecht broedgebied gaat, bijvoorbeeld omdat het individu niet genoeg kennis heeft van het gebied. Dit geldt bijvoorbeeld voor een jonge grutto of een immigrant die voor het eerst in het gebied komt. Het kan ook aan het gebied zelf liggen, bijvoorbeeld als dit recentelijk is veranderd zodat de habitatkeuze van het

individu nog niet is aangepast, of als er in de vestigingsfase niet te voorspellen is hoe het gebied zal zijn in de broedfase. Ook als de kwaliteit van het broedgebied elk jaar verandert, bijvoorbeeld als er elk jaar verschillende maaieregimes zijn of als de beheersmaatregelen op het particuliere land voor maar korte tijd vaststaan, kan het voor grutto's lastig zijn om de kwaliteit van het broedgebied te voorspellen. Als een slecht habitat wordt geprefereerd boven een goed habitat, spreekt men van een *ecologische val* (Battin 2004; Gilroy & Sutherland 2007). Ecologische vallen komen vaak voor op plekken waar door menselijke activiteiten de omstandigheden sneller veranderen dan dieren bij kunnen houden (Battin 2004).

Van oudsher had Zuidwest Friesland een hoge dichtheid aan grutto's (Mulder 1972; Beintema et al. 1995), en het was een potentieel brongebied tijdens de populatiegroei van vóór 1970 (Kentie et al. 2009). Inmiddels is het leefgebied voor grutto's daar ook gefragmenteerd geraakt. Stukken extensief agrarisch land (meestal relatief laaggelegen kruidenrijk grasland met een hoge grondwaterstand en late maaidatum) met een hoge gruttodichtheid zijn omgeven door intensief agrarisch land (hoger gelegen percelen met snelgroeiend gras, veel mest, lage grondwaterstand en wordt vroeg en vaak gemaaid) waar grutto's in veel lagere dichtheden broeden. In een berekening gebaseerd op grondwaterstand, openheid van het landschap en kruidenrijkheid van het grasland, lieten Van 't Veer et al. (2008) zien dat er in Zuidwest Friesland (zoals de meeste regio's in Nederland) nog maar weinig gebieden zijn met een redelijke tot hoge kans op een stabiele gruttopopulatie (zie Figuur 1). Hierdoor kan Zuidwest Friesland dienen als model van een historisch goed gruttogebied waar het leefgebied inmiddels gefragmenteerd is geraakt en een metapopulatie vorm heeft aangenomen.



Figuur 1. Kans op een stabiele gruttopopulatie op basis van landschapskenmerken (grondwaterstand, openheid en kruidenrijkdom van het grasland). Uit: van 't Veer et al. (2008).

De hoofdvraag van het project *Grutto's in ruimte en tijd* was: wat is het effect van habitatfragmentatie op de achteruitgang van de gruttopopulatie? Het antwoord hierop is belangrijk voor beleidsmakers om de achteruitgang van de gruttopopulatie in Nederland te stoppen. Het is belangrijk om te weten wat voor gebieden bronpopulaties (kunnen) herbergen en hoeveel bronpopulaties er nodig zijn om de metapopulatie in stand te houden (Dias 1996), maar ook wat voor gebieden putgebieden zijn, en of dit geen ecologische vallen zijn (Battin 2004; Robertson & Hutto 2006).

1.1 Vraagstellingen

Hoe beïnvloeden reproductie, sterfte en dispersie van verschillende subpopulaties waartussen uitwisseling mogelijk is de dynamica van de metapopulatie? De belangrijkste deelvragen die wij met ons onderzoek willen beantwoorden zijn:

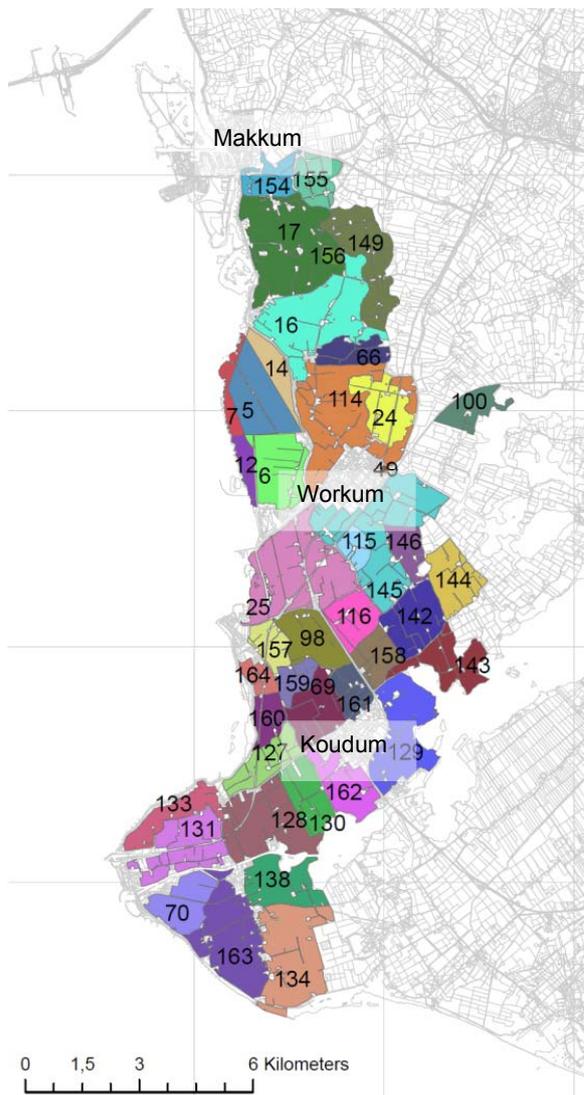
1. Hoe groot zijn de aantallen broedende grutto's in de extensief agrarische gebieden en daarbuiten, en leven grutto's op min of meer geïsoleerde habitat eilanden in Zuidwest Friesland?
2. Verschillen de extensief agrarische gebieden over de jaren systematisch in kwaliteit voor grutto's, gemeten aan reproductief succes en overleving? Wat zijn de habitatkenmerken die deze variatie verklaren? Bijvoorbeeld gebiedsgrootte, isolatie van het gebied, vegetatiekenmerken?
3. Hoe groot is de kans dat grutto's terugkeren naar hun broedgebied uit een voorgaand jaar? Hoeveel dispersie treedt er op, en waar vestigen deze vogels zich? Hangt dit af van habitatkwaliteit?
4. Zijn er bron en zijn er putpopulaties aan te wijzen? Wat zijn de (habitat)kenmerken van bron en van putpopulaties? Houden de bronpopulaties de putpopulaties in stand?
5. Uiteindelijk willen we weten of de gruttopopulatie in Zuidwest Friesland zich gedraagt als een metapopulatie die zichzelf op langere termijn in stand kan houden door voldoende uitwisseling tussen deelpopulaties. Ook willen we weten hoe je een gebied ruimtelijk moet inrichten om toch een stabiele populatie te krijgen.

2. Materiaal en methode

2.1 Onderzoeksgebied en landschapskenmerken

Met de aanstelling van T. Piersma als hoogleraar Dierecologie werd er in 2004 vanuit de Rijksuniversiteit Groningen begonnen met onderzoek aan de populatiebiologie van grutto's, en in eerste instantie richtten we ons op het grootste aaneengesloten areaal aan weidevogelgebieden op de Workumerwaard. Door een bijdrage van het Prins Bernhard Fonds (verworven samen met It Fryske Gea) werd het onderzoeksgebied in Zuidwest Friesland in 2006 uitgebreid met de Workumermeer en de Haanmeer. Door de bijdrage uit de Kenniskring Weidevogellandschap van de directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, kon vanaf 2007 worden uitgebreid tot alle boerenland tussen Makkum in het noorden, Laaksum in het zuiden, het IJsselmeer in het westen en de Friese meren in het oosten (zie Figuur 2). Van 2007-2010 bestond het onderzoeksgebied uit 8471 ha boerenland waar we de grutto's gedurende de hele periode dat ze in hun broedgebied aanwezig zijn volgden.

Het grootste gedeelte van het onderzoeksgebied bestaat uit intensief gebruikt boerenland (6766 ha), maar er zijn ook gebieden die speciaal worden beheerd voor weidevogels, onder andere door It Fryske Gea (kleine delen van de Workumerwaard, de Aaltjemeer, het noordelijk deel van de Monnikenburenpolder, en delen van Workumermeer, Makkumermeer en de Zuidermeerpolder), of Staatsbosbeheer (de Haanmeerpolder, het Workumer Nieuwland, en klein deel van Polders de Kleine Wiske, Samenvoeging en Schuilenburgerpolder), of door particuliere boeren met een weidevogelbeheerscontract (het laatste vooral op de Workumerwaard).



Figuur 2. Onderzoeksgebied in Zuidwest Friesland. Elke polder heeft een identificatienummer. De poldernamen en specificaties per polder staan in de Appendix I.



Grutto op een kruidenrijk perceel.



Nest op een kruidenarm, intensief agrarisch gebruikt perceel.



Grutto in een kruidenarm intensief agrarisch perceel.

Het onderzoeksgebied hebben we ingedeeld in polders zoals die historisch door de boeren en de waterschappen zijn gedefinieerd, en de polders bestaan op haar beurt weer uit percelen. Zo kunnen we de analyses zowel op polder als op perceelsniveau uitvoeren. In de Appendix I geven wij een overzicht van alle polders met de grootte, het aantal percelen en specificaties van beheer.

Tussen 2007 en 2010 is elk jaar nagegaan of een perceel een (mais)akker of weiland was. In 2007 hebben we van elk perceel de bedekking van pitrus genoteerd (afwezig, alleen langs greppels en slootkanten) en of er greppels aanwezig waren. Om een volledig beeld te krijgen waar de extensief beheerde gebieden zich bevinden, is in 2009 van elk grasperceel de kruidenrijkdom gescoord. Om waarnemersvertekening te voorkomen is dit door één persoon (B. Verheijen) gedaan. Kruidenrijkdom is een goede maat voor beheersintensiteit, omdat op intensief beheerd land hard gewerkt is de kruiden eruit te krijgen. De kruidenrijkdom is in de volgende drie simpele klassen is ingedeeld, die makkelijk in het veld te identificeren zijn:

- kruidenarm: voornamelijk hoge-opbrengst grassoorten, zoals Engels Raaigras (*Lolium sp.*) en geen of nauwelijks andere plantensoorten, maar soms een enkele paardenbloem (*Taraxacum officinale*), brandnetel (*Urtica dioica*) of muur (*Stellaria sp.*), voornamelijk aan de slootkanten.

- matig kruidenarm: hoge-opbrengst grassoorten zoals in een kruidenarm weiland overheersen, maar met een hoger aandeel kruiden dat bestaat uit paardenbloemen, pinksterbloemen (*Cardamina pratensis*), boterbloemen (*Ranunculus repens*), madeliefjes (*Bellis perennis*) en veldzuring (*Rumex acetosa*).

- kruidenrijk: verschillende grassoorten, zoals gewoon reukgras (*Anthoxanthum odoratum*) en kamgras (*Cynosurus cristatus*), daarnaast veel kruiden, zoals echte koekoeksbloem (*Silene flos cuculi*) en pinksterbloem (*Cardamine pratensis*).

- zeer kruidenrijk: Naast de verschillende grassoorten en kruiden ook orchideeën (zoals mei-orchis *Dactylorhiza majalis*) en grote ratelaar (*Rhinanthus angustifolius*).

Aan de hand van deze vegetatietypologie zijn de percelen als intensief of extensief beheerd agrarisch land ingedeeld. Naast informatie over kruidenrijkdom hebben we ook informatie over grondwaterstand (Wetterskip Fryslân) en natuurbeheerstype (Provincie Fryslân).

2.2 Waarnemingen in de vestigingsfase

Van half maart tot eind april bezochten we één keer per week ieder van de 2276 percelen in ons studiegebied en telden het aantal territoriale en niet-territoriale grutto's. Niet-territoriale grutto's zijn grutto's die rondzwerven in groepen, terwijl territoriale grutto's vaak al als paartjes in hun broedterritorium aanwezig zijn. In dit rapport worden de gegevens van het jaar 2009 gebruikt. Bij het waarnemen werd vermeden om dit midden op de dag te doen (tussen de middag), omdat dan de meeste grutto's rustten op slaappleaatsen langs de meren of aan de IJsselmeerkust. Om waarnemersvertekening te voorkomen, zijn de polders per week willekeurig onder de verschillende waarnemers verdeeld. De tellingen van eind april worden gebruikt om de broeddichtheid te per perceel te schatten. De aanwezige individueel gekleurde grutto's werden afgelezen en er werd opgeschreven of ze gepaard waren, of en welke kleuringen de partner had en het gedrag. Alleen de waarnemingen van gekleurde grutto's die 100% zeker zijn worden meegenomen in de verdere analyses.

2.3 Waarnemingen in de broedfase

In gebieden met actieve vrijwilligers van de lokale vogelwachten werden met hun hulp nesten gezocht; in de overige gebieden zochten we zelf nesten waarbij we in sommige gevallen werden geholpen door de boeren. Van de nesten werd bij het eerste bezoek met een GPS de locatie genoteerd met een nauwkeurigheid van 5 meter. Als ze op het intensieve boerenland lagen werden de nesten in overleg met de boeren met een stok gemarkeerd, maar op het extensieve boerenland werd dit niet gedaan. Van elk nest werd de lengte en de breedte van de eieren met een schuifmaat met een precisie van 0.1 mm opgemeten (zodat later het volume kon worden berekend met de formule: $\text{volume} = \text{breedte}^2 * \text{lengte} * 0,524$; (Romanoff & Romanoff 1949).

De uitkomstdatum werd geschat aan de hand van het drijfvermogen van de eieren (van Paasen et al. 1984). Op deze manier konden we inschatten wanneer de eieren uit zouden komen om pas dan bij het nest terug te komen. Pas gelegde eieren liggen horizontaal op de bodem van een bakje water, eieren die wat verder in het broedstadium zijn gaan op de punt op de bodem staan, en eieren die bijna uitkomen steken met de bolle kant uit het water. Door de hoek te meten of het aantal millimeters dat het ei boven het water uitsteekt is de uitkomstdatum te schatten. De schatting is gekalibreerd door de uitkomstdatum van uitgekomen nesten te vergelijken met de schatting.

We probeerden altijd de ouders van elk nest op basis van hun kleurringen te identificeren door directe waarnemingen of met behulp van kleine digitale videocamera's. Tegen de tijd dat de eieren uitkwamen keerden we pas weer terug naar het nest om het aantal nestbezoeken te minimaliseren. We probeerden bezoekerseffecten zo veel mogelijk te minimaliseren door nooit naar de nesten te gaan als (1) het regende, (2) 's ochtends vroeg als we een spoor in het natte gras achter lieten, of (3) in de avond om geursporen voor nachtpredatoren te voorkomen.

Omdat de kans op nestverlating dan het kleinst is, werden volwassen vogels gevangen als de eieren op uitkomen stonden. Hiervoor gebruikten we inloopkooien, een op afstand te besturen valkooi, en mistnetten. Sommige grutto's, vooral de grutto's in het lange gras, bleven op het nest zitten waardoor we deze met de hand konden vangen. De

vangkooien lieten we maximaal 50 minuten op het nest staan, en bij koud of heel warm weer minder dan een half uur. Mistnetten werden vooral gebruikt op percelen met lang gras, omdat grutto's hier vaak lang op het nest blijven zitten en omdat inloopkooien een afdruk in het gras achterlieten.



Inloopkooi over een gruttonest geplaatst.



De op afstand bestuurbare valkooi.

Volwassen grutto's werden gewogen en de tarsus, tarsus plus teen, snavel, kop plus snavel en vleugellengte werden gemeten. Elk individu kreeg een genummerde metalen ring van Vogeltrekstation Arnhem en plastic pootringen met een unieke kleurencombinatie (zie foto). We kwamen terug op de dag dat de eieren uitkwamen, om de nestkuikens te ringen. Pasgeboren gruttokuikens verlaten binnen vierentwintig uur hun nest en komen daar niet meer terug. Van nestjongen werden de snavel, kop en snavel, en pootlengte en tarsus lengte, evenals het gewicht (op 0,1 g nauwkeurig) gemeten. Deze kuikens kregen een metalen ring met een uniek nummer en een plastic vlaggetje met een op afstand afleesbare code (zie foto).

Vanaf eind mei gingen we actief op zoek naar bijna vliegvlugge jongen. Deze kregen ook een unieke kleurencombinatie aan de poten en werden gewogen en opgemeten. Van elk individu werd bloed verzameld voor DNA en telomeren onderzoek (de resultaten van het telomeren onderzoek staat in Appendix II).



Grutto met kleurringen combinatie.



Gruttokuiken met codevlag (L29).



Alarmerende grutto met kleurringen.

2.4 Waarnemingen na de broedfase

Na de broedfase komen grutto's in groepen bij elkaar om te op te vetten voordat ze weer naar hun overwinteringsgebieden vertrekken. In deze periode probeerden we zoveel mogelijk grutto's met kleurringen af te lezen. Deze groepen werden vaak gezien op pas gemaaide weilanden met een relatief hoge grondwaterstand.

2.5 Analyses

2.5.1 Fecunditeit

De fecunditeit, of het aantal uitgevlogen jongen per gruttovrouwtje, hangt af van het nestsucces (de kans dat gelegde eieren ook daadwerkelijk uitkomen), het aantal uitgekomen eieren per succesvol nest en de kans dat een nestverlies wordt gevolgd door een vervolgletsel:

$$\beta = \text{nestsucces} * \text{uitgekomen eieren} * [1 + \text{vervolgletsel} * (1 - \text{nestsucces})] * 0,5$$

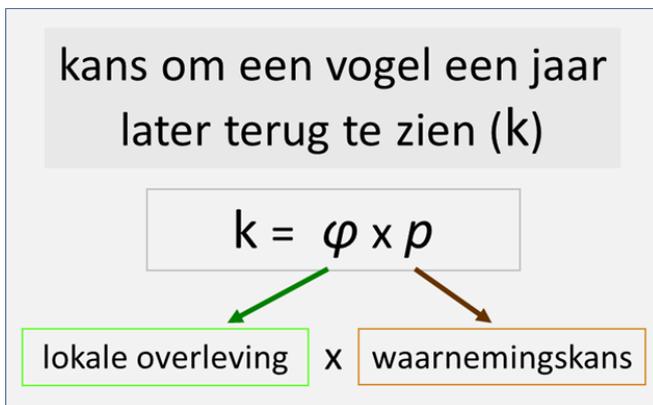
Er wordt met 0,5 vermenigvuldigd omdat fecunditeit in aantallen dochters per volwassen gruttovrouw wordt berekend. De dagelijkse overlevingskansen van nesten in elk afzonderlijk gebied en voor het totale intensieve en extensieve beheerde gebied zijn met behulp van het programma MARK (White & Burnham 1999; Dinsmore et al. 2002) uitgerekend. Het programma MARK gebruikt dezelfde principes als de Mayfield-methode (Mayfield 1961), maar ondervangt de aanname van de oorspronkelijke Mayfield methode dat de dagelijkse overleving constant moet zijn (Jehle et al. 2004). Als een nest is uitgekomen voordat we het nest hebben bezocht, moet, om overschatting te voorkomen, de werkelijke uitkomstdatum worden gebruikt voor de berekening van de nestoverleving.

Bij elk nestbezoek schrijven we het aantal eieren op. Hierdoor weten we hoeveel eieren er per nest zijn gelegd, en hoeveel er uiteindelijk zijn uitgekomen. Door partiële predatie en onbevuchte eieren komt niet in elk nest elk ei uit, wat een effect heeft op de fecunditeit.

De kans op een vervolglegsel hangt af van wanneer in de broedfase het legsel verloren is gegaan en hoever het seizoen is gevorderd. Over het algemeen wordt aangenomen dat als een gruttopaar hun nest binnen twee weken na het leggen verliest, een vervangend legsel kan worden gemaakt (Hegyi & Sasvari 1998). In onze studie hebben we maar van een paar gruttoparen met zekerheid kunnen vaststellen dat ze een vervolglegsel hebben gemaakt. Deze kans is moeilijk te achterhalen, omdat het vaak om broedparen gaat die hun legsel al hebben verloren voordat we de identiteit van de ouders konden achterhalen. In een studie waarin volwassen grutto's gezenderd waren, hebben Schekkerman & Müskens (2000) het percentage tweede legsels kunnen meten. De kans op een vervolglegsel hangt af van de datum waarop het eerste legsel verloren is gegaan: de helft van de grutto's die in mei hun nest verliezen legde een vervolglegsel, terwijl na eind mei helemaal geen vervolglegsel meer wordt geproduceerd. Aangezien we voor onze onderzoekspopulatie maar voor een paar gevallen met zekerheid kunnen zeggen dat het een vervolglegsel is, nemen we 0,5 als kans op een vervolglegsel. Zoals we zullen zien is deze kans niet cruciaal voor de schatting van populatiegroeisnelheid.

2.5.2 Overleving grutto's

De jaarlijkse lokale overleving kan worden uitgerekend als er gedurende meer dan twee seizoenen waarnemingen zijn gedaan aan gekleurringde individuen. Ondanks de grote waarneeminspanning, is het mogelijk dat een individu wel in leven is, maar niet in het Zuidwest Friese studiegebied wordt opgemerkt. De terugziekans is daardoor lager dan de werkelijke overleving. Dit probleem wordt rekenkundig ondervangen in het programma MARK (White & Burnham 1999), door een waarnemingskans (p) en een jaarlijkse lokale overlevingskans (φ) uit te rekenen, zie Figuur 3.



Figuur 3. De kans om een vogel terug te zien (k) bestaat uit de overlevingskans en de waarnemingskans.

Het is mogelijk om uit te rekenen of er jaarlijkse verschillen zijn in waarnemings- en overlevingskansen, maar ook of er verschillen zijn tussen groepen. Individuen die uit hun broedgebied zijn vertrokken (hier geheel ZW-Friesland) en daar nooit meer worden teruggezien kunnen niet als levend worden meegerekend, vandaar dat er over *lokale* overleving wordt gesproken. In de tekst hierna wordt er *lokale* overleving bedoeld, als er overleving staat.

Er is gekeken naar de overleving van adulte en juveniele grutto's vanaf 2004, het jaar waarin we begonnen met grutto's te kleurringen op de Workumerwaard, tot 2010. 'Juveniele grutto's' zijn als grote kuikens gekleurringd en hebben dus de cruciale leeftijd van 10 dagen (Scheckerman & Boele 2009) gehaald. Om rekening te houden met de variatie waarin jonge grutto's voor het eerst in het broedgebied zijn gezien (zie Kentie et al. 2009), hebben we de waarneemkans in drie leeftijds categorieën ingedeeld. De

leeftijdscategorieën zijn: 2^e kalender jaar, 3^e kalender jaar, volwassen. Voor adulte en juveniele grutto's kunnen de overleving en de waarneemkans verschillen per jaar. Als de overleving verschillend is per jaar, hebben we de gemiddelde overleving uitgerekend met de 'variance components analysis' in het programma MARK.

Naast jaarlijkse verschillen in overleving is er voor adulte grutto's ook onderzocht of de overleving verschilt tussen grutto's die op intensief agrarisch land dan wel op extensief agrarisch land broedden. Voor juveniele grutto's was dit niet mogelijk omdat daar te weinig van zijn gevangen en teruggezien per agrarisch gebied. Aangezien we niet van elke grutto weten waar ze elk jaar hebben gebroed, is er geen rekening gehouden met verplaatsingen: de locatie waar ze voor het eerst zijn gevangen wordt als broedlocatie gezien, ondanks eventuele verplaatsingen.

Individuele waargenomen opgeschreven als ze binnen een seizoen twee of meer keer met zekerheid worden gezien in het onderzoeksgebied. Hierdoor wordt de kans op afleesfouten geminimaliseerd.

Modelselectie is gebaseerd op de Akaike's Information Criterion, gecorrigeerd voor steekproefgrootte (AICc). Het model met de laagste AICc waarde is het model met de meeste geloofwaardigheid, en moet minstens met meer dan 2 AICc verschillen van de andere modellen, wil het aannemelijk zijn dat dit het enige geschikte model is (Burnham & Anderson 2002). Met een Goodness-of-fit test in het programma U-care (Choquet et al. 2005) wordt getest of aan de onderliggende aannames van de datastructuur wordt voldaan.

Pas uitgekomen eendagskuikens die zich nog in of bij het nest bevonden konden niet worden gekleurringd omdat deze ringen nog te groot zijn voor de kleine dieren. Omdat het toch belangrijk is om te onderzoeken wat er van deze kleine kuikens terechtkomt, hebben we vanaf 2008 de kuikens voorzien van een mintgroene vlag met een zwarte code erop (te zien op de foto). Omdat het percentage teruggekomen kuikens zo laag is, is het nog niet mogelijk om een jaarlijkse overleving uit te rekenen met het programma MARK. Wel kunnen we de terugzie kansen van kuikens geboren op extensief agrarisch land vergelijken met kuikens geboren op intensief agrarisch land, waardoor we een relatief verschil in overleving konden bepalen.

2.5.3 Dispersie

Van individuele grutto's waarvan we in opeenvolgende jaren weten waar ze hebben gebroed, kunnen we de dispersie-afstand berekenen: de afstand tussen nesten in verschillende jaren. Deze afstand is niet normaal verdeeld en wordt daarom log-getransformeerd. Van grutto's waarvan we geen nest hebben gevonden kunnen we aan de hand van gedragsobservaties zien op welk perceel ze zich territoriaal gedragen. De afstand tussen de middelpunten van de percelen nemen we als afstand tussen de broedterritoria tussen verschillende jaren. Als een paartje het territorium op hetzelfde perceel heeft, is de afstand nul. Na log-transformatie is de afstand nog steeds niet normaal verdeeld, waardoor we non-parametrische statistische toetsen moeten toepassen, zoals de wilcoxon rank sum test. Van sommige paartjes weten we meerdere jaren de nestlocatie en om pseudoreplicatie tegen te gaan hebben we de afstand van de nesten met zo min mogelijk jaren ertussen gekozen.

2.5.4 Percentage niet-broeders op de Workumerwaard-Noord

Op de Workumerwaard-Noord wordt door ons team al vanaf 2004 grutto-onderzoek uitgevoerd (promotieonderzoeken van respectievelijk J. Schroeder en P.M. Lourenço). In dit gebied hebben we getracht alle nesten te vinden en te volgen. Omdat hier tevens een relatief groot aantal grutto's is gekleurd, is het mogelijk om het percentage broedende en niet-broedende paartjes uit te rekenen. Bij deze berekening gaan we ervan uit dat we 20% van de nesten missen omdat we ze niet kunnen vinden of omdat ze zijn gepredeerd voordat we zoekpogingen ondernamen. Door de waarnemingen van gekleurde vogels weten we het percentage vogels dat terug is gezien in dit gebied. Voor de berekening worden alleen de waarnemingen meegenomen van vogels die tijdens de broedtijd niet in andere polders zijn gezien, zodat de grutto's die mogelijk verplaatst zijn niet mee worden genomen in de berekening. De fractie gekleurde vogels die een nest hebben op het totaal aantal waargenomen gekleurde vogels is het percentage dat tot broeden komt. Of gekleurde vogels een nest hebben weten we door het filmen van de nesten of

waarnemingen bij het nest. Aangezien we deze methode pas sinds 2006 toepasten, kunnen we het percentage niet-broedende vogels pas vanaf dat jaar uitrekenen.

2.5.5 Berekening bron- en putpopulaties

Om te onderzoeken of de grutto's in een bepaald gebied een bron- of een putpopulatie vormen gebruiken we de basale demografische formule van Runge et al. (2006). Deze formule maakt het mogelijk om voor verschillende deelgebieden de relatieve positieve of negatieve bijdrage aan de gehele populatie te berekenen, door middel van parameter C^r . De C^r kan worden vergeleken met een andere vaak gebruikte term voor groeisnelheden voor populaties λ . Het verschil is dat λ de lokale populatie groeisnelheid weergeeft en geen rekening houdt met individuen die zich hebben verplaatst.

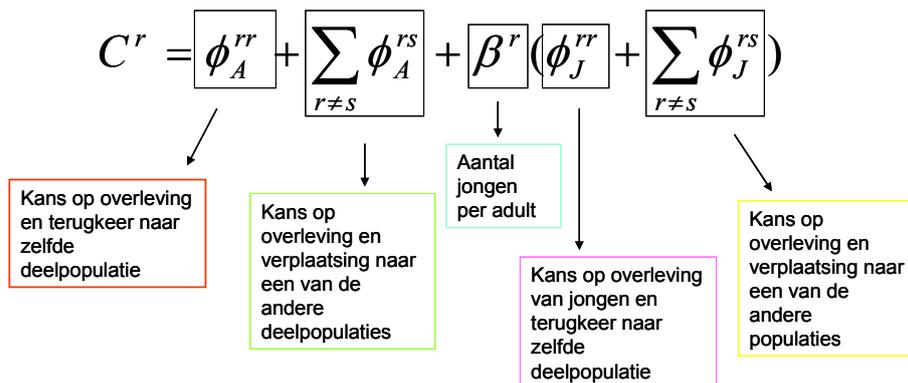
De formule luidt:

$$C^r = \phi_A^{rr} + \sum_{r \neq s} \phi_A^{rs} + \beta^r \left(\phi_J^{rr} + \sum_{r \neq s} \phi_J^{rs} \right) \quad (2)$$

De C^r is de per capita contributie van een grutto van de deelpopulatie in kwestie aan de metapopulatie, de r staat voor de deelpopulatie in kwestie, en de letter s voor een willekeurige andere deelpopulatie. De Φ staat voor overleving en β voor aantal geproduceerde jongen per individu, ook wel de fecunditeit genoemd. De term ϕ_A^{rr} staat voor de proportie adulten (A) die terugkeren van de deelpopulatie in kwestie (deelpopulatie r) naar dezelfde deelpopulatie (r). Dit wordt ook wel aangeduid als

'apparent survival'. De term $\sum_{r \neq s} \phi_A^{rs}$ staat voor het aantal adulten dat overleeft en terugkeert naar een andere deelpopulatie dan de deelpopulatie waar het voorgaande jaren heeft gebroed. De β^r staat voor het aantal geboren jongen per individu in de populatie r , waarvan er een proportie ϕ_J^{rr} overleeft en terugkomt naar de deelpopulatie in kwestie en een proportie $\sum_{r \neq s} \phi_J^{rs}$ overleeft en verplaatst naar een willekeurige andere deelpopulaties

(zie ook Figuur 4 waarin alle parameters worden uitgelegd). Als de $C^r > 1$ dan worden er meer individuen bijgedragen aan de metapopulatie dan dat er sterven en is de deelpopulatie een bron. Als de $C^r < 1$ dan verliest de deelpopulatie meer individuen dan dat er worden bijgedragen aan de metapopulatie en is het een put.



Figuur 4: De formule van Runge et al (2006) met de uitleg van de parameters. Als de C^r groter is dan 1, is de deelpopulatie een source, en als de C^r kleiner is dan 1 is de deelpopulatie een putpopulatie.

2.5.6. Het belang van de demografische variabelen: Life stage simulatie analyse

Om te onderzoeken wat het relatieve belang van elke demografische variabele is voor de bijdrage aan de metapopulatie (C^r), hebben we een life-stage simulatie analyse (Wisdom et al. 2000) uitgevoerd. Dit is vergelijkbaar met elasticiteits- of gevoeligheidsanalyses (Caswell 1978; de Kroon et al. 1986), met het verschil dat we de parameters binnen de biologische spreiding laten variëren om te bepalen welke parameter de meeste variatie in de uitkomst verklaart. Hiervoor worden 5000 random getallen getrokken tussen de onderste waarde van de 95% betrouwbaarheids interval van de laagst gevonden demografische parameter, en de bovenste waarde van de 95% betrouwbaarheidsinterval van de hoogste gevonden waarde van de parameter. We gebruiken de demografische parameters van ons eigen onderzoek, maar voor parameters waar wij geen metingen van hebben, zoals de kans op een tweede legsel, zochten we in de literatuur naar realistische waardes.

3. Resultaten

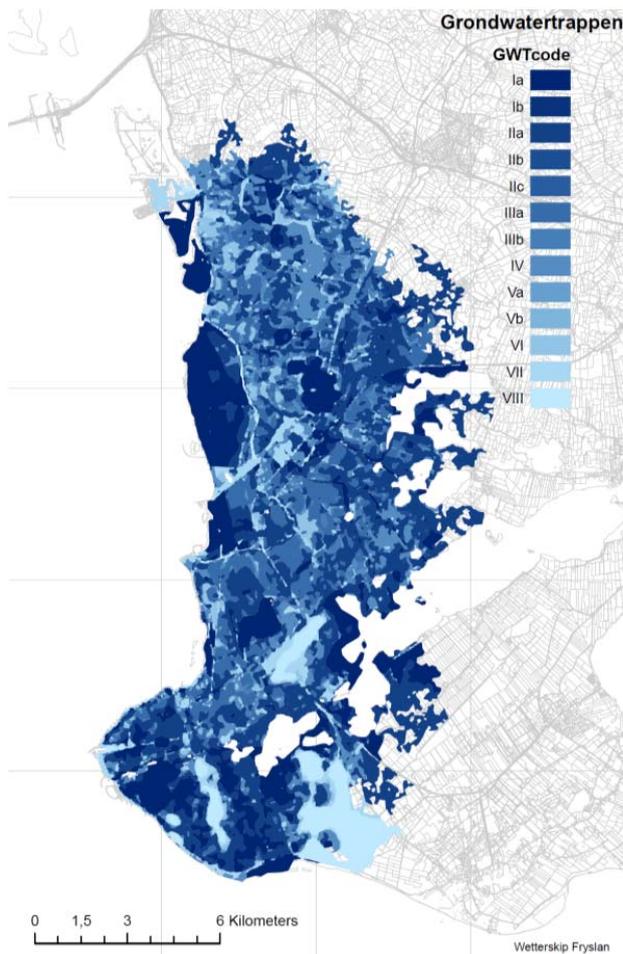
3.1 Karakterisering onderzoeksgebied

De polders met de hoogste grondwaterstand (zie Figuur 5) waren vaak de polders met een vorm van natuurbeheer (zie Figuur 6), zoals de Workumerwaard, de Workumermeer, de Haanmeer, en de Zuidermeer. De hoger gelegen gebieden in het zuidoosten van de kaart en de hoger gelegen keileemruggen van Warns en Koudum hadden de laagste grondwaterstand. De tussenliggende gebieden hadden meestal grondwatertrap IV, wat overeenkomt met een grondwaterstand tussen de 40 en 120 cm onder het maaioppervlak (zie Tabel 1).

Pitrus kwam voornamelijk voor in gebieden die door de provincie Fryslân werden gekarakteriseerd als weidevogel-, vochtig weidevogel- en vochtig hooiland natuurbeheer (Figuur 7). De vegetatie was kruidenrijker in gebieden met een hoge grondwaterstand en met een vorm van natuurbeheer (Figuur 8). Er waren bijna geen kruidenrijke percelen te vinden die geen vorm van natuurbeheer hebben. De natste gebieden, gebieden met weidevogelbeheer en gebieden met een hogere kruidenrijkdom waren ook de percelen met greppeltjes (Figuur 9), terwijl sommige kruidenarme percelen in het zuiden ook greppeltjes hadden. De habitatkarakteristieken die op extensief agrarisch beheer wijzen, zoals natuurbeheer, kruidenrijkdom, greppeltjes en waterpeil waren erg gecorreleerd. Op basis van deze karakteristieken hebben we een indeling van intensieve en extensieve percelen gemaakt, die in het verdere rapport zal worden gebruikt (Figuur 10) en waarbij de vegetatietypologie leidend is geweest. Het onderzoeksgebied bestaat uit 6766 ha intensief boerenland, waar ook de akkers onder vallen, en 1705 ha extensief beheerd boerenland.

In Figuur 10 is te zien dat de extensieve weilanden geclusterd lagen. De grootte van deze extensief beheerde eenheden is gemiddeld 88 ha, en verschilde, als we de losse extensieve percelen niet meenamen, van 6 ha (Kleine Wiske, SBB) tot 654 ha (het Workumerwaard complex, bestaande uit de Workumerwaard-Noord, Workumerwaard-Zuid, Workumerbuitenwaard-Noord, Workumerbuitenwaard-Zuid en de Jouke Sjoerdspolder).

In de verdere analyses wordt *extensief* als geheel vergeleken met *intensief*, en er wordt, voor zover het mogelijk is, per extensieve polder uitgerekend of het een bron of een putpopulatie betreft. De Workumerwaard hebben we opgesplitst in Workumerwaard-Noord (maar inclusief de naastgelegen Jouke Sjoerds polder) en de Workumerwaard-Zuid, aangezien we van de Workumerwaard-Noord en Jouke Sjoerds polder gegevens hebben vanaf 2004, en pas vanaf 2007 de Workumerwaard-Zuid zijn gaan volgen.



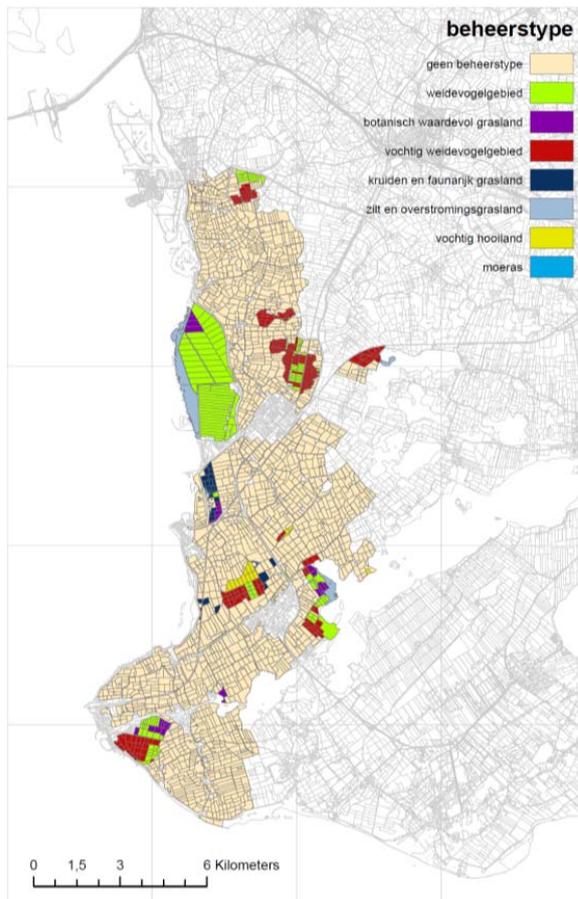
Figuur 5. Grondwatertrappen in het onderzoeksgebied. Donkerblauw is hoge grondwaterstand, lichtblauw is lage grondwaterstand. De weidevogelgebieden zoals de Workumerwaard, Workumermeer, Haanmeer en Zuidermeer hebben allemaal een hoge grondwaterstand. Zie Tabel 1 voor het schema van de grondwatertrappen.

Tabel 1. Uitleg van de grondwatertrappen. Getallen zijn in centimeter onder het maaiveld (cm-mv).

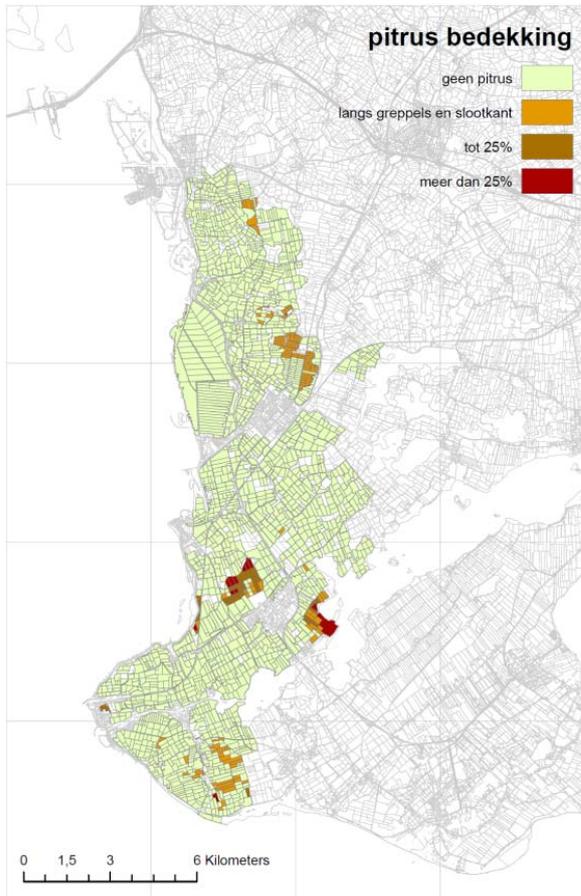
GLG (cm-mv)	GHG (cm-mv)				
	0-25	25-40	40-80	80-140	>140
0-50	Ia	Ib			
50-80	IIa	IIb	IIc		
80-120	IIIa	IIIb	IV		
>120	Va	Vb	VI	VII	VIII

GHG=Gemiddeld hoogste grondwaterstand

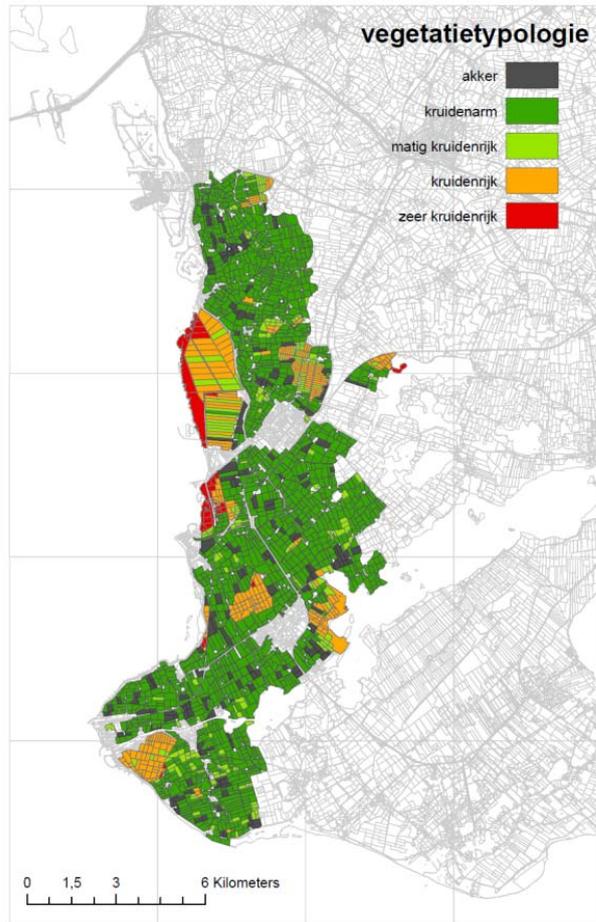
GLG=Gemiddeld laagste grondwaterstand



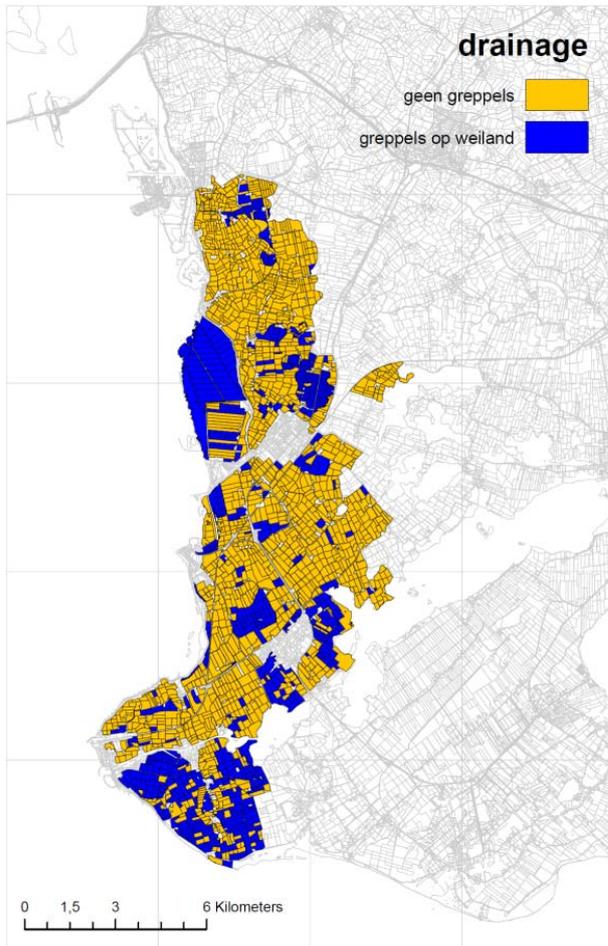
Figuur 6. Natuurbeheerstype per perceel. Gegevens van Provincie Fryslân.



Figuur 7. Pitrus bedekking per perceel. Onderscheid is gemaakt tussen bedekking alleen langs greppels en slootranden, bedekking tot 25% van het perceel en bedekking van meer dan 25% van het perceel.



Figuur 8. Vegetatietynologie van het gebied. Graspercelen zijn ingedeeld in vier klassen: kruidenarm, matig kruidenrijk, kruidenrijk en zeer kruidenrijk. Zie de methode voor de indeling. Akkers worden aangegeven met zwart.



Figuur 9. Drainage is bepaald aan de hand van het voorkomen van greppels op het perceel. Waar geen greppels zijn, wordt in de meeste gevallen het water ondergronds door drainagepijpen ontwaterd.

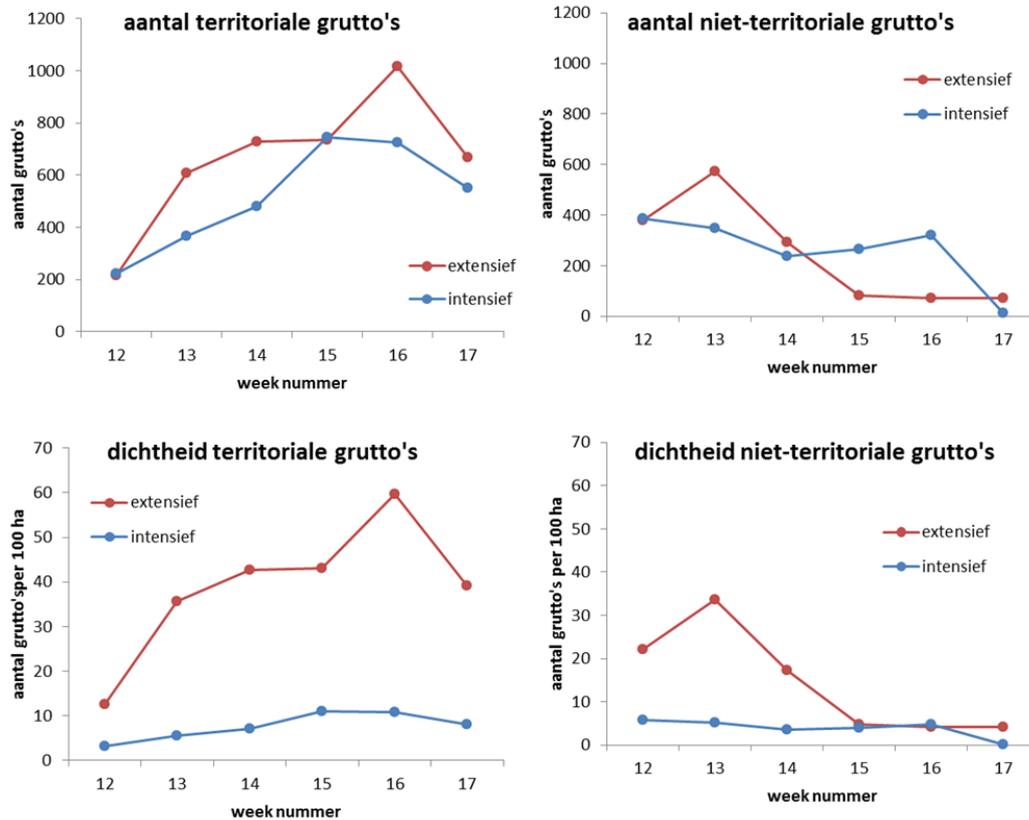


Figuur 10. Extensief en intensief agrarisch landgebruik. De donkergroene percelen zijn extensief beheerd, de lichtgroene percelen zijn intensief beheerd boerenland. Akkers vallen onder intensief beheerd agrarisch land.

3.2 Aantallen in aankomstfase/broeddichtheid

In Figuur 11 zijn de aantallen territoriale en niet-territoriale grutto's per week te zien op intensieve en extensieve agrarische percelen. Naast de aantallen zijn in Figuur 11 ook de dichtheden per 100 ha te zien, aangezien er meer intensief dan extensief agrarisch land is. Week 12 begon op 16 maart, en week 17 eindigde op 26 april. De eerste weken namen de aantallen en dichtheden toe, maar in week 17 werden er weer minder grutto's geteld. De reden hiervoor is dat veel grutto's dan al een nest hadden, en broedende grutto zagen we vaak niet. In het extensieve agrarische gebied was de dichtheid territoriale grutto's altijd hoger dan in het intensieve agrarische gebied. Het verschil in dichtheid van niet-territoriale grutto's was minder groot. Dit waren grutto's die een territorium in het onderzoeksgebied hadden, maar er zaten ook IJslanse grutto's tussen die op doortrek waren. Dit weten we omdat we grutto's met IJslanse kleurringcombinaties hebben

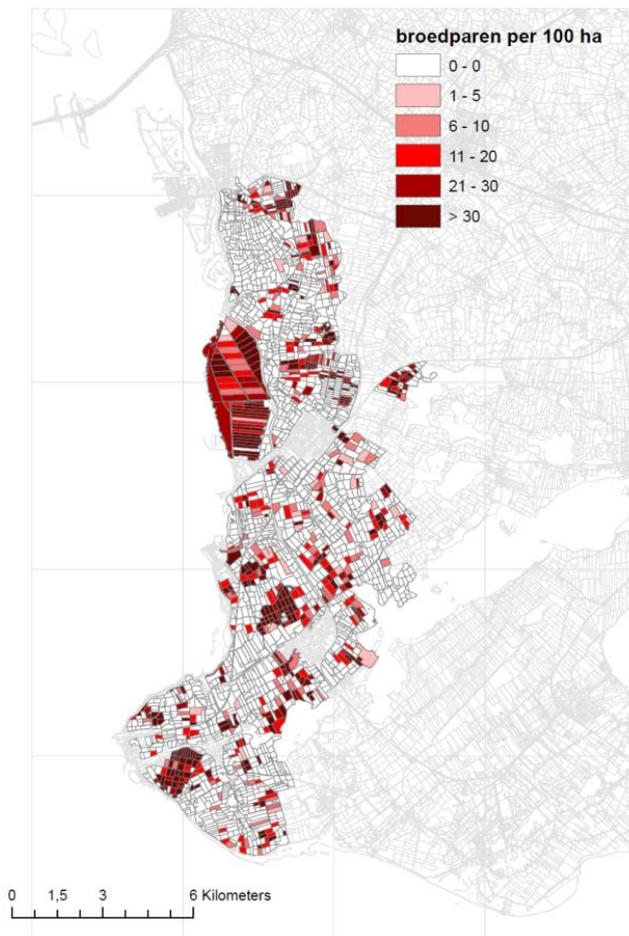
gezien. De piek in aantal niet-territoriale grutto's in week 16 op het intensieve land waren waarschijnlijk voornamelijk IJslandse grutto's.



Figuur 11. Aantal en dichtheid territoriale en niet-territoriale grutto's voor het intensief en extensief agrarische gebied in 2009. Dit zijn aantallen individuele grutto's en geen paartjes, omdat niet-territoriale grutto's niet in paartjes voorkomen. Week 12 begon op 16 maart en week 17 eindigde op 26 april.

Aangezien we een onderschatting van het aantal broedparen in de tweede week van de vroege broedfase hadden, namen we de telling van week 16 om het aantal broedparen te berekenen. Op grond van deze tellingen schatten we dat er in 2009 in totaal 820 broedparen grutto's in ons studiegebied van 8471 ha waren, waarvan 319 paren op intensief en 501 paren op extensief agrarisch land broedden. In Figuur 12 is de broeddichtheid in gruttopenaren per 100 ha per perceel te zien. De hoogste dichtheden broedparen waren te vinden in de extensieve gebieden, met gemiddeld 31 broedparen per 100 ha. In het intensieve agrarisch gebied broedden in 2009 5 broedparen per 100 ha. De maximale broeddichtheid vonden we op een perceel van 1,7 ha in de Haanmeer: daar

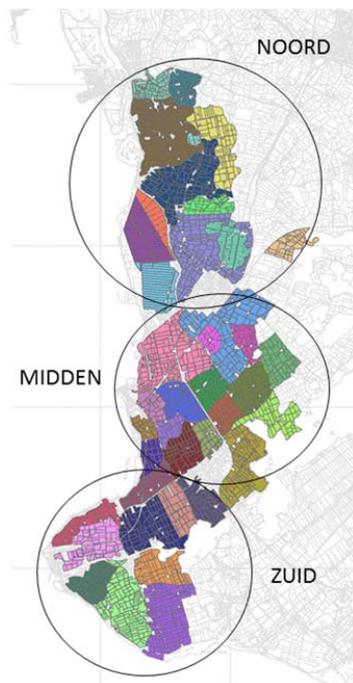
broedden 6 paartjes grutto's, wat overeenkomt met 330 paar per 100 ha. Op de Workumerwaard-Noord broedden gemiddeld 18 paren per 100 ha, op de Workumerwaard-Zuid 34 paren per 100 ha, in de Workumermeer 22 paren per 100 ha, in de Haanmeer 77 paren per 100 ha, en in de Zuidermeerpolder 54 paren per 100 ha. Hierbij waren alle percelen per polder meegenomen, ook als deze intensief zijn. Zonder deze intensieve percelen zou de Haanmeer bijvoorbeeld op 96 paren per 100 ha komen.



Figuur 12. Kaartje met de dichtheid aan grutto broedparen in 2009. De donkergekleurde percelen hebben een hogere dichtheid broedende grutto's dan de lichtgekleurde percelen. De witte percelen bevatten geen broedparen.

3.3 Nestoverleving

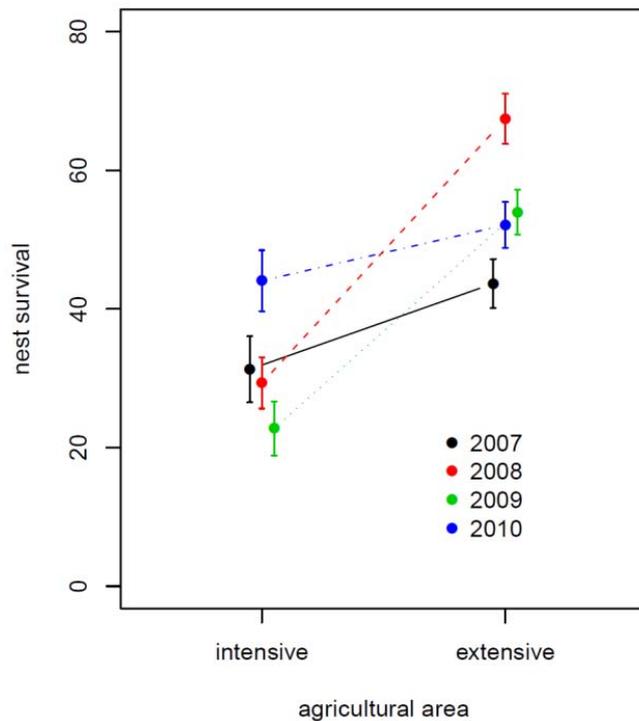
Het percentage succesvolle nesten is per jaar uitgerekend voor de extensief agrarische polders, het intensieve agrarische land opgedeeld in noord, midden en zuid, zie Figuur 13 (dit kon niet per polder worden berekend omdat er te weinig nesten per polder zijn), en voor het totale intensieve en extensieve agrarische land (Tabel 2). Het percentage succesvolle nesten in het extensief beheerde agrarische gebied was altijd hoger dan nesten op het intensief beheerde agrarische land, en was gemiddeld over de jaren op het extensief gebruikte land 54% en op intensief gebruikt land 32%. Dit verschil was in de jaren 2008 en 2009 het sterkst, zie ook Figuur 14. In de extensieve polders zijn duidelijke verschillen per polder en per jaar te zien. Zo was het percentage succesvolle nesten in de Haanmeer in 2007 bijvoorbeeld 39%, in de jaren daarop was dit bijna twee keer zo hoog. Ook de Workumermeer had een lagere nestoverleving in 2007 (14%), terwijl dit in de jaren erop hoger was (39%, 66% en 58% respectievelijk voor 2008, 2009 en 2010). Daarentegen had de Zuidermeerpolder in de jaren 2007 en 2008 een relatief hoog percentage succesvolle nesten, in 2009 was dit maar 21% en in 2010 zelfs maar 12%.



Figuur 13. Verdeling van het intensief agrarische land in noord, midden en zuid.

Tabel 2. Percentage succesvolle nesten voor 2007-2010, per extensieve polder, in het intensieve agrarische land opgedeeld in noord, midden en zuid, en het totale intensieve (int) en extensieve (ext) agrarische land. Rode getallen zijn gebaseerd op een te lage steekproefgrootte, en zijn niet betrouwbaar.

	2007 nest succes			2008 nest succes			2009 nest succes			2010 nest succes		
	SE	N	SE	SE	N	SE	SE	N	SE	SE	N	
WW-N	49,97%	5,63%	79	65,66%	6,18%	59	58,41%	5,81%	72	53,88%	5,09%	96
WW-Z	58,41%	10,76%	21	89,21%	8,01%	15	73,33%	7,58%	34	47,98%	8,83%	32
WM	14,24%	6,99%	25	39,44%	12,22%	16	66,32%	11,46%	17	58,41%	11,62%	18
WN	23,96%	30,18%	2	18,88%	13,04%	9	30,57%	15,36%	9	45,67%	14,38%	12
AM	23,30%	13,37%	10	100,00%	0,00%	2	8,71%	16,28%	3	11,36%	15,86%	4
HM	38,78%	9,05%	29	70,98%	6,69%	46	75,08%	6,24%	48	82,37%	6,18%	38
ZM	54,06%	9,25%	29	78,72%	7,88%	27	21,21%	6,09%	45	12,23%	6,55%	25
MB	17,29%	8,46%	20	14,06%	17,38%	4	38,93%	11,83%	17	62,00%	11,44%	18
NOORD	4,38%	6,82%	9	21,85%	6,53%	40	23,74%	7,90%	29	58,07%	10,07%	24
MIDDEN	53,10%	8,56%	34	54,00%	6,38%	61	40,18%	7,39%	44	53,47%	6,14%	66
ZUID	36,57%	8,38%	33	13,91%	5,34%	42	6,96%	4,43%	33	16,04%	7,49%	24
int	31,29%	4,76%	95	29,32%	3,69%	152	22,76%	3,89%	116	44,07%	4,39%	128
ext	43,66%	3,53%	197	67,42%	3,61%	169	53,95%	3,25%	235	52,11%	3,30%	229



Figuur 14. Percentage nestenoverleving met standaard fout (SE) op intensief en extensief boerenland in verschillende jaren.

3.4. Aantal jongen per nest

We konden per gebied een schatting maken van het aantal uitgekomen eieren per succesvol nest. Dit was nodig om het aantal jongen per broedpaar uit te rekenen. Er waren gemiddeld 3,7 (SE 0,027) kuikens per succesvol nest geboren. Dit aantal verschilde niet per jaar ($F_{3,489} = 0,23$, $p > 0,5$), per polder ($F_{10,482} = 0,91$, $p > 0,5$) of per polder per jaar ($F_{41,451} = 0,88$, $p > 0,5$).

3.5 Overleving grutto's

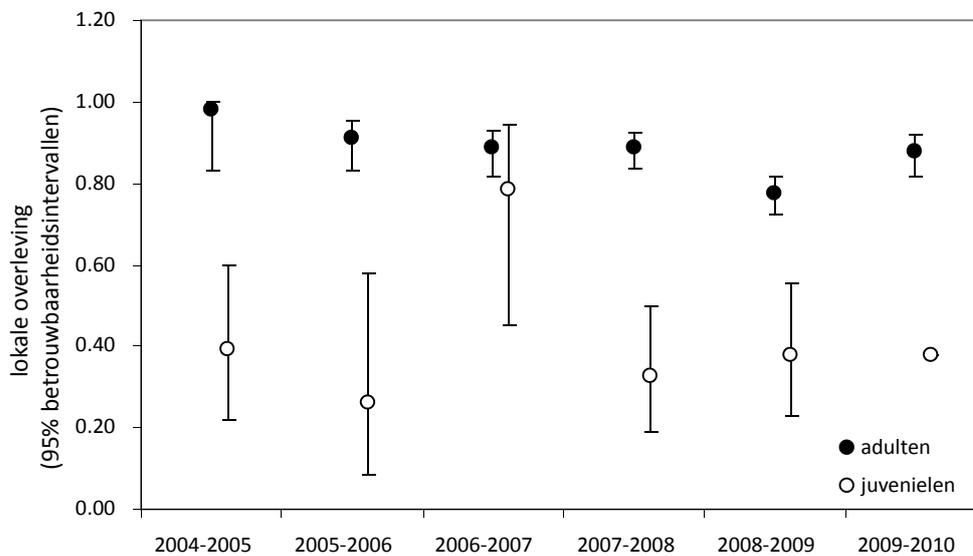
3.5.1 Overleving adulte en jonge grutto's

De overlevingsdata van juveniele (vanaf dag 10) en adulte grutto's voldoet aan de onderliggende aannames van de datastructuur (goodness-of-fit test: $\chi^2 = 43,13$, $df = 32$ en $p = 0,09$). We testen of de waarnemingskans en de overleving per leeftijdscategorie per jaar verschilt. Dit resulteerde in 32 verschillende modellen, waarvan de tien modellen met de laagste AICc waarde te zien zijn in Tabel 3. Er komen drie aannemelijke modellen tevoorschijn; dit zijn modellen waarvan de delta AICc lager is dan 2. De overeenkomstige factor van deze drie modellen is dat de overleving van adulte grutto's verschilde per jaar, en dat er geen jaarlijkse verschillen in waarnemingskans voor subadulten en adulten waren. In twee van de drie modellen verschilde de overleving van juveniele naar adulte grutto per jaar, en in één van de drie modellen was de waarnemingskans van de juveniele grutto's jaarafhankelijk. 'Modelaveraging' van de beste drie modellen is gebruikt om de meest betrouwbare waarnemings- en overlevingsparameters te krijgen.

Tabel 3. De beste tien modellen van de overlevingsanalyse van adulte en juveniele grutto's. De parameter ϕ is de overleving, p is waarnemingskans. a_2 betekent twee leeftijdsklassen (juveniel en adult), a_3 betekent drie leeftijdsklassen (juveniel, subadult, adult). Jaarafhankelijk wordt aangeduid met t , $.$ is constant over de jaren. Vetgedrukt zijn de meest aannemelijke modellen.

Model	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance
$\phi(a_2-t/t)p(a_3-t/./)$	2216,71	0,00	0,33	1,00	19	204,72
$\phi(a_2-./t)p(a_3-././)$	2217,19	0,48	0,26	0,79	10	223,55
$\phi(a_2-t/t)p(a_3-././)$	2217,34	0,63	0,24	0,73	15	213,53
$\phi(a_2-./t)p(a_3-t/./)$	2219,54	2,83	0,08	0,24	15	215,73
$\phi(a_2-t/t)p(a_3-t/t/./)$	2221,09	4,38	0,04	0,11	23	200,88
$\phi(a_2-t/t)p(a_3-./t/./)$	2223,97	7,26	0,01	0,03	19	211,98
$\phi(a_2-t/t)p(a_3-t./t/./)$	2224,13	7,42	0,01	0,02	24	201,86
$\phi(a_2-./t)p(a_3-./t/./)$	2224,14	7,42	0,01	0,02	14	222,37
$\phi(a_2-./t)p(a_3-././t/./)$	2225,25	8,54	0,00	0,01	15	221,44

De overleving (ϕ) van volwassen grutto's was hoog: gemiddeld overleefde 88% (± 6 SE) (9 van de 10) van de volwassen grutto's van het ene naar het volgende jaar. De overleving verschilt wel van jaar op jaar (zie Figuur 15). Na het eerste onderzoeksjaar 2004 overleven bijna alle volwassen grutto's, met een overlevingskans van 0,98. De overleving tussen 2008 en 2009 ligt met 0,77 daarentegen erg laag. Juveniele grutto's (zij die als groot kuiken, ouder dan 10 dagen, zijn geringd) overleefde gemiddeld met 43% het eerste jaar van hun leven. Opmerkelijk is de hogere overleving van de jonge grutto's geboren in 2006 (Figuur 15). Dit was ook een jaar waarin er door het natte voorjaar laat werd gemaaid en er relatief veel grote kuikens in het gebied werden gezien. De juvenielen hebben geen lagere overleving in het jaar '08-'09, het jaar waarin de adulte overleving een dip laat zien. De waarnemingskans (p) voor volwassen grutto's was 0,88, die van juvenielen was 0,28 en voor subadulten was 0,51.



Figuur 15. Jaarlijkse overleving met 95% betrouwbaarheidsintervallen van juveniele en adulte grutto's uit het beste model $\phi(a2-t/t)p(a3-t/./.)$. De juveniele overleving tussen 2009 en 2010 kon niet worden berekend, omdat de waarnemingskans van juveniele grutto's jaarafhankelijk was.

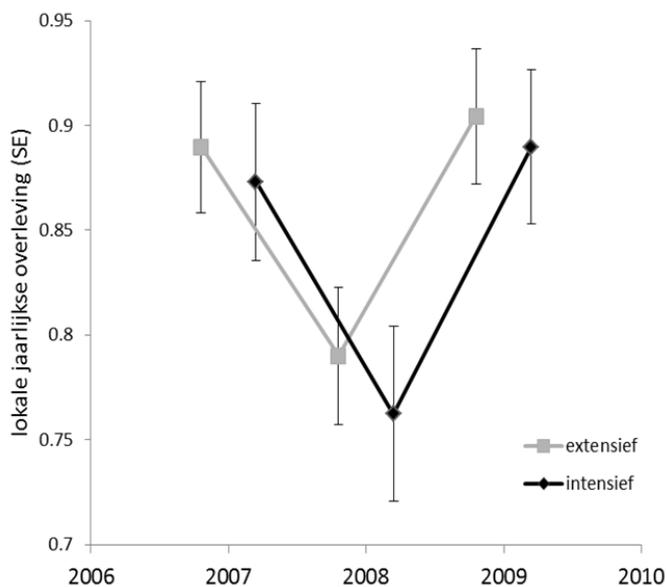
3.5.2 Overleving grutto's op intensief en extensief agrarisch land

In 2007 hebben we het onderzoeksgebied uitgebreid naar een gebied dat extensief en intensief beheerde weilanden bevat. Hierdoor is de vergelijking in adulte overleving van intensief en extensief beheerde weilanden gebaseerd op een beperktere dataset, van 2007-2010. De goodness-of-fit test van deze dataset is niet significant verschillend ($X^2 = 13,93$, $df = 8$ en $p = 0,08$) van de onderliggende assumpties. De overleving- en waarnemingskansen kunnen per jaar verschillen (t), per groep (g : intensief of extensief), per groep per jaar ($g*t$), er kan een additief effect van groep zijn, zodat kansen per jaar verschillen, maar in de ene groep altijd hoger ligt dan in de andere groep ($g+t$), maar het kan ook zijn dat de kans in de ene groep per jaar verschilt, terwijl dit in de andere groep constant over de jaren is (bijvoorbeeld: $\phi(\text{intensief}, \text{extensief}^*t)$ voor geen jaareffect op overleving voor grutto's die in het intensieve land broedden en wel een jaareffect voor grutto's die in het extensieve land broedden).

Het aantal modellen voor deze analyse is erg groot (40), in Tabel 4 staan de modelresultaten van de beste tien modellen. Er zijn vijf modellen die binnen de $2 \Delta AIC$ vallen en daardoor alle een zekere mate van waarschijnlijkheid hebben. Het beste model is het model waar de overleving jaarafhankelijk is en de waarnemingskansen constant over de jaren. De overige modellen hebben een groepseffect, op zowel de overleving of de waarnemingskansen. Omdat twee van deze modellen maar met 1 parameter verschillen van het beste model, moet er gekeken worden of de log-likelihood waarde verschilde van het model met de minste parameters (Burnham & Anderson 2002; Arnold 2010). Dit lijkt niet het geval, dus het groepseffect op de waarnemingskansen en het additive groepseffect op de overlevingskansen (het derde en vierde model) heeft ondanks de lage AICc waarde niet veel support. In Figuur 16 is dit nog eens duidelijk te zien: er is zo'n klein verschil in overleving tussen extensief en intensief te zien, terwijl er een grote standaard fout is, dat dit niet biologisch relevant lijkt. Dit betekent dat de overleving van grutto's die op intensief agrarisch land broedden waarschijnlijk niet verschilt van grutto's die op extensief agrarisch land broedden. De overlevingsgetallen verschillen niet van de overlevingsgetallen van de analyse waarin de jaren 2004-2010 zijn verwerkt.

Tabel 4. De beste tien modellen van de overlevings analyse van grutto's die op het intensieve land broeden en grutto's die op het extensieve land broeden. De parameter ϕ is de overleving, p is waarnemingskans. Jaarafhankelijk wordt aangeduid met t , $.$ is constant over de jaren, g staat voor groep (intensief en extensief). Vetgedrukt zijn de meest aannemelijke modellen.

Model	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance	-2log(L)
$\phi(t)p(.)$	796,48	0,00	0,18	1,00	4	40,70	788,42
$\phi(t)p(g)$	797,17	0,69	0,13	0,71	5	39,36	787,08
$\phi(g+t)p(t)$	797,76	1,28	0,10	0,53	7	35,87	783,58
$\phi(g+t)p(.)$	797,95	1,46	0,09	0,48	5	40,13	787,85
$\phi(t)p(int*t,ext.)$	798,12	1,64	0,08	0,44	7	36,23	783,94
$\phi(t)p(t)$	798,51	2,02	0,07	0,36	5	40,69	788,41
$\phi(t)p(g*t)$	798,70	2,22	0,06	0,33	8	34,75	782,47
$\phi(t)p(int.,ext*t)$	798,93	2,45	0,05	0,29	7	37,04	784,75
$\phi(g+t)p(g)$	799,06	2,58	0,05	0,28	6	39,21	786,93
$\phi(g+t)p(g*t)$	800,40	3,92	0,03	0,14	9	34,40	782,12



Figuur 16. Er is geen verschil in overleving tussen extensief en intensief agrarisch gebied, resultaten van het model: $\phi(g+t)p(t)$.

3.5.3 Overleving nestjongen

Van kuikens die in het nest geringd zijn met een codevlag kunnen we de terugzienskans van kuikens geboren op extensief agrarisch land vergelijken met kuikens geboren op intensief agrarisch land, zodat we het relatieve verschil in overleving tussen deze twee gebieden konden berekenen. Kuikens die in het nest zijn geringd en als groot kuiken zijn teruggevangen, waardoor ze een kleurringcombinatie hebben gekregen tellen niet mee, omdat een kleurringcombinatie een hogere kans heeft om terug te worden gezien. Dat kan een bias opleveren. Maar, dit kan ook een bias opleveren, omdat kuikens die tot minimaal 10 dagen hebben overleefd en dus een hogere overlevingskans hebben uit de steekproef worden gehaald omdat ze een kleurring combinatie kregen. Uit ervaring weten we dat op gemaaid intensief boerenland de kans om een kuiken terug te vangen hoger is.

Omdat er zo weinig kuikens worden teruggezien, zijn niet alleen de terugmeldingen uit het broedgebied gebruikt, maar ook de terugmeldingen van de migratieroute op weg naar het broedgebied. Bovendien worden zo ook de kuikens meegenomen die naar een ander broedgebied terugkeren dan ons onderzoeksgebied. Van de 442 kuikens geringd in het nest in 2008 zijn er 3% teruggezien, en ook 3% van de 439 kuikens geringd in 2009. Niet alle grutto's keren het jaar na geboorte terug naar het broedgebied, er blijven ook grutto's hangen in het overwinteringsgebied of op de trekroute onderweg.

In totaal zijn er ruim 10 keer zoveel in het extensieve agrarische land geboren kuikens teruggezien in de jaren na het ringen (χ^2 test: $\chi^2 = 9,63$, $p = 0,002$), zie Tabel 5. Van de kuikens die in 2008 zijn geringd kwam er 0% terug vanaf het intensieve land en 4,5% terug vanaf het extensief land. Dit verschil is significant (Fisher exact test: $p = 0,006$). Van de kuikens die in 2009 op het intensieve land geringd zijn kwam 0,8% terug, en van de kuikens die op het extensieve land geringd zijn kwam 4,1% terug (Fisher exact test: $p = 0,13$). Aangezien sommige kuikens pas na een paar jaar na ringen worden teruggezien kunnen deze resultaten nog veranderen als het ons lukt om steun te verwerven om het onderzoek voort te zetten.

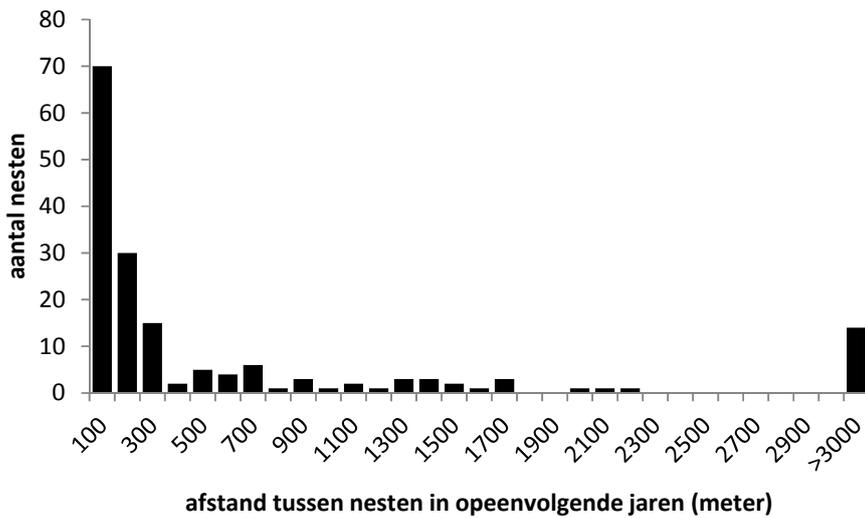
Tabel 5. Aantallen kuikens geringd in het nest en het aantal gezien in de opvolgende jaren.

		Geringd	terug	percentage
2008	intensief	156	0	0,0%
	extensief	286	13	4,5%
2009	intensief	120	1	0,8%
	extensief	319	13	4,1%
totaal	intensief	276	1	0,4%
	extensief	618	26	4,3%

3.6 Dispersie

3.6.1 Afstand tussen twee nesten

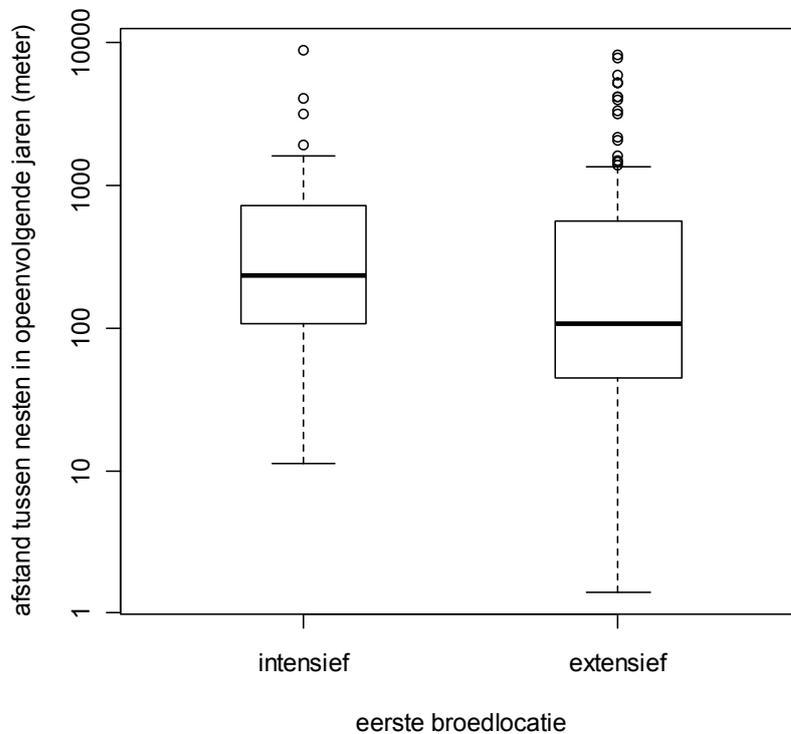
Door middel van directe observaties, video-opnames van het nest en terug vangsten weten we van 169 individuele paartjes de exacte nestlocatie van twee of meer jaren. Pseudoreplicatie is voorkomen door de verplaatsing te kiezen met zo min mogelijk jaren ertussen. In Figuur 17 is een histogram te zien van de afstand tussen nesten van paartjes in opeenvolgende jaren.



Figuur 17. Afstanden tussen nesten van paartjes in opeenvolgende jaren. Per paartje is maar één jaar meegenomen om pseudoreplicatie tegen te gaan.

Er zijn vier nesten die binnen de 5 meter van het nest in het voorgaande jaar zijn gelegd. Deze nesten zouden zelfs in hetzelfde nestkuiltje kunnen zijn gelegd, aangezien het GPS systeem op een heldere dag een nauwkeurigheid van 5 meter heeft. De grootste afstand was 8839 meter, dit betreft een paartje dat in 2009 in de polder Gaast-Ferwoude is gevangen en in 2010 broedde in polder de Oosterling (beide intensief).

Grutto's die op intensief beheerd land broedden, neigden ernaar om het jaar erop hun nest verder weg te hebben dan grutto's die op extensief agrarisch land broedden (t-test over de log van de afstand, gemiddelde is teruggerekend naar meters: afstand verplaatsing vanaf intensief land: 276 meter, afstand verplaatsing vanaf extensief land: 146 meter, $t = 1,92$, $df = 167$, $p = 0,056$), zie Figuur 18.



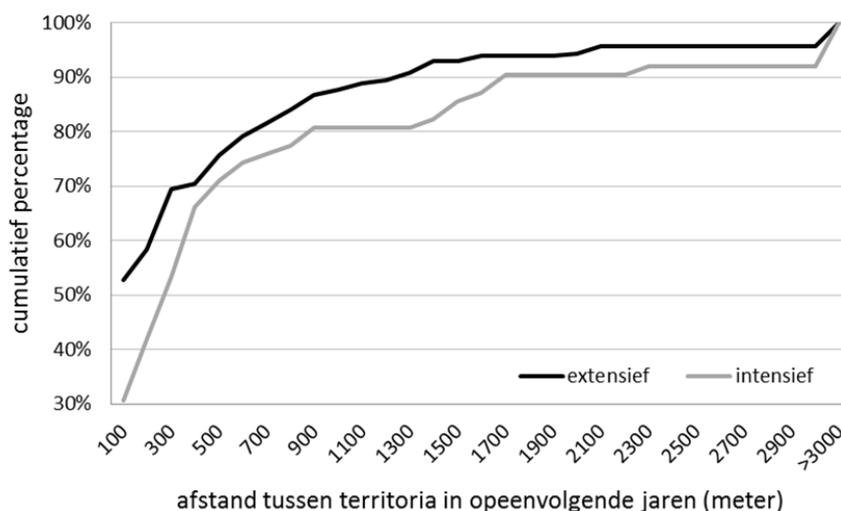
Figuur 18. Grutto's die broedden op intensief land neigden ernaar om hun nest in het opeenvolgende jaar gemiddeld iets verder te hebben dan grutto's die op het extensieve land broedden ($p=0,056$).

Van de gruttopaartjes die op intensief land broedden, had 77% het jaar erop weer een nest op intensief boerenland, terwijl gruttopaartjes die op extensief land broedden maar liefst 96% het jaar erop weer een nest op extensief boerenland had. Hieronder vallen paartjes die in dezelfde polder bleven en paartjes die verplaatsten naar andere polders. Als we alleen de paartjes meenemen die meer dan één kilometer van hun nest het voorgaande jaar broedden, waren 43% van de paartjes van het intensieve naar het extensieve boerenland verplaatst, terwijl maar 16% van het extensieve naar het intensieve boerenland waren verplaatst. Zie ook Tabel 6.

3.6.2 Afstand tussen territoria op perceelsniveau

We vinden niet elk jaar het nest van elk individu, maar aan de hand van gedragsobservaties weten we wel waar een paartje territoriaal is. Dit is op perceelsniveau nauwkeurig, waardoor we de afstand van verplaatsen van het middelpunt van perceel naar perceel meten. De afstand is minder nauwkeurig, maar de steekproef is groter, bovendien hebben we op deze manier voldoende informatie over de verplaatsing van jonge grutto's die als kuiken zijn geringd.

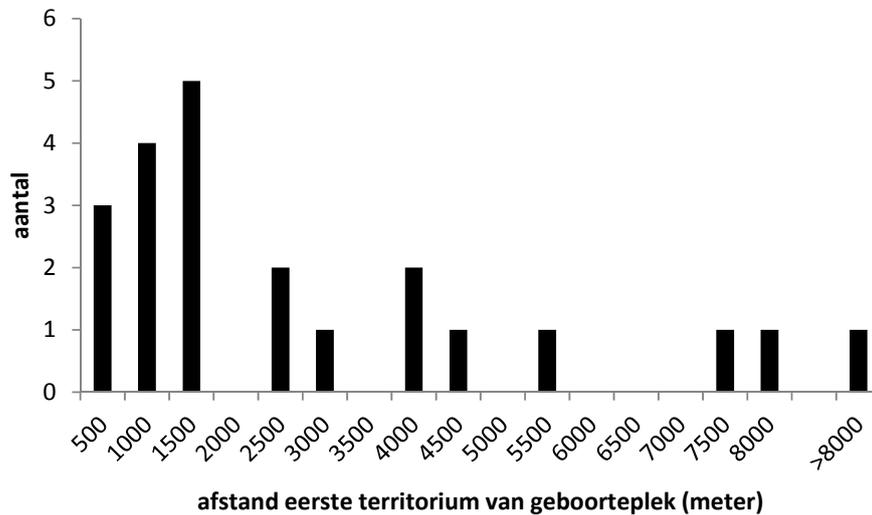
Gruttopaartjes die op intensief boerenland broedden verplaatsten gemiddeld over grotere afstand (646 meter, $SD \pm 990$, $N = 62$) dan gruttopaartjes die op extensief boerenland broedden (481 meter, $SD \pm 1125$, $N = 226$) (wilcox rank sum test: $W = 8475$, $p = 0,008$). Het verschil is ook te zien in Figuur 19.



Figuur 19. De afstand tussen territoria in opeenvolgende jaren in meters in cumulatief percentage. De grutto's die op extensief agrarisch land broedden bleven dichterbij dan grutto's die op intensief agrarisch land broedden.

In Figuur 20 is het histogram te zien van afstanden van de geboorteplek naar de locatie van het eerste territorium. Jonge grutto's broedden voor het eerst op grotere afstand van hun geboorteplaats (3079 meter, $SD \pm 4075$, $N = 22$) dan de afstand die volwassen grutto's tussen nesten hebben (516 meter, $SD \pm 1098$, $N = 288$) (Wilcox rank sum test: $W = 864.5$, $p < 0,001$). Eén jonge grutto broedde op het zelfde perceel als waar

het was gevangen (Workumerbuitenwaard), terwijl de verste genoteerde afstand binnen ons studiegebied van een grutto komt die in de Parregaastermeer is gaan broeden, zo'n 18 km van zijn geboorteplek in de Zuidermeerpolder.



Figuur 20. Afstanden vanaf geboorteplek naar eerste territorium van jonge grutto's, gebaseerd op territoriaal gedrag.

Van de grutto's die op intensief beheerd grasland broedden, verplaatsten 23% het jaar erop naar extensief boerenland. Dit is een hoger percentage dan de verplaatsters van het extensieve naar het intensieve boerenland (4%), Tabel 6. De percentages zijn hetzelfde voor grutto's waarvan we het nest hebben gevonden en voor grutto's die zich territoriaal gedroegen op een perceel. Als je alleen de gruttopaartjes meeneemt die in een van de jaren erop op 1 kilometer van hun vorige territorium zijn gezien, zijn er meer gruttopaartjes van intensief naar extensief verplaatst (50%) dan van extensief naar intensief (21%). Aangezien grutto's erg plaatstrouw zijn, zijn deze getallen gebaseerd op een lage steekproefgrootte.

Er zijn 20 juvenielen die zijn geringd op extensief land met territoriaal gedrag teruggezien, waarvan 85% weer op extensief land en 15% op intensief land. Van de twee grutto's die zijn teruggekeerd als broedvogel van het intensieve land, is er één op extensief en één op intensief land gaan broeden. Aangezien de steekproefgrootte nog

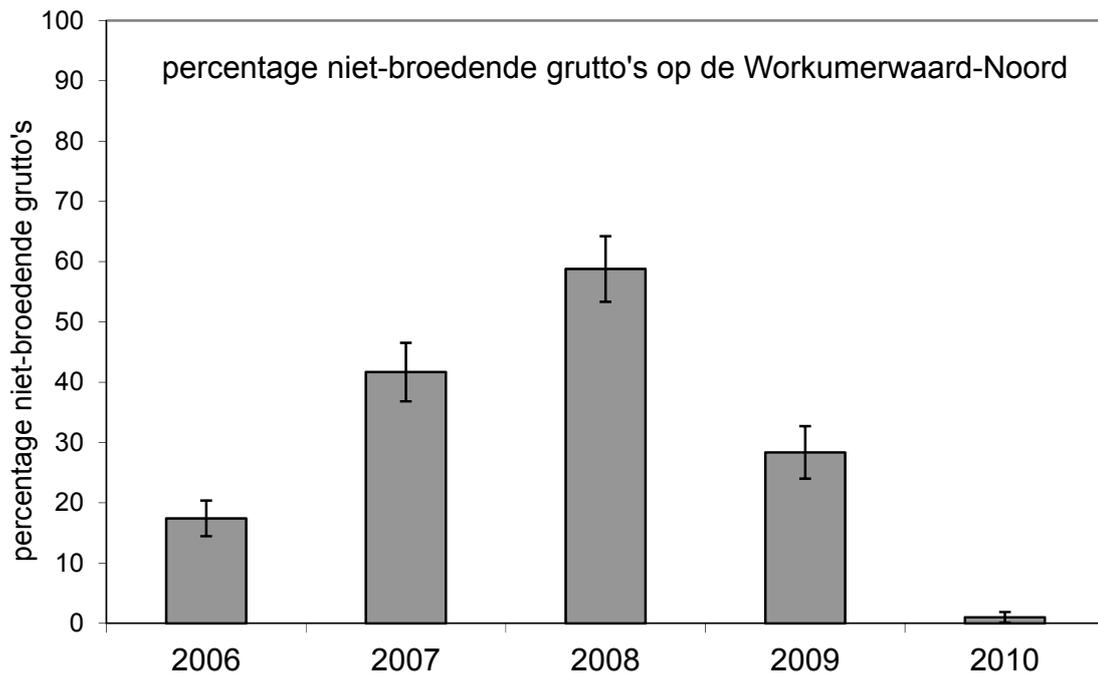
steeds erg klein is (we hebben nog meerdere jaren waarnemingen nodig), kunnen we hier nog geen conclusies aan verbinden.

Tabel 6. Aantallen en percentages grutto's die op intensief of extensief agrarisch land broedden en het jaar erop weer op intensief of op extensief agrarisch land broedden, voor alle grutto's en voor grutto's die minstens 1 kilometer van hun vorige nest of territorium zijn verplaatst. Jonge grutto's zijn grutto's waarvan we de geboorteplek weten en het perceel van hun eerste territorium.

	van intensief naar		van extensief naar	
	Intensief	extensief	extensief	Intensief
alle:				
nesten	27 (77%)	8 (23%)	129 (96%)	5 (4%)
territoria	48 (77%)	14 (23%)	218 (96%)	8 (4%)
verplaatsters:				
nesten	4 (57%)	3 (43%)	21 (84%)	4 (16%)
territoria	6 (50%)	6 (50%)	22 (79%)	6 (21%)
jonge grutto's	1 (50%)	1 (50%)	17 (85%)	3 (15%)

3.7 Niet-broedende grutto's op de Workumerwaard-Noord

Vanaf 2006 tot 2010 hebben we geprobeerd elk nest in de Workumerwaard-Noord te volgen en te achterhalen of er gekleuringde grutto's op het nest hebben gebroed. Hierdoor konden we een percentage uitrekenen van de grutto's die niet tot broeden zijn gekomen. In 2008 hebben ongeveer 60% van de grutto's op de Workumerwaard-Noord niet gebroed, in 2010 broedden vrijwel alle grutto's (Figuur 27). Dit is ook terug te zien in het aantal nesten dat is gevonden: in 2008 waren dit er 68 terwijl in 2010 er 110 nesten zijn gevonden. In de andere polders konden we niet elk nest volgen, waardoor het daar niet mogelijk is om te meten wat het percentage niet-broedende gruttopen waren.



Figuur 21. Percentage niet-broedende grutto's op de Workumerwaard-Noord.

3.8.1 Bron- of putpopulatie?

Met de demografische parameters die we per gebied hebben bepaald, kunnen we uitrekenen of een gebied een bron- of putpopulatie onderbrengt. We hebben goede schattingen voor het nestsucces, het aantal kuikens per succesvol nest, de adulten overleving, de overleving van bijna vliegvlugge kuikens tot rekrutering en de verplaatsingen. De parameters waar we geen goede schattingen voor hebben, is het percentage vogels dat na het mislukken van hun eerste legsel een tweede legsel heeft, en de overleving van pasgeboren kuikens tot (bijna) vliegvlugge kuikens. Van de Workumerwaard-Noord weten we het percentage wat niet tot broeden komt, maar van de overige gebieden weten we dit niet. Voor de berekening gebruiken we de gemiddelde kans van 50% dat een paartje een tweede legsel begint, voor de overleving van adulten en juveniele grutto's van 2010 tot 2011 (die we dus nog niet hebben gemeten) nemen we de gemiddelde overlevingskans gebaseerd op de vorige jaren. Voor de overleving van

pasgeboren kuikens tot bijna vliegvlug gebruiken we de gemiddelde kuikenoverleving 26% gebaseerd op de studie van Schekkerman en Müskens (2000), die zij hebben bepaald met gezenderde grutto's (dit percentage varieerde van 9%-39%). Gezien het lage percentage codevlaggen die we terugzien, is het bijvoorbeeld mogelijk dat de 26% overleving niet meer gehaald wordt, waardoor alle populaties niet voldoende produceren om sterfte te compenseren (allemaal putten!). Aangezien deze kuikenoverleving een forse aanname is, hebben we ook gekeken naar wat de kuikenoverleving zou moeten zijn, wil de reproductie de sterfte compenseren (dus $C^r = 1$). Ook nemen we hier aan dat alle volwassen grutto's ieder jaar broeden, wat geenszins het geval hoeft te zijn, met grote gevolgen voor de schatting van de jaarlijkse productie. Hieruit moge duidelijk zijn dat de absolute waarden of iets een bron of put is met de nodige voorzichtigheid moet worden bekeken.

Tabel 7 laat de berekening zien of een regio een bron of een putpopulatie bevat voor de verschillende onderzoeksjaren. In deze eerste berekening houden we geen rekening met een leeftijdsstructuur en geen rekening met het aantal paartjes wat niet tot broeden is gekomen. Toch levert deze berekening een duidelijk beeld op waar de bron en putgebieden zouden kunnen voorkomen.

Tabel 7. Berekening van bron en putpopulaties per gebied en per jaar, en hoe groot de kuikenoverleving moet zijn voor een stabiele populatie ($C^r = 1$).

regio	jaar	uitkomst succes	kuikens / broedpaar*	adulte overleving	kuiken overleving	juvenile overleving	bron / put	<i>bij stabiele populatie</i> kuiken overleving
Workumerwaard-N	2007	0,50	1,16	0,90	0,26	0,36	1,01	0,24
	2008	0,66	1,43	0,78	0,26	0,41	0,94	0,37
	2009	0,58	1,30	0,89	0,26	0,44	1,03	0,20
	2010	0,54	1,23	0,88	0,26	0,43	1,02	0,23
Workumerwaard-Z	2007	0,58	1,30	0,90	0,26	0,36	1,02	0,22
	2008	0,89	1,74	0,78	0,26	0,41	0,97	0,30
	2009	0,73	1,53	0,89	0,26	0,44	1,06	0,17
	2010	0,48	1,12	0,88	0,26	0,43	1,01	0,25
Haanmeer	2007	0,39	0,94	0,90	0,26	0,36	0,99	0,30
	2008	0,71	1,50	0,78	0,26	0,41	0,94	0,35
	2009	0,75	1,56	0,89	0,26	0,44	1,06	0,17
	2010	0,82	1,65	0,88	0,26	0,43	1,06	0,17
Workumermeer	2007	0,14	0,37	0,90	0,26	0,36	0,93	0,76
	2008	0,39	0,94	0,78	0,26	0,41	0,88	0,56
	2009	0,66	1,43	0,89	0,26	0,44	1,05	0,18
	2010	0,58	1,30	0,88	0,26	0,43	1,03	0,21
Zuidermeer	2007	0,54	1,23	0,90	0,26	0,36	1,01	0,23
	2008	0,79	1,61	0,78	0,26	0,41	0,96	0,33
	2009	0,21	0,54	0,89	0,26	0,44	0,95	0,48
	2010	0,12	0,32	0,88	0,26	0,43	0,92	0,87
intensief-noord	2007	te lage steekproefgrootte						
	2008	0,22	0,57	0,78	0,26	0,41	0,84	0,93
	2009	0,24	0,61	0,89	0,26	0,44	0,96	0,43
	2010	0,58	1,30	0,88	0,26	0,43	1,03	0,21
intensief-midden	2007	0,53	1,21	0,90	0,26	0,36	1,01	0,23
	2008	0,53	1,21	0,78	0,26	0,41	0,91	0,43
	2009	0,40	0,96	0,89	0,26	0,44	0,99	0,27
	2010	0,53	1,21	0,88	0,26	0,43	1,02	0,23
intensief-zuid	2007	0,37	0,90	0,90	0,26	0,36	0,98	0,31
	2008	0,14	0,37	0,78	0,26	0,41	0,82	1,42
	2009	0,07	0,19	0,89	0,26	0,44	0,91	1,38
	2010	0,16	0,42	0,88	0,26	0,43	0,93	0,66

* bij 3,7 kuikens per succesvol nest en een kans op een tweede legsel bij een onsuccesvol nest van 0,5

Met de aannames voor de parameters die we niet kennen, was het hele gebied over alle jaren heen een putpopulatie (gemiddeld $C^r = 0,98$). Door de lage adulten overleving in 2008, was het hele gebied dat jaar een put. De Workumerwaard-Noord had een gemiddelde C^r van 1,00, en de Haanmeer en de Workumerwaard-Zuid beide van 1,01. Zonder het slechte jaar 2008 hadden ze beide een C^r van 1,04 of 1,03, dat wil

zeggen dat ze dan een bijdrage van 3 of 4% groei aan de metapopulatie zouden bijdragen. De overige gebieden waren allemaal gemiddeld een putpopulatie.

De laatste kolom van Tabel 7 laat zien hoe hoog de kuikenoverleving, de parameter waar we geen goede schatting van konden maken, moet zijn wil de populatie stabiel zijn, oftewel een C^r van 1 hebben. Een kuikenoverleving van meer dan 1 is onmogelijk, dus in het zuidelijke intensief agrarische gebied in 2008 en 2009 konden überhaupt niet voldoende kuikens worden geproduceerd. In 2009 hoefden in de Workumerwaard-Zuid, Haanmeer en Workumermeer minder dan 20% van de kuikens tot het vliegvlugge stadium te overleven om tot een stabiele populatie te zorgen. In het intensieve gebied moesten gemiddeld 59% van de kuikens overleven naar vliegvlug, en in het extensieve gebied 33% van de kuikens.

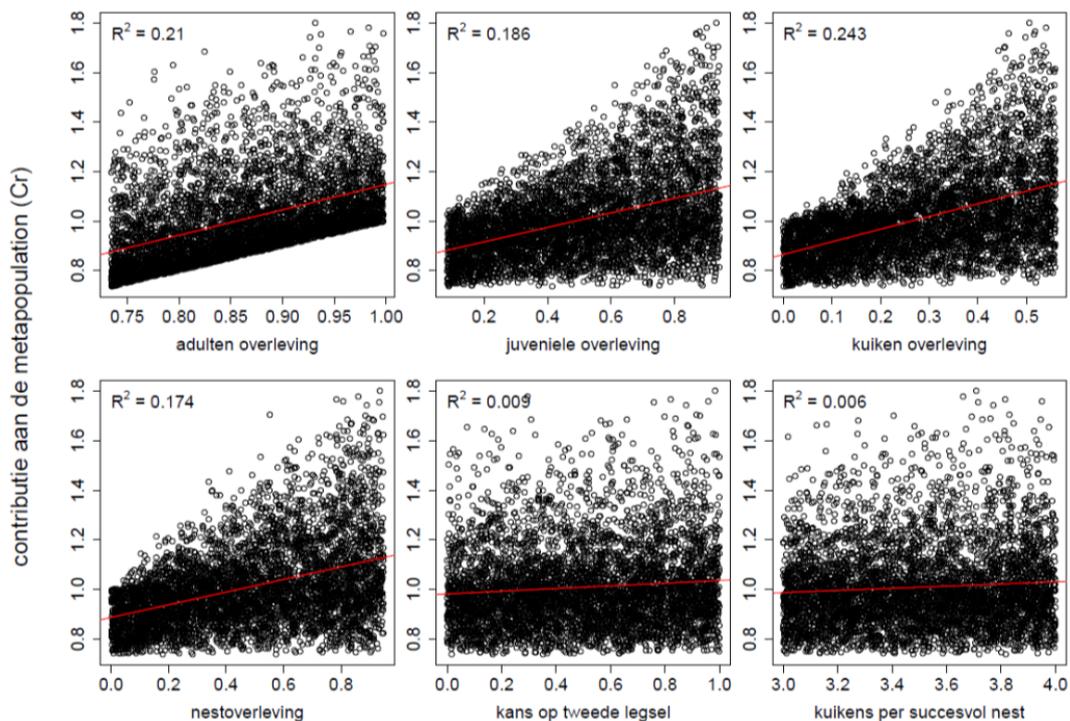
Van de Workumerwaard-Noord weten we wel het percentage paartjes wat niet tot broeden is gekomen. Als we hier in de berekening rekening mee houden, betekent de Workumerwaard-Noord elk jaar een putpopulatie bevat: C^r voor 2007 = 0,96, 2008 = 0,85, 2009 = 0,99, 2010 = 1,01.

3.8.2 Belang van demografische waardes voor de C^r : Life Stage Simulatie Analyse

Om te onderzoeken welke demografische parameter het meeste effect heeft op de metapopulatie contributie (C^r) hebben we een life stage simulatie analyse gedaan. Er zijn 5000 random waardes getrokken binnen een opgegeven minimum en maximum waarde, die bepaald zijn op basis van deze studie of op basis van waardes in de literatuur (zie Tabel 8).

Tabel 8. Minimum en maximum waarden die zijn gebruikt in de Life Stage Simulatie Analyse.

parameter	min	max	
overleving adulten	0,73	1,00	laagste 95% betrouwbaarheidsinterval, hoogste 95% betrouwbaarheidsinterval, onze studie
overleving juvenielen	0,08	0,94	laagste 95% betrouwbaarheidsinterval, hoogste 95% betrouwbaarheidsinterval, onze studie
overleving kuikens	0,00	0,56	ondergrens: observaties, bovengrens hoogste 95% betrouwbaarheidsinterval Schekkerman & Müskens
nestsucces	0,00	0,95	laagste 95% betrouwbaarheidsinterval, hoogste 95% betrouwbaarheidsinterval, onze studie
tweede legsel	0,00	1,00	alle mogelijke waarden, erg moeilijke maat om te schatten
kuikens per nest	3,0	4,0	gemiddeld 3.7 in onze studie, 3.3 in Schekkerman & Müskens



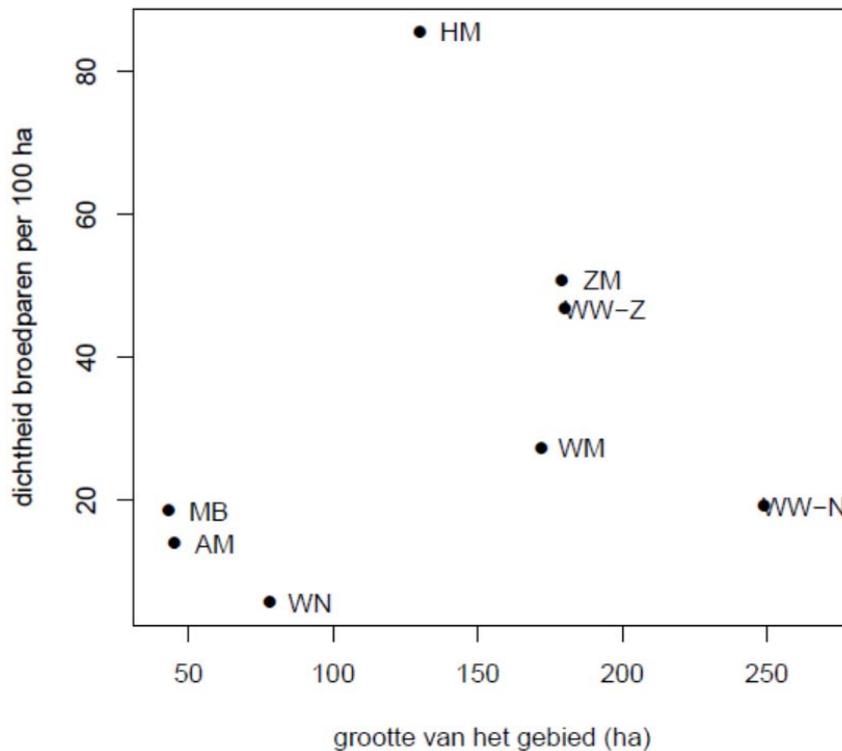
Figuur 22. Resultaten van de Life Stage Simulatie Analyse per demografische variabele.

Figuur 22 laat de resultaten van de life stage simulatie analyse zien. De life stage simulatie analyse laat zien welke demografische parameter de meeste variatie verklaard in C^r . Hoe hoger de R^2 , des te meer variatie er wordt verklaard. De kuikenoverleving naar vliegvlug ($R^2 = 0,243$) en de adulte overleving ($R^2 = 0,210$) verklaren de meeste variatie. Daarna de juveniele overleving ($R^2 = 0,186$) en de nestoverleving ($R^2 = 0,174$). De kans op een tweede legsel ($R^2 = 0,009$) en het aantal kuikens per succesvol nest ($R^2 = 0,006$) verklaren (bijna) geen variatie.

3.9 Het effect van grootte en de dichtheid aan grutto's op populatie dynamica

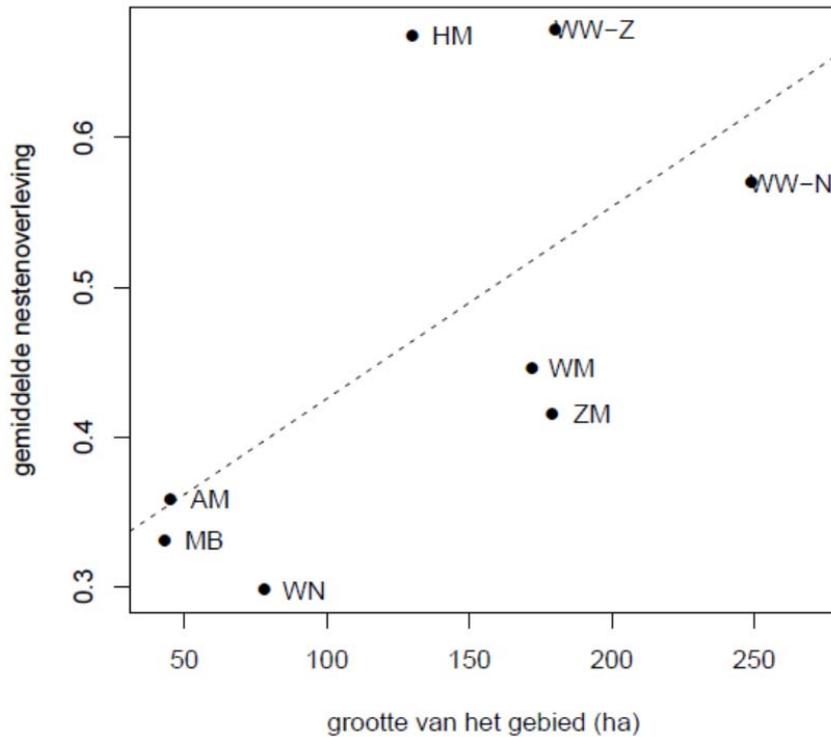
We hebben de aaneengesloten grootte van het gebied en de dichtheid aan grutto's gerelateerd met de gemiddelde C^r en de gemiddelde nestoverleving. Aangezien we voor de Aaltjemeer, de Monnikenburepolder en het Workumernieuwland te weinig gegevens over de nestoverleving hebben om per jaar een C^r uit te rekenen, hebben we de C^r voor elke polder uitgerekend aan de hand van de nestoverleving van alle gevonden nesten in dat gebied over alle jaren, de gemiddelde adulte overleving (0,88) en de gemiddelde juveniele overleving (0,43) voor 2007-2010. De gemiddelde C^r is hierdoor hoger, omdat het geen rekening met jaareffecten houdt: er zijn verschillende steekproefgroottes per jaar. We hebben alleen het oppervlakte van het extensief agrarische land per polder gebruikt. Het buitendijkse (voormalige) kwelderland in het Workumernieuwland (Stoenckherne), is niet meegenomen voor deze analyses, aangezien dit habitat erg verschilt van het overige extensief agrarisch beheerde grasland.

De grootte van het extensieve gebied is niet gecorreleerd op de dichtheid aan broedparen ($R^2 = 0,085$, $F_{1,6}=0,559$, $p = 0,48$), **Error! Not a valid bookmark self-reference..** Daarentegen is wel duidelijk te zien dat de kleine gebieden zoals de Monnikenburepolder, de Aaltjemeer en het Workumernieuwland lage dichtheden grutto's hebben.



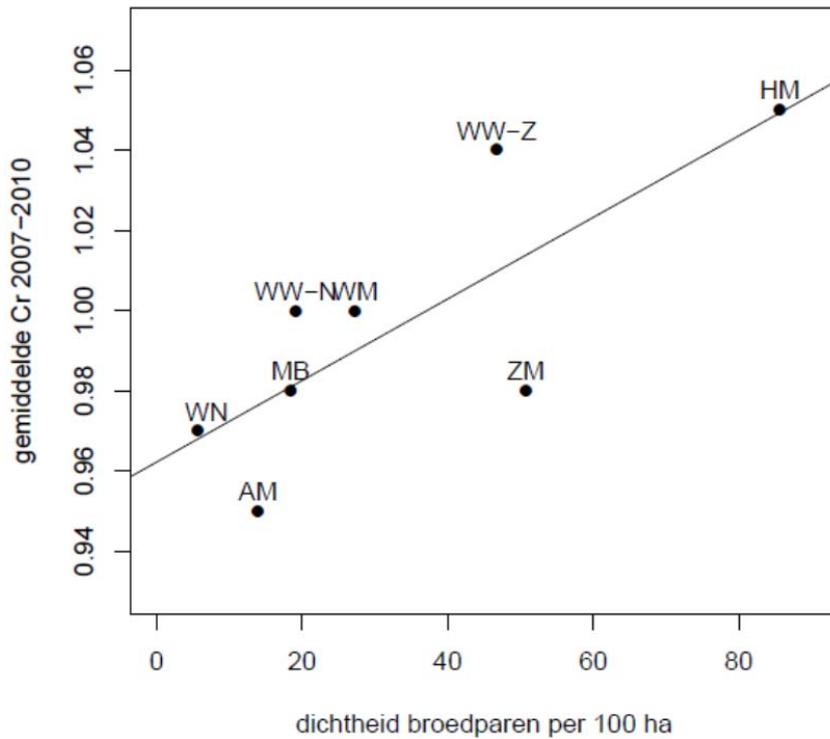
Figuur 23. Er is geen relatie tussen de aaneengesloten grootte van het gebied en de dichtheid aan broedparen. MB=Monnikeburenpolder, AM=Aaltjemeer, WN=Workumernieuwland, HM=Haanmeer, ZM=Zuidermeer, WW-Z=Workumerwaard-Zuid, WM=Workumermeer, WW-N=Workumerwaard-Noord.

De grootte van het gebied heeft geen effect op de gemiddelde C^f over de jaren ($R^2 = 0,24$, $F_{1,6} = 1,92$, $p = 0,22$), maar er is een positieve trend te zien voor grootte van het gebied en gemiddelde nestoverleving ($R^2 = 0,40$, $F_{1,6} = 4,06$, $p = 0,09$), zie Figuur 24.



Figuur 24. De grootte van het gebied en de gemiddelde nestoverleving over de jaren 2007-2010. MB=Monnikeburenpolder, AM=Aaltjemeer, WN=Workumernieuwland, HM=Haanmeer, ZM=Zuidermeer, WW-Z=Workumerwaard-Zuid, WM=Workumermeer, WW-N=Workumerwaard-Noord.

De dichtheid aan broedparen is gecorreleerd met de C^r (zie Figuur 25). ($R^2 = 0,61$, $F_{1,6} = 9,36$, $p = 0,02$) en met de gemiddelde nestoverleving ($R^2 = 0,53$, $F_{1,6} = 6,69$, $p = 0,04$).



Figuur 25. Gemiddelde C^f is gecorreleerd met de dichtheid aan gruttobroedparen. MB=Monnikburenpolder, AM=Aaltjemeer, WN=Workumernieuwland, HM=Haanmeer, ZM=Zuidermeer, WW-Z=Workumerwaard-Zuid, WM=Workumermeer, WW-N=Workumerwaard-Noord.

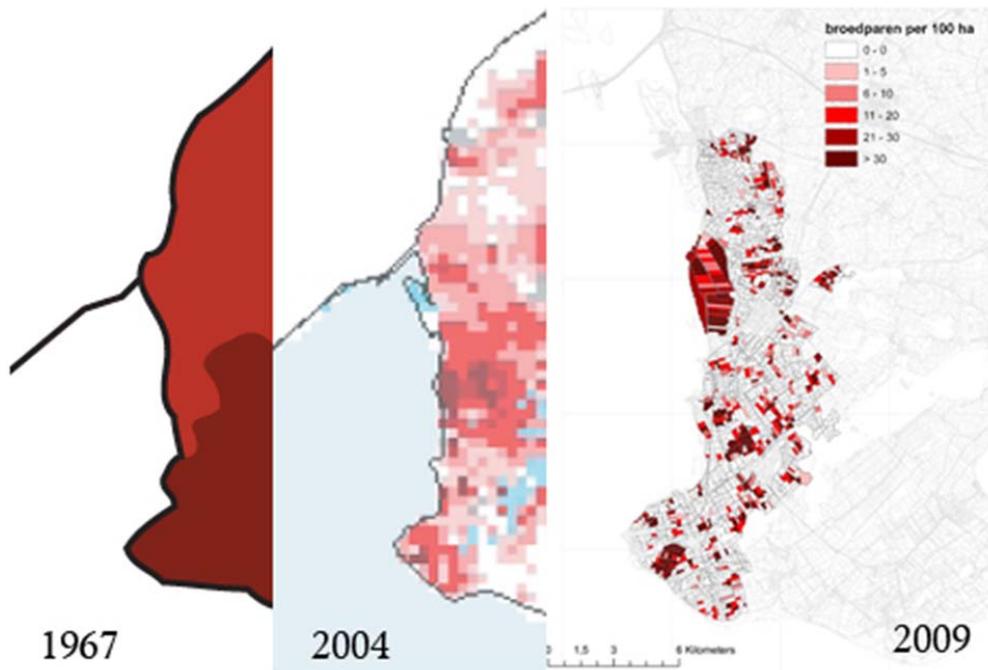
4. Discussie

In dit rapport brengen we de gegevens samen van de eerste uitgebreide ruimtelijk-expliciete demografische studie van grutto's in Nederland. Deze studie werd van 2007 tot 2010 uitgevoerd in het zuidwesten van de provincie Fryslân, waarbij we konden profiteren van het voorwerk dat met name door eerdere promovendi van de Rijksuniversiteit Groningen in de Workumerwaard sinds 2004 werd uitgevoerd. We hebben geprobeerd om de 'vital rates' van grutto's te relateren aan de kenmerken van het broedgebied door dit broedgebied in detail te karakteriseren. We hebben van elk perceel de habitatkenmerken gekarteerd, waardoor we het broedhabitat konden indelen in 'extensief' en 'intensief' agrarisch land. Een hoge kruidenrijkdom is een goede indicator voor extensief gebruikt boerenland, aangezien het gerelateerd is met redelijk lage mestuitgifte en een lage maai-frequentie en late maaidatum, en vaak is de grondwaterstand redelijk hoog. In intensief agrarisch land wordt de grondwaterstand bewust laag gehouden, aangezien het gras dan harder groeit en de maai- en mestmachines eerder het land op kunnen, zodat er eerder kan worden gemaaid. In het extensief gebruikte boerenland wordt er in erg droge voorjaren vaak extra water de polder in gepompt om de grondwaterstand hoog te houden. De extensief gebruikte gebieden worden in de meeste gevallen speciaal voor weidevogels beheerd door natuurbeschermingsorganisaties (It Fryske Gea en Staatsbosbeheer). Er zijn echter ook percelen die extensief worden beheerd door particulieren.

Extensief beheer betekent niet dat er niks aan het land wordt gedaan, er wordt nog steeds bemest en gemaaid, maar minder intensief en niet tijdens de broedperiode van de grutto's. Zulk land lijkt in vele opzichten op het oorspronkelijke boerenland van het midden van de vorige eeuw, een tijd dat weidevogels zoals grutto's hun hoogtijdagen beleefden. In de extensief gebruikte weilanden staat (in principe) weidevogelbescherming op de eerste plaats en de agrarische productie op de tweede, terwijl op het intensief gebruikte (agro-industriële) land de agrarische productie op de eerste plaats staat. Op land waarop weidevogels broedden werd vaak wel aan een vorm van weidevogelbeheer gedaan, in de meeste gevallen legselbescherming en het laten staan van stroken gras voor

kuikens. Deze percelen vallen toch onder intensief agrarisch beheer, aangezien de primaire doelstelling de grasproductie was.

In ons onderzoeksgebied broedden naar schatting 860 broedparen grutto's. De dichtheid broedparen was met 31 paar per 100 ha in het extensieve gebied ruim 6 keer zo hoog als in het intensieve agrarische gebied (5 paar per 100 ha). Dat betekent dat in ons studiegebied 40% van de grutto's op intensief agrarisch land broedde. Opvallend is dat grutto's die in het intensief agrarische gebied broedden, vaak geclusterd zaten. Aangezien het landschap over de laatste 40 jaar geleidelijk is veranderd van extensief kruidenrijk land naar intensief kruidenarm land, kan het zijn dat deze gebieden tot voor kort nog extensief waren, en dat de grutto's die daar broedden relictten zijn uit deze tijd. De dichtheidskaart van Mulder (1972) uit 1967 suggereert dat er in die tijd een aaneengesloten populatie grutto's broedde (Figuur 26), terwijl de gruttokaart uit 2004 (Teunissen et al. 2005) al een iets meer geclusterd beeld laat zien. Daarentegen laat de dichtheidskaart uit 2009 zien dat tegenwoordig de broedparen geclusterd zitten (Figuur 26). Dit kan komen omdat deze kaarten op een lagere resolutie zijn gemaakt, maar het is ook erg aannemelijk dat grutto's door de intensivering van de landbouw steeds meer geclusterd raken in de extensieve polders.



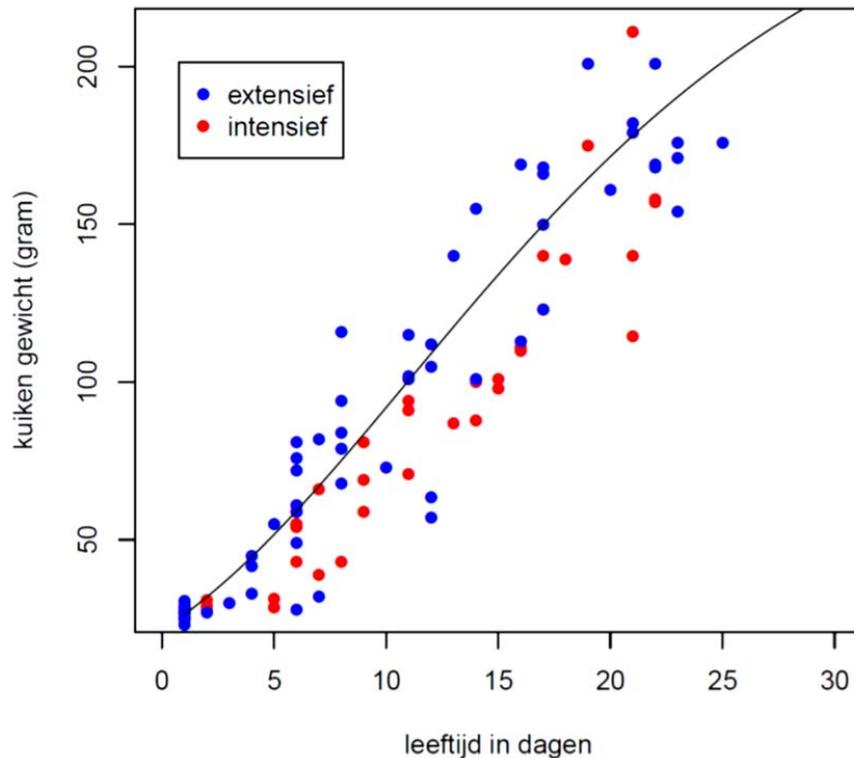
Figuur 26. Aantal gruttobroedparen per 100 ha in Zuidwest Friesland in 1967 (Mulder 1972), 2004 (Teunissen et al. 2005) en 2009.

De nestoverleving was in de extensieve polders hoger dan in de intensieve polders. De laagste nestoverleving in het intensieve gebied was in 2007, 2008 en 2009. Dit waren ook jaren met een warm voorjaar (http://www.knmi.nl/klimatologie/maand_en_seizoenoverzichten), waardoor er vroeg werd gemaaid. In 2009 en 2010 hebben we bijgehouden wanneer er in het onderzoeksgebied werd gemaaid. In 2009 was op 7 mei al de helft van de percelen gemaaid, terwijl in 2010 dit pas op 25 mei was. Het is niet zeker of maaien een direct effect op de nestoverleving had, maar warmere voorjaren leken minder effect te hebben op de overleving van nesten in het extensieve gebied.

Hoewel de nestoverleving over het algemeen hoger was op de extensieve percelen dan op de intensieve percelen, was de overleving in sommige extensieve polders erg laag. Bijvoorbeeld in de Zuidermeerpolder waar in 2010 maar 12% van de nesten uit kwam. In 2008 kwamen hier nog 70% van alle nesten uit. Ook in 2002, 2003 en 2004 was in de Zuidermeerpolder grote variatie gemeten in het aantal uitgekomen nesten (Teunissen et al. 2005): in 2002 kwam 66% uit, in 2003 maar 2% en 2004 kwam 13% van de nesten uit. In de studie van Teunissen (2005) werd met een logger vastgelegd dat het

voornamelijk om nachtelijke predatie ging, dus voornamelijk door vossen, katten, egels en/of kleine marterachtigen. In de jaren waarin de nestoverleving hoger was, waren er minder predatoren actief of was er een hoger aanbod aan alternatieve prooien, zoals muizen. De Workumermeer en de Haanmeer hebben in de vier jaar van het onderzoek een hogere nestoverleving gekregen, en de nestoverleving in de Workumerwaard-Noord bleef vrijwel stabiel.

Naast een hogere nestoverleving kwamen er ook 10 keer meer grutto's terug die als kuiken in nesten op het extensieve land zijn geboren. De grootste sterfte vindt plaats tijdens de jonge kuikenfase (Schekkerman & Boele 2009). Kuikens die opgroeien op een gemaaid perceel hebben een drie keer zo hoog risico om gepakt te worden door een predator (Schekkerman & Boele 2009, en dit blijkt ook uit eigen ervaring: wij vangen zelf ook meer grote kuikens op gemaaid gras). Naast een hogere pakkans door predatoren, hadden opgroeiende kuikens op intensief agrarisch land ook een lager gewicht dan kuikens die opgroeiden op extensief land (zie Figuur 27). Gruttokuikens hadden dus op intensief agrarisch land een lagere voedselopname of een hogere energie uitgave. Het is aannemelijk dat beide het geval is. Schekkerman en Beintema (2007) toonden aan dat het aanbod van (grote) insecten op pas gemaaid grasland lager is dan in ongemaaid weidevogelreservaat, en dat gruttogezinnen die actief op zoek gaan naar percelen met langer gras, dus grotere afstanden afleggen. Ongemaaide intensieve percelen lijken een hoger aantal, maar kleinere insecten te tellen (Kleijn et al. 2010), die voor gruttokuikens waarschijnlijk te klein zijn om efficiënt op te kunnen foerageren. Bovendien wordt de relatieve dichtheid insecten kleiner als het gras hoger wordt, waardoor kuikens harder moeten werken om genoeg voedsel binnen te krijgen (Kleijn et al. 2010). Deze lagere conditie heeft weer een negatief effect op de overlevingskans (Schekkerman & Boele 2009). Het is dus mogelijk dat veel jongen op intensief agrarisch land al waren gepredeerd of verhongerd voordat we ze konden vangen en meten, waardoor we de kuikengewichten op intensief land zelfs overschatten!



Figuur 27. Kuikengewichten van opgroeiende kuikens geboren in extensief en intensief agrarisch land. Alle kuikens zijn terugvangsten van kuikens die zijn geringd in het nest, zodat we de leeftijd weten. De curve is de Gompertz curve die Beintema en Visser (1989) hebben uitgerekend aan de hand van kuikens gevangen tussen 1976 en 1985. De kuikens geringd op het intensieve land wijken significant af in gewicht van de curve ($p < 0,001$), terwijl kuikens geringd op het extensieve land niet afwijken van deze curve ($p > 0,5$).

Vanaf 2004 hebben we gruttokuikens ouder dan tien dagen een kleurring combinatie kunnen geven, waardoor we de jaarlijkse overleving konden uitrekenen. Deze grote kuikens hebben gemiddeld een kans van 43% om te overleven naar volwassen grutto. Tussen 2006 en 2007 was dit percentage hoger, toen overleefde er maar liefst 65%. 2006 was een jaar waarin er door het natte weer laat werd gemaaid. De overlevingskans van kuikens met kleurringen is veel hoger dan het percentage nestkuikens dat terug is gezien, omdat de hoogste kuikensterfte in de eerste tien dagen plaatsvindt (Schekkerman & Boele 2009). Het percentage nestkuikens wat terug is gezien

is niet hetzelfde als overleving, omdat er in een robuuste overlevingsanalyse rekening wordt gehouden met het percentage kuikens dat wel in leven is, maar dat niet is waargenomen. Ook nog niet alle als kuiken geringde grutto's zijn al terug te verwachten; sommige komen pas na 6 jaar weer voor het eerst in het broedgebied (Kentie et al. 2009). De eerste observaties tijdens het veldseizoen van 2011 suggereren dat het percentage teruggemelde grutto's met een codevlag dit jaar weer veel hoger is. Ook zijn er enkele grutto's op een nest terug gevangen die een codevlag droegen, wat het in de nabije toekomst mogelijk gaat maken (mochten we er in slagen om dit onderzoek in de lucht te houden!) om een goede overlevingsschatting te maken van de periode van uitkomen totdat de vogel rekruteert als broedvogel.

Volwassen grutto's hadden een gemiddelde jaarlijkse lokale overleving van 88%. Dit getal valt binnen de waardes van eerder uitgerekende lokale overleving van grutto's in Nederland (zie Roodbergen et al. 2008). Tussen 2008 en 2009 is een flinke dip te zien in overleving van de volwassen grutto's, toen maar 77% van de grutto's overleefde naar het volgende jaar. Waar en waarom er meer grutto's doodgingen dat jaar is onduidelijk. Er is geen verschil in overleving van grutto's op intensief en extensief agrarisch land en het beheer lijkt dus niet de oorzaak. Op het intensief agrarische land werden geregeld dode grutto's aangetroffen in eilandjes lang gras rondom een nest in een gemaaid perceel. Het nest was dan gepredeerd en de grutto lag er doodgebeten naast. Onze verwachting was dan ook dat de overleving in intensief agrarisch gebied lager zou zijn dan in extensief agrarisch gebied. Deze dip is niet te zien bij de juveniele overleving. Aangezien juveniele grutto's vaak later teruggaan naar hun overwinteringsgebieden, was er misschien tijdens de migratie van de adulten naar het zuiden een hogere sterftekans door slecht weer of weinig voedsel. Om hier een beter inzicht in te krijgen is het van belang om de seizoensgebonden overleving vast te stellen door middel van kleurringwaarnemingen in het wintergebied en in de opvetgebieden tijdens de trek.

Bijna alle grutto's broedden in hetzelfde territorium als de jaren ervoor. Sommige grutto's hadden hun nest zelfs binnen de vijf meter van de nestplaats van het jaar ervoor, wat binnen de foutenmarge is die wij konden meten. De langst gevonden dispersieafstand van een paartje grutto's waarvan we de exacte nestlocaties weten is 8,8 km. De maximale afstand die te vinden is, hangt af van de grootte van het studiegebied. Van grutto's die

buiten het studiegebied zijn gaan broeden hebben we geen informatie. Ons studiegebied is ongeveer 20 km lang en 6 km breed. Het grenst aan de west en zuidzijde aan het IJsselmeer, waardoor we alleen maar grutto's kunnen 'verliezen' aan de noord en oostzijde. Eerdere studies hadden een maximale dispersieafstand van 4,7 km (Groen 1993), of 855 meter (Roodbergen et al. 2008), maar de studiegebieden van deze studies waren veel kleiner, respectievelijk 600 ha en 130 ha. In de studie van Groen (1993) broedde 50% van de grutto's binnen 50 meter van hun voorgaande nest en 90% binnen 700 meter. In de studie van Roodbergen (2008) broedde 60% van de grutto's binnen 100 meter van hun voorgaande nest. In onze studie broedde 30% van de grutto's binnen de 50 meter, 40% binnen de 100 meter en 78% binnen de 700 meter. Deze percentages zijn lager, maar aangezien wij een groter onderzoeksgebied hadden en dus meer grutto's terugvonden die een grotere dispersie afstand hadden, kan het zijn dat de eerdere studies het aantal verplaatsers onderschatten. Bovendien heeft de ligging van de geschikte broedgebieden ten opzichte van elkaar ook invloed op de afstand van de verplaatsingen. We hebben in onze studie geen rekening gehouden met het feit dat grutto's die aan de randen broedden, een lagere kans hadden om terug gevonden te worden als ze zich hadden verplaatst dan grutto's die in het midden broedden. Ondanks onze grote ruimtelijke schaal is het dus mogelijk dat wij een onderschatting hebben gemaakt van verplaatsingen, en dat de mate van verplaatsing dus afhankelijk is geweest van de positie van een terrein binnen ons studiegebied.

Grutto's die op extensief agrarisch land broedden, hadden het jaar erop hun nest dichterbij dan grutto's die op intensief agrarisch land broedden. Grutto's met een succesvol nest broedden dichterbij het nest uit het voorgaande jaar dan onsuccesvolle grutto's (Groen 1993), wat een reden zou kunnen zijn voor dit verschil. Van grutto's die op intensief agrarisch land broedden en zich meer dan één kilometer verplaatsten, broedde 50% het jaar erop weer op intensief agrarisch land en de andere 50% op extensief agrarisch land. Grutto's van het extensief agrarische land die zich verplaatsten hadden met 79% een grotere kans om weer op extensief land te broeden. Aangezien er meer intensief dan extensief agrarisch land in ons onderzoeksgebied is, blijkt hieruit dat grutto's een voorkeur voor extensief agrarisch land hebben. De afstand van het eerste nest van een jonge grutto tot het nest waarin het was geboren, was gemiddeld groter dan de

gemiddelde afstand van volwassen vogels tussen nesten in opeenvolgende jaren. Dat jonge grutto's zich verder verplaatsten is ook bij andere vogelsoorten vastgesteld (Greenwood & Harvey 1982). Eén van de hypothesen is dat dit inteelt voorkomt (Caughley 1994), en uit genetisch onderzoek aan onze gruttopopulatie blijkt inteelt inderdaad niet voor te komen (Trimbos et al. 2010).

Door de fragmentarische verspreiding, de hoge broedplaatstrouwheid van grutto's en de verschillen in reproductie tussen gebieden lijkt het erop dat de gruttopopulatie een metapopulatie is. Van belang voor het voortbestaan van metapopulaties zijn de hoogte van geboorte- en sterftcijfers in elke populatie, evenals de verplaatsingen tussen gebieden. We hebben gekeken waar de bronpopulaties zaten en waar de putpopulaties, en we willen er hier nogmaals op wijzen dat deze berekeningen gebaseerd zijn op overlevingsgetallen voor kuikens die niet jaar- en plaats specifiek waren, en daardoor onze uitkomsten zeer kunnen beïnvloeden. Of een populatie een bron- of een putpopulatie is, wordt aangeduid met de C^r , de contributie aan de metapopulatie. Als de C^r groter is dan 1, komt er meer nageslacht groot dan er volwassen vogels sterven, en is de populatie een bron. Als alle adulten en nageslacht terugkeren naar de lokale populatie, zal de C^r hetzelfde zijn als de lokale populatiegroeisnelheid λ , maar we weten dat er verplaatsingen optreden. Een C^r kleiner dan 1 betekent dat de populatie een putpopulatie is. Aangezien de broeddichtheid laag was op het intensief agrarische gebied konden we niet per polder kijken wat de C^r was, maar hebben we het intensief agrarische gebied opgedeeld in noord, midden en zuid. Het intensief agrarische gebied was gemiddeld over de jaren een putgebied, en zou pas een brongebied worden met een gemiddelde kuikenoverleving van 59%. Aangezien kuikens op het intensieve land een verhoogde kans hebben om te komen van de honger of gepredeerd te worden, en het lage percentage terugmeldingen van kuikens dat we daar hebben geringd in het nest, is het erg onwaarschijnlijk dat dit percentage werd gehaald. Het intensief agrarische gebied in het noorden van het onderzoeksgebied zou in 2010 een kuikenoverleving van minimaal 21% moeten hebben gehad, wilde er een bronpopulatie broedden, en in het middelste intensief agrarische gebied zou de kuikenoverleving in de jaren 2007 en 2010 minimaal 23% moeten zijn geweest voor een bronpopulatie. Ook hiervan vragen wij ons af of dit werd gehaald. In sommige jaren waren er gebieden waarin de nestoverleving zo laag was dat er

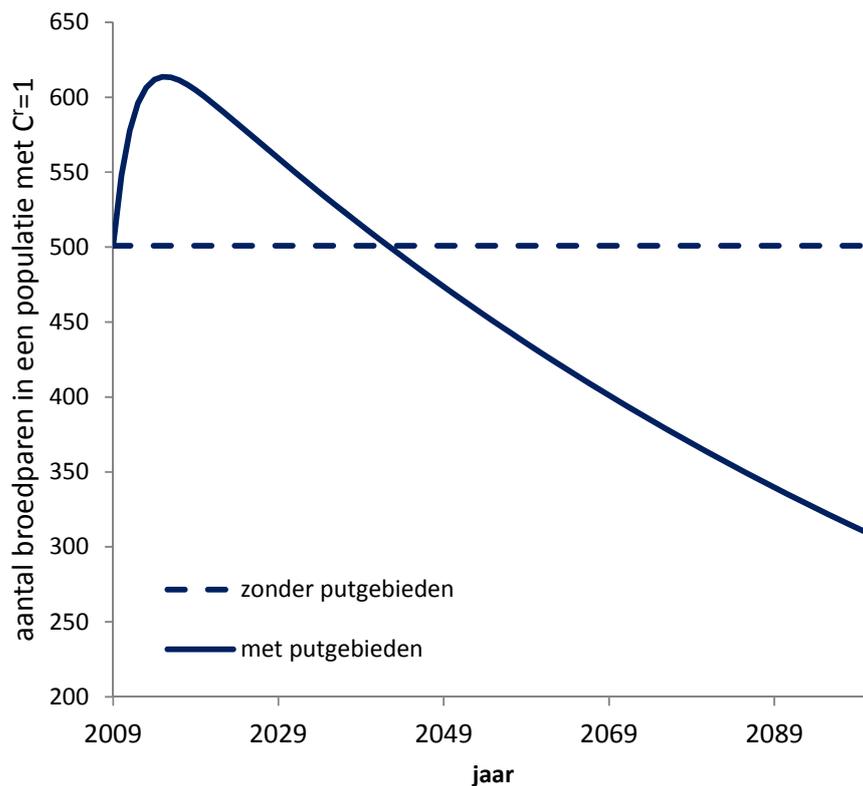
überhaupt niet genoeg kuikens konden overleven voor een stabiele populatie, zelfs niet als elk kuiken vliegvlug zou zijn geworden.

De extensief beheerde polders waren in sommige jaren een bron- en in andere jaren een putgebied, en hadden gemiddeld een C^f van 0,99 als de kuikenoverleving inderdaad 26% was. De kuikenoverleving zou gemiddeld 33% moeten zijn voor een populatie waar de reproductie de sterfte compenseert. Dit overlevingspercentage zit dicht in de buurt van de bovengrens van wat Schekkerman en Müskens (2000) hebben gemeten in hun studie aan gezenderde grutto's (39%). Het is dus zelfs maar de vraag of grutto's op het totale extensief agrarisch land genoeg jongen produceerden voor een stabiele populatie. In de Haanmeer in 2009 en 2010 en de Workumerwaard-Zuid in 2009 hoefden maar meer dan 17% van de kuikens te overleven naar vliegvlug om een bronpopulatie te vormen, en dit percentage zou wel eens gehaald kunnen zijn. Dus, naast een hoge nestenoverleving is grasland waarin kuikens optimaal kunnen opgroeien dus erg belangrijk om de gruttopopulatie te behouden. Bovendien heeft de kuikenoverleving een grote invloed op de C^f , wat betekent dat een kleine verandering van de kuikenoverleving een relatief groot effect heeft op de groeisnelheid van de populatie.

We weten alleen van de Workumerwaard-Noord wat het percentage broedvogels is dat niet tot broeden is gekomen. In 2008 was dit maar liefst 60%. Dat jaar zagen we het gehele broedseizoen niet-territoriale grutto's op de Workumerwaard rondhangen, en we vonden dat jaar met de zelfde zoekinspanning minder nesten dan in andere jaren. De overleving van volwassen grutto's was tussen 2008 en 2009 ook erg laag. Zouden grutto's in dat jaar in slechtere conditie zijn geweest, wat effect had op het wel of niet gaan broeden en op de adulten overleving? Hier moeten we nog nader onderzoek naar doen. In 2010 broedde daarentegen wel weer elke grutto. Voor de berekening of een populatie een bron of put was hebben we aangenomen dat elk paartje tot broeden is gekomen, omdat we van de overige gebieden niet weten of daar elk paartje tot broeden komt. Daarentegen, als we voor de Workumerwaard-Noord rekening houden met het percentage grutto's wat niet tot broeden is gekomen, waren ook 2007 en 2009 (met de aangenomen parameter voor kuikenoverleving!) een putpopulatie.

Ondanks dat de reproductie op het intensief agrarische land onvoldoende is om de populatie in stand te houden, broedden er toch nog ruim 300 paar grutto's op het intensief

agrarische land in ons studiegebied. In totaal verplaatsen er meer grutto's van het intensief naar het extensief agrarische land dan andersom. Omdat er elk jaar grutto's vanuit het extensief agrarische gebied in het intensief agrarische gebied vestigen, zal er uiteindelijk, als de demografische parameters niet veranderen, tussen de 15% en 18% van de grutto's op het intensief agrarische land blijven broeden.



Figuur 28. Het verloop van het aantal grutto's in een gebied met evenveel reproductie als sterfte ($C^r = 1$), met en zonder de aanwezigheid van een putgebied waar grutto's zich heen kunnen verplaatsen. $C^r = 0,95$ voor het putgebied.

In Figuur 28 is een illustratie van het mogelijke effect van het hebben van put gebieden naast een populatie die zichzelf in stand kan houden. We vergelijken het aantal broedparen in een gebied met evenveel reproductie als sterfte ($C^r = 1$) met en zonder de aanwezigheid van putgebieden, met dezelfde dispersieparameters als tussen intensief en extensief agrarisch gebied. We nemen een C^r van 0,95 voor de putgebieden, wat ongeveer overeenkomt met het gemiddelde voor het intensief agrarische gebied in ons

studiegebied (met een overschatting van de kuikenoverleving). De beginaantallen broedparen op extensief en intensief is hetzelfde als in onze studie (respectievelijk 501 en 310 voor extensief en intensief). Het aantal broedparen in het gebied met $C^f = 1$ neemt eerst toe in aanwezigheid van putgebieden, omdat meer broedparen van intensief naar extensief gebruikt boerenland verplaatsen dan andersom. Als het aantal broedparen op intensief agrarisch land afneemt, zal uiteindelijk het absolute aantal grutto's dat naar het intensieve boerenland verplaatst hoger zijn dan het aantal grutto's dat naar het extensieve boerenland verplaatst. Dus, als de dispersie parameters die we hebben gemeten constant blijven over de toekomstige jaren, en er geen dichtheidsafhankelijke processen spelen, heeft de aanwezigheid van putgebieden zelfs een nadelig effect op de aantallen grutto's in een gebied waar de reproductie de sterfte compenseert. Het intensief agrarische gebied fungeert dan als een ecologische val (Battin 2004), en de aantallen grutto's in een 'goed' gebied nemen af.

Het is dus erg belangrijk om te achterhalen wanneer, en waarop een grutto de keuze maakt om te verplaatsen. Grutto's met een succesvol nest komen eerder terug naar de broedlocatie (Groen 1993), maar het is niet bekend of deze grutto's vliegvlugge kuikens hebben grootgebracht. Als alleen het uitkomen van de eieren bepaalt of ze zullen verplaatsen of niet, kan nestbescherming op intensief agrarisch land waar kuikens geen kans op overleven hebben juist een ecologische val creëren. We zien grutto's die in de broedperiode hun broedsel verloren zijn in groepen foerageren door het hele onderzoeksgebied. Hierdoor kunnen ze informatie vergaren waar nog gruttopen aanwezig zijn met jongen, en op basis van deze informatie besluiten waar ze het jaar erop zullen broeden. Maar van den Brink et al. (2008) laten zien dat grutto's gemiddeld pas 5 dagen voordat ze hun nest leggen, verhuizen naar hun nieuwe territorium. Dat zou betekenen dat grutto's hun keuze eerder baseren op aanwijzingen in het vroege voorjaar dan op informatie van het jaar ervoor. In het vroege voorjaar, voordat grutto's hun nest maken, is het verschil tussen het intensief en extensief gebruikt agrarisch land minder groot dan tijdens de nest- en kuikenfase. Het gras is dan nog niet gegroeid en de bodem is dan overal nog vochtiger, waardoor er bijvoorbeeld niet makkelijk onderscheid kan worden gemaakt tussen kruidenarm en kruidenrijk grasland, of andere indicaties. Bovendien is het verschil in habitat kwaliteit in de kuikenfase beter te zien, bijvoorbeeld

omdat de intensieve percelen zijn gemaaid en de extensieve percelen nog niet. Grutto's zouden dan gemakkelijker kunnen kiezen voor een nestlocatie waar de kans op succes minimaal is.

Als het percentage verplaatsingen een dichtheidsafhankelijk proces is (Matthysen 2005), bijvoorbeeld als grutto's besluiten te verplaatsen als er ook andere grutto's broeden, zullen er uiteindelijk geen grutto's meer broeden op het intensief agrarische land. Grutto's die in een hogere dichtheid broeden, kunnen ook met meer hun nesten verdedigen (Berg 1996; Larsen et al. 1996) waardoor een hoge gruttodichtheid een positieve aantrekkingskracht kan hebben. Aan de andere kant kan een gebied makkelijker vol raken, waardoor er juist minder dispersie naar extensief agrarisch land zou kunnen gaan. Het is dus erg interessant, maar nog onbekend, hoe dichtheidsafhankelijke processen werken in de gruttopopulatie.

Waar moet een gebied aan voldoen voor een stabiele populatie? In ons onderzoek was nestsucces, en daarmee ook de contributie aan de metapopulatie, gecorreleerd met een hoge broeddichtheid. Gebieden met hoge dichtheden aan broedvogels hadden een hogere productie, maar het is niet duidelijk of dit kwam omdat grutto's gebieden selecteerden waar weinig predatie voorkwam op basis van sociale informatie in de kuikenseizoen, of omdat een hogere gruttodichtheid effectiever was tegen predatie omdat ze hun nesten gezamenlijk verdedigden tegen predatoren (Lind 1961), of een combinatie van beide factoren. Deze hogere dichtheden kwamen vooral voor in de gebieden die groter zijn dan 130 ha. Van de grotere extensief beheerde gebieden hadden de grutto's in de Haanmeerpolder en op de Workumerwaard de beste reproductie. In de vier jaar van deze studie bevatten ze twee jaar een bron- en twee jaar een putpopulatie. De slechtste extensieve gebieden, de Workumermeer en de Zuidermeer produceerden beide maar 1 jaar genoeg om voor een bronpopulatie. In beide gebieden zorgde predatie in sommige jaren voor een lage nestoverleving. De Workumermeer en de Zuidermeer hebben bovendien een doorgaande (drukke) weg door het gebied, wat een negatief effect heeft op de vestiging van grutto's (van der Vliet et al. 2010). Verhulst et al. (2006) konden niet aantonen dat particulier weidevogelbeheer dat vaak wordt toegepast op intensief agrarische bedrijven, zoals uitgesteld maaien en legselbescherming, invloed had op de dichtheid aan grutto's. Deze gebieden waren niet

groter dan 12,5 ha, en hadden in vergelijking met onze extensieve gebieden een lage grondwaterstand en waren waarschijnlijk kruidenarm. De studie van Oosterveld et al. (2011) liet een negatieve trend zien voor grutto's in weidevogelreservaten van gemiddeld 60 ha. Aangezien in onze studie alleen de extensief agrarische gebieden groter dan 130 ha een bronpopulatie bevatte, en niet eens elk jaar, pleit dit nogmaals voor het belang van de grootte voor een stabiel grutto gebied.

5. Conclusies en aanbevelingen voor beheer

Slechts 20% van het onderzoeksgebied bestaat uit extensief gebruikt grasland, terwijl de dichtheid grutto broedparen daar zes maal hoger was dan op intensief boerenland. Dit betekent dat in ons studiegebied 40% van de grutto broedparen broedde in intensief gebruikt boerenland. Dat is opvallend want op intensief boerenland kwam gemiddeld een lager percentage nesten uit (32%) dan op extensief boerenland (54%). Van die pasgeboren kuikens is de kans op terugkeer als volwassen broedvogel ongeveer 10 keer kleiner voor kuikens geboren op intensief boerenland dan voor kuikens geboren op extensief boerenland. Daarmee is de kans dat een in intensief boerenland gelegd grutto-ei een volwassen grutto oplevert bijna een factor 17 kleiner dan de kans voor een in extensief boerenland gelegd ei. Eenmaal volwassen, bleek de overleving van volwassen grutto's niet te verschillen tussen intensief en extensief agrarisch land. Dit suggereert dat beheersgebied in het algemeen werkt omdat grutto's hier meer jongen kunnen grootbrengen, maar dat is nog geen garantie dat deze jongen productie groot genoeg is om de jaarlijkse sterfte te compenseren.

De grootte van een gebied is op grond van onze gegevens niet significant gecorreleerd met de gemiddelde nestoverleving, maar vertoont wel een positieve trend. Toch durven we wel te stellen dat om grutto's ook in de toekomst te behouden het van belang is om grote aaneengesloten weidevogelgebieden te hebben, die extensief agrarisch beheerd worden en open, rustig en veilig zijn. Aangezien grutto's erg plaatstrouw zijn en maar een klein percentage over afstanden groter dan een kilometer verplaatst, hangt de grootte van een goed weidevogelgebied ook af van de mate van isolatie. In grotere gebieden kunnen meer grutto's broeden, verdwijnen er minder grutto's naar nabijgelegen putgebieden en is door een grotere populatie bovendien beter bestand tegen demografische stochasticiteit. Naar ons idee zouden dergelijke kerngebieden met optimaal beheer daarom dan ook minimaal in de orde van enkele honderden ha groot moeten zijn. Uitbreiding van ons studiegebied, en het opnemen van experimenteel streng voor weidevogels beheerde gebieden zouden helpen om op deze beheersvragen goed onderbouwde antwoorden te vinden.

Wij dienen hierbij nog de aantekening te maken dat het 'intensieve' boerenland in ons studiegebied ook werkelijk 'intensief' gebruikt land betreft, waar de het enige

weidevogelbeheer bestaat uit nestbescherming en voorzichtigheid bij het maaien. Ons onderzoek besloeg dus niet de bedrijven van de paar (voorbeeld-)boeren die Fryslân rijk is die een (soms hyper-) moderne agrarische bedrijfsvoering proberen te combineren met effectief weidevogelbeheer door het handhaven van hogere waterpeilen, het ongemaaid laten van perceelranden, en een uitgekiend maai- en weidebeheer. Als we de marges waarbinnen weidevogels passen in een moderne agrarische melkveebedrijfsvoering verder zouden willen preciseren dan is het van belang om zulke bedrijven in de toekomst in dergelijk intensief demografisch onderzoek mee te nemen. Dan zal blijken of ze inderdaad als brongebieden fungeren zoals deze ondernemers en hun supporters vurig hopen.

Het belang van kruidenrijk, extensief agrarisch beheerd land wordt nog duidelijker als we naar de groeisnelheden van gruttokuikens kijken. Kuikens op intensief agrarisch land waren substantieel lichter dan kuikens op extensief agrarisch land (Figuur 27). Op modern agrarisch land kunnen gruttokuikens dus gemakkelijk van de honger omkomen. Waarschijnlijk zullen ze extra moeten foerageren om op gewicht te blijven en daardoor zichtbaarder zijn voor predatoren waardoor de overlevingskansen nog verder afnemen. Van de demografische parameters die we in deze studie hebben gemeten, konden we voor 2007 tot en met 2010 per jaar uitrekenen of we te maken hadden met ‘brongebieden’ of ‘putgebieden’, oftewel populaties met een hogere productie dan mortaliteit of een hogere mortaliteit dan productie. Hier moeten we wel duidelijk bij zeggen dat we geen directe maat voor kuikenoverleving hadden, terwijl dit een belangrijke parameter is. Met de aangenomen maat voor kuikenoverleving, fungeerde het intensief agrarische land vrijwel elk jaar als een ‘put’, terwijl de extensief agrarische gebieden in sommige jaren bron- en in andere jaren putpopulaties bevatten. Als de parameters gelijk blijven aan de gemiddelden van de afgelopen vijf jaar kunnen we schatten dat over 10 jaar nog slechts 16% tot 18% van de gruttoparen in plaats van de huidige 40% in intensief boerenland te vinden zijn. Dit intensief boerenland fungeert dan als een ecologische val, waardoor zelfs de aantallen grutto's in een gebied waar de reproductie de sterfte compenseert, zullen afnemen.

Dit betekent dat maatregelen die het moderne, intensief agrarische land als broedhabitat voor de grutto in stand houden, zoals legselbescherming zonder aanbod van

voldoende vochtig, kruidenrijk, laat gemaaid kuikenland, juist nadelig voor de hele populatie zouden kunnen uitpakken. Dit staat nog niet onomstotelijk vast, maar omdat alle analyses die kant op wijzen, moeten we wel serieus nadenken over wat daarvan de consequenties zouden zijn. Onderzoek naar de precieze redenen waarom een grutto voor een andere broedplek kiest, en waarop hij de keuze van een nieuwe locatie baseert zal nodig zijn voor betere inzichten. Vertrekt een grutto bijvoorbeeld na legselverlies, of na het verlies van de opgroeiende kuikens? Spelen er dichtheidsafhankelijke processen in de keuze van een nieuwe locatie mee?

Uit deze studie blijkt dat het wel degelijk mogelijk is om in de toekomst de grutto als broedvogel van het platteland te behouden. Maar, om de afname van de grutto verder te stoppen moet dan wel nog meer worden geïnvesteerd in de periode van de nestoverleving en de kuikenoverleving. We laten zien dat deze, naast de adulten overleving, het grootste effect hebben op de groeisnelheid van de grutto populatie in Zuidwest Friesland. Alleen in gebieden met voldoende extensief agrarisch beheer werden er tijdens onze studie in 2007-2010 genoeg grutto's geproduceerd om de sterfte te compenseren. Dit zijn open gebieden waar pas na 15 juni wordt gemaaid, waar de grondwaterstand voldoende hoog is, waar de vegetatie kruidenrijk is zodat er voldoende grote insecten voor de jongen te vinden zijn en voldoende dekking is, en waarvan het oppervlak groot genoeg is (tenminste 130 ha.). Gezien deze resultaten zou het huidige beleid, de Subsidieregeling Natuur en Landschap, nog eens goed onder de loep moeten worden genomen. Deze regeling zet namelijk sterk in op een mozaïek van percelen met intensief agrarisch beheer en percelen met beheersbeperkingen ten behoeve van weidevogels en niet op grote aaneengesloten oppervlaktes optimaal weidevogelgebied. Wij adviseren daarom op korte termijn een verdere concentratie van de inzet van middelen en maatregelen in en rond de huidige bronpopulaties of op plaatsen waar goede mogelijkheden zijn om van een put- een bronpopulatie te maken, zoals in ons studiegebied de Zuidermeer bij Stavoren en de Samenvoeging bij Koudum. In beide gebieden lijkt predatie aan de basis te liggen van een onvoldoende reproductie. Goede weidevogelkernen zijn extra gevoelig voor predatie en predator-beheer zal daarom een integraal onderdeel moeten uitmaken van het totaalpakket aan maatregelen.

In de toekomst zal moeten blijken of de SNL-regeling voldoende basis biedt voor een effectief weidevogelbeleid en weidevogelreservaten hun rol als bronpopulatie waar kunnen maken. Demografisch onderzoek zoals in dit rapport gepresenteerd, leent zich bij uitstek om dit te toetsen. Gezien het maatschappelijk belang en de omvang van de geïnvesteerde bedragen, zou een degelijke monitoring van de effectiviteit van het weidevogelbeleid hiervan een onlosmakelijk onderdeel moeten zijn.

Dankwoord

Om dit project goed tot stand te laten komen hebben we met veel mensen en instanties samengewerkt. Zonder deze samenwerking was het niet gelukt om op zo'n grote schaal dit onderzoek te kunnen uitvoeren. Bij deze willen wij iedereen hartelijk bedanken, en wel in de eerste plaats de boeren op wiens land we mochten komen om de grutto's te kunnen volgen, en de natuurbeheerders van It Fryske Gea en Staatsbosbeheer die ons in hun terreinen tolereerden of zelfs verwelkomden. We zijn ook erg dankbaar voor de ondersteuning door de nazorgers en coördinatoren van de vogelwachten van Workum en omstreken, Koudum-Hemelum, Stavoren-Warns, Makkum en Parrega, waardoor we zoveel nesten konden volgen. We bedanken onze capabele en enthousiaste veldassistenten: Petra de Goeij, Ysbrand Galama, Rinkje van der Zee, Valentijn van den Brink, Job ten Horn, Martin Bulla, Katharine Bowgen, en Anneke Rippen. De studenten: Marcel Buczkiewicz, Merlijn de Graaf, Carola Poley, Robbie Watt, Joao Guilherme, Anneke Rippen, Laura Vossen, Jeltje Jouta, Wendy Wiersma, Feline Stellaard, Bram Verheijen, Hacen ould Mohammed El Hacen, Wicher Vos, MoVerhoeven, Christiaan Kuipers, Sytse-Jan Wouda. Collega-promovendi: Julia Schroeder, Pedro Lourenço, Niko Groen, Yvonne Verkuil en Lucie Schmaltz. En natuurlijk alle 526 aflezers van kleurringen van grutto's in binnen- en buitenland!

Literatuurlijst

- Arnold T. W. (2010). Uninformative parameters and model selection using akaike's information criterion. *Journal of Wildlife Management* **74**: 1175-1178.
- Battin J. (2004). When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* **18**: 1482-1491.
- Beintema A. J., Moedt O. & Ellinger D. (1995). *Ecologische atlas van de nederlandse weidevogels*. Haarlem, Schuyt & Co.
- Beintema A. J. & Visser G. H. (1989). Growth parameters in chicks of charadriiform birds. *Ardea* **77**: 169-180.
- Berg A. (1996). Predation on artificial, solitary and aggregated wader nests on farmland. *Oecologia* **107**: 343-346.
- Brown J. L. (1969). The buffer effect and productivity in tit populations. *The American Naturalist* **103**: 347-354.
- Burnham K. P. & Anderson D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference : A practical information-theoretic approach*. New York, Springer.
- Caswell H. (1978). A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in the life history parameters. *Theoretical Population Biology* **14**: 215-230.
- Caughley (1994). Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* **63**: 215-244.
- Choquet R., Reboulet A. M., Lebreton J. D., Gimenez O. & Pradel R. (2005). *U-care 2.2 user's manual*. Montpellier, France, CEFE.
- de Kroon H., Plaisier A., van Groenendael J. & Caswell H. (1986). The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**: 1427-1431.
- Dias P. C. (1996). Sources and sinks in population biology. *Trends in ecology & evolution* **11**: 326-330.
- Dinsmore S. J., White G. C. & Knopf F. L. (2002). Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* **83**: 3476-3488.
- Fahrig L. & Merriam G. (1994). Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* **8**: 50-59.

- Fretwell S. D. & Lucas Jr. H. L. (1968). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* **19**: 16-36.
- Gilroy J. J. & Sutherland W. J. (2007). Beyond ecological traps: Perceptual errors and undervalued resources. *Trends in ecology & evolution* **22**: 351-356.
- Greenwood P. J. & Harvey P. H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **13**: 1-21.
- Groen N. M. (1993). Breeding site tenacity and natal philopatry in the black-tailed godwit *limosa l. Limosa*. *Ardea* **81**: 107-113.
- Hanski I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**: 151-162.
- Hanski I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature* **396**: 41-49.
- Hegyi Z. & Sasvari L. (1998). Components of fitness in lapwings *vanellus vanellus* and black-tailed godwits *limosa limosa* during the breeding season: Do female body mass and egg size matter? *Ardea* **86**: 43-50.
- international B. (2004). Birds in europe: Population estimates, trends and conservation status. Birdlife international series no. 12. Cambridge, UK, BirdLife International.
- Jehle G., Adams A. A. Y., Savidge J. A. & Skagen S. K. (2004). Nest survival estimation: A review of alternatives to the mayfield estimator. *Condor* **106**: 472-484.
- Kentie R., Hooijmeijer J., Both C. & Piersma T. (2009). Grutto's in ruimte en tijd. Onderzoeksrapport 2008. M. v. L. Directie Kennis, Natuur en Voedselkwaliteit.
- Kleijn D., Dimmers W., van Kats R. & Melman D. (2009). Het belang van hoog waterpeil en bemesting voor de grutto: I. De vestigingsfase. *De Levende Natuur* **110**: 180-184.
- Kleijn D., Dimmers W., van Kats R. & Melman D. (2009). Het belang van hoog waterpeil en bemesting voor de grutto: Ii. De kuikenfase. *De Levende Natuur* **110**: 184-187.
- Kleijn D., Schekkerman H., Dimmers W. J., van Kats R. J. M., Melman D. & Teunissen W. A. (2010). Adverse effects of agricultural intensification and climate change on breeding habitat quality of black-tailed godwits *limosa l. Limosa* in the netherlands. *Ibis* **152**: 475-486.
- Kluyver H. N. & Tinbergen L. (1953). Territory and the regulation of density in titmice. *Archives Néerlandaises de Zoologie* **10**: 265-287.

- Larsen T., Sordahl T. A. & Byrkjedal I. (1996). Factors related to aggressive nest protection behaviour: A comparative study of holarctic waders. *Biological Journal of the Linnean Society* **58**: 409-439.
- Lind H. (1961). Studies on the behaviour of the black-tailed godwit (*limosa limosa (l.)*). Copenhagen, Munksgaard.
- Matthysen E. (2005). Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* **28**: 403-416.
- Mayfield H. (1961). Nesting success calculated from exposure. *The Wilson Bulletin* **73**: 255-261.
- Melman T., Schotman A., Hunink S. & Desnoo G. (2008). Evaluation of meadow bird management, especially black-tailed godwit (*limosa limosa l.*), in the netherlands. *Journal for Nature Conservation* **16**: 88-95.
- Mulder T. (1972). De grutto (*limosa limosa (l.)*) in nederland: Aantallen, verspreiding, terreinkeuze, trek en overwintering. Hoogwoud, Bureau van de K.N.N.V.
- Newton I. (1998). Population limitations in birds. London, Academic Press.
- Newton I. (2004). The recent declines of farmland bird populations in britain: An appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* **146**: 579-600.
- Oosterveld E. B., Nijland F., Musters C. J. M. & de Snoo G. R. (2011). Effectiveness of spatial mosaic management for grassland breeding shorebirds. *Journal of Ornithology* **152**: 161-170.
- Pulliam H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* **132**: 652-661.
- Robertson B. A. & Hutto R. L. (2006). A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* **87**: 1075-1085.
- Romanoff A. L. & Romanoff A. J. (1949). The avian egg. New York / London, John Wiley and Sons.
- Roodbergen M., Klok C. & Schekkerman H. (2008). The ongoing decline of the breeding population of black-tailed godwits *limosa l. Limosa* in the netherlands is not explained by changes in adult survival. *Ardea* **96**: 207-218.
- Runge J. P., Runge M. C. & Nichols J. D. (2006). The role of local populations within a landscape context: Defining and classifying sources and sinks. *The American Naturalist* **167**: 925-938.

Schekkerman H. (2008). Precocial problems: Shorebird chick performance in relation to weather, farming, and predation. Faculty of Mathematics and Natural Science. Groningen, University of Groningen.

Schekkerman H. & Beintema A. J. (2007). Abundance of invertebrates and foraging success of black-tailed godwit *limosa limosa* chicks in relation to agricultural grassland management. *Ardea* **95**: 39-54.

Schekkerman H. & Boele A. (2009). Foraging in precocial chicks of the black-tailed godwit *limosa limosa*: Vulnerability to weather and prey size. *Journal of Avian Biology* **40**: 369-379.

Schekkerman H. & Müskens G. (2000). Produceren grutto's *limosa limosa* in agrarisch grasland voldoende jongen voor een duurzame populatie? *Limosa* **73**: 121-134.

Teunissen W., Altenburg W. & Sierdsema H. (2005). Toelichting op de gruttokaart van nederland 2004. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek bv, Veenwouden, SOVON-onderzoeksrapport 2005/04, A&W-rapport 668.

Teunissen W., Schekkerman H. & Willems F. (2005). Predatie bij weidevogels. Op zoek naar mogelijke effecten van predatie op de weidevogelstand. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen. Alterra, Wageningen, Sovon-onderzoeksrapport 2005/11. Alterra-Document 1292.

Teunissen W. & Soldaat L. (2006). Recente aantalontwikkeling van weidevogels in nederland. *De Levende Natuur* **107**: 70-74.

Thorup O. (2006). Breeding waders in europe 2000. *International Wader Studies* 14. UK, International Wader Study Group.

Trimbos K. B., Musters C. J. M., Verkuil Y. I., Kentie R., Piersma T. & Snoo G. R. (2010). No evident spatial genetic structuring in the rapidly declining black-tailed godwit *limosa limosa limosa* in the netherlands. *Conservation Genetics* **12**: 629-636.

van 't Veer R., Sierdsema H., Musters C. J. M. & Groen N. M. (2008). Gebiedsgerichte analyse van historische datasets. LNV kenmerk TRCDKE/2007/1125.

van den Brink V., Schroeder J., Both C., Lourenco P. M., Hooijmeijer J. & Piersma T. (2008). Space use by black-tailed godwits *limosa limosa limosa* during settlement at a previous or a new nest location. *Bird Study* **55**: 188-193.

van der Vliet R. E., van Dijk J. & Wassen M. J. (2010). How different landscape elements limit the breeding habitat of meadow bird species. *Ardea* **98**: 203-209.

van Paasen A. G., Veldman D. H. & Beintema A. J. (1984). A simple device for incubation stages in eggs. *wildfowl* **35**: 173-178.

Verhulst J., Kleijn D. & Berendse F. (2006). Direct and indirect effects of the most widely implemented dutch agri-environment schemes on breeding waders. *Journal of Applied Ecology* **44**: 70-80.

Vickery J. A., Tallowin J. R., Feber R. E., Asteraki E. J., Atkinson P. W., Fuller R. J. & Brown V. K. (2001). The management of lowland neutral grasslands in Britain: Effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* **38**: 647-664.

White G. C. & Burnham K. P. (1999). Program mark: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**: 120-139.

Wisdom M. J., Mills L. S. & Doak D. F. (2000). Life stage simulation analysis: Estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology* **81**: 628-641.

Appendix I.

Locatienummer, grootte en aantal percelen per polder in het onderzoeksgebied. Bij specificaties natuurbeheer is aangegeven welke natuurbeheerder de polder (gedeeltelijk) beheerd. IFG is It Fryske Gea, SBB is staatsbosbeheer. In elke polder is wel een vorm van agrarisch weidevogelbeheer aanwezig.

Locatie	Polder	Grootte (ha)	Aantal percelen	Specificaties natuurbeheer
5	Workumerbinnenwaard-Noord	249	21	IFG
6	Workumerbinnenwaard - Zuid	232	30	IFG
7	Workumerbuitenwaard - Noord	61	1	IFG
12	Workumerbuitenwaard - Zuid it Soal	60	1	IFG
14	Jouke Sjoerdspolder	105	10	
16	Polder Gaast-Ferwoude	462	132	
17	Polder Kooihuizen - Zuid	498	158	
24	Workumermeer	172	98	IFG
25	Workumer Nieuwland	456	130	SBB
49	Workum. Industrierrein	3	2	
66	Fallingabuurster - en Aaltjemeerpolder	113	47	IFG
69	Haanmeer	199	57	SBB
70	Zuidermeerpolder	179	65	IFG
98	Grote Wiskepolder	184	41	
100	Monnikeburenspolder	112	34	IFG
114	Polder de Beveiliging	491	149	
115	Polder Folkertsma	64	17	
116	Kleine Wiskepolder	142	33	SBB
127	Noorderpolder	144	30	SBB
128	De Flait	324	87	
129	De Samenvoeging	325	83	SBB
130	Polder Grote Wester Gersloot - West	159	31	
131	Noordermeerpolder	246	67	
133	Polder C Draaijer	145	49	
134	Grote Warnser- en Zuiderpolder	378	119	
138	Langakker- en Geeuwspolder	203	57	
142	Polder de Vooruitgang	212	50	
143	Polder Aent Lieuwes	179	45	SBB
144	Heidenschapster Polder	221	53	
145	Workumerveld	446	102	
146	Ursula polder	93	23	
149	Parregaasterpolder	292	70	
154	Polder Kooihuizen - Noord	112	51	
155	Makkumermeerpolder	122	45	IFG
156	Feitemeerpolder	18	11	
157	Polder Folkertsma	90	23	
158	Polder De Oosterling	119	24	
159	Gellehuisterpolder	79	19	
160	Schuilenburgsterpolder	88	22	SBB
161	Polder Het Hooge Land	93	30	
162	Polder Grote Wester Gersloot - Oost	174	40	
163	Kampenspolder	370	110	
164	Polder Feenstra	55	15	

Appendix II.

De invloed van habitat kwaliteit in telomeren dynamiek in de grutto

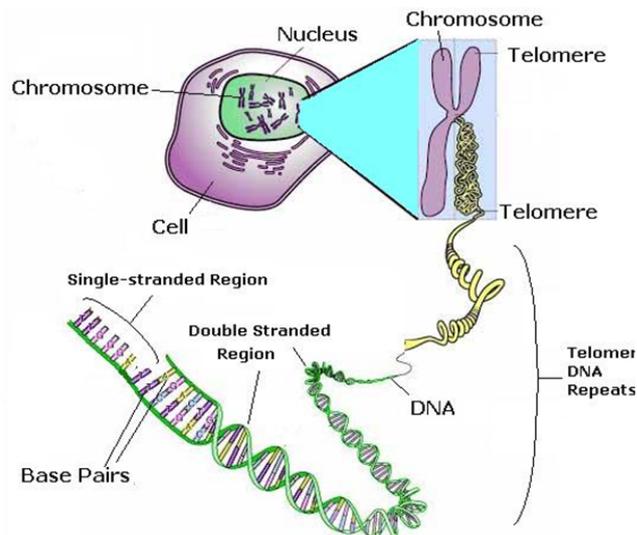
Els Atema¹, Ellis Mulder¹, Rosemarie Kentie² & Simon Verhulst¹

¹ CBN, Rijksuniversiteit Groningen

² CEES, afdeling dierecologie, Rijksuniversiteit Groningen

Inleiding:

Bij elke celdeling wordt het DNA gereproduceerd. Doordat de eiwitten die bij de celdeling helpen aan het einde van het DNA binden, kan dit laatste stukje DNA nooit gereproduceerd worden. Hierdoor worden de uiteinden van de chromosomen, de telomeren, bij elke celdeling een stukje korter (Olovniko 1973). Daarnaast worden telomeren korter door andere processen, zoals blootstelling aan vrije radicalen. Het aantal vrije radicalen nemen toe als het lichaam meer energie produceert, door bijvoorbeeld in het geval van stress. Telomeren zijn niet coderend, maar hebben een beschermende functie voor het DNA, ze zitten als een soort kapje om het uiteinde van de chromosomen gevouwen (Figuur 1) (Blackburn 1991). Deze beschermingsfactor wordt korter met leeftijd, totdat de telomeer een bepaalde grenswaarde overschrijdt en de cel sterft. De lengte van de telomeren is gedeeltelijk genetisch bepaald (Olovniko 1973; Jeanclos et al. 2000; Bischoff et al. 2005; Njajou et al. 2007). Daarnaast kan de verkorting versneld worden door stressvolle factoren uit de omgeving (Epel et al. 2004; Salomons et al. 2009). Het is dus beter om telomeer lengte te zien als een schatter van biologische leeftijd of maat van life stress.



Figuur 29 Schematische weergave van een telomeer aan het uiteinde van het chromosoom.

Telomeer lengte verschilt per individu en tussen verschillende soorten. Bovendien zijn er soorten, voornamelijk vogels die ultra-lange telomeren hebben, die wel tot honderden kilobasen (kb) lang kunnen zijn (in vergelijking met mensen: telomeer lengte varieert van 0,5-15 kb). In kauwen is gevonden dat lange telomeren sneller verkorten dan korte telomeren (Salomons et al. 2009). Hoe dit precies kan is niet bekend. Een mogelijke verklaring is dat lange telomeren meer kwetsbaar zijn voor schade en daardoor sneller korter worden (Grasman et al. 2011).

Intensief gebruikt agrarisch land heeft voor grutto's een lagere habitatkwaliteit dan extensief gebruikt agrarisch gebied, want hun reproductie is lager, en jongen die opgroeien op intensief agrarisch land zijn gemiddeld 15 gram lichter dan jongen die opgroeien op extensief agrarisch land zoals te lezen is in het rapport. In dit onderzoek kijken we naar de invloed van habitat kwaliteit op de telomeer afname in volwassen grutto's die op intensief en extensief agrarisch land broeden. Wanneer er een effect is van habitatkwaliteit op telomeer verlies zou dit mogelijk een manier zijn om habitatkwaliteit te meten op een manier die sneller en goedkoper is dan het meten van overleving en reproductie. We richten ons op de afname in telomeer lengte in plaats van de absolute telomeer lengte omdat de leeftijd van de vogels onbekend was; omdat telomeer lengte

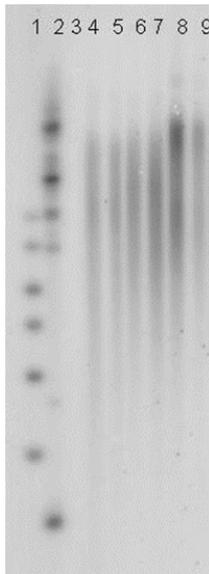
afneemt met leeftijd bevat die vooral informatie wanneer de leeftijd bekend is zodat daar in de analyse voor gecorrigeerd kan worden.

Materiaal en Methode:

Tussen 2007 en 2010 zijn bloedmonsters verzameld van broedende grutto's op intensief en extensief gebruikt agrarisch land in het onderzoeksgebied in Zuidwest Friesland. Elke grutto kreeg een metalen ring met een unieke code en een kleuring combinatie, zodat ze individueel herkenbaar werden. Van elke grutto die in meerdere jaren is gevangen, is de afname in telomeer lengte gemeten wanneer er bloedmonsters van voldoende kwaliteit beschikbaar waren. Daarnaast zijn er bloedmonsters van de jongen in beide gebieden verzameld op een leeftijd variërend van 7 tot 25 dagen.

We hebben telomeer lengte gemeten met Pulsed Field Gel Electroforese (PFGE), een methode waarbij de totale verdeling van telomeren in een genoom wordt gescheiden op basis van grootte door een elektrische stroom (Salomons et al. 2009) en vergeleken met een moleculaire ladder. De output is dus een "smear" ofwel de verdeling van telomeer lengten aanwezig in een individu (Figuur 2).

Bij deze methode wordt DNA in een agaroseplug geëxtraheerd. Vervolgens wordt het DNA op een dusdanige manier geknipt met restrictie enzymen, dat het DNA in kleine stukjes wordt verdeeld, maar de relatief grote telomeer intact blijft. Na het scheiden van verschillende grote fragmenten kunnen de telomeren zichtbaar worden gemaakt door labeling met ^{32}P γ -ATP. Deze straling is te visualiseren met een speciaal fosforschermb.

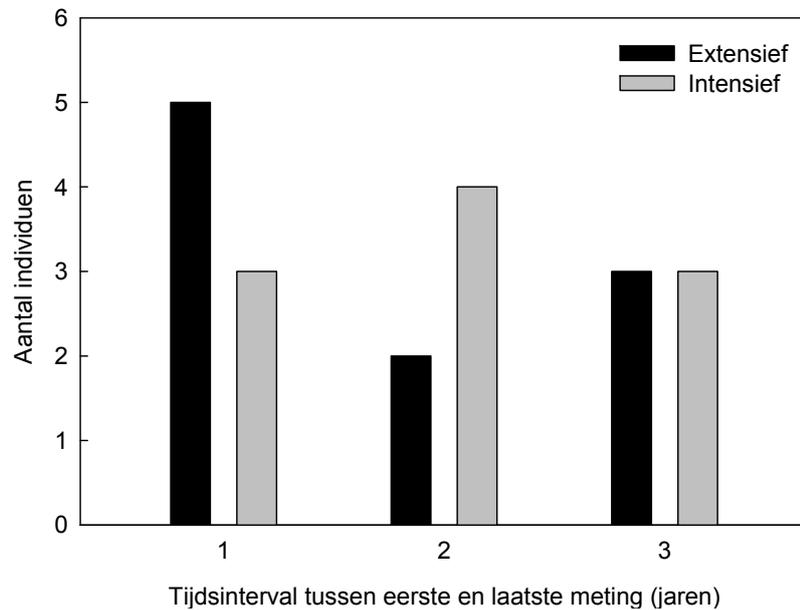


Figuur 30 Deel van een foto van de ge-electroforeerde gel. Laan 1 en 2 zijn moleculaire ladders, met DNA van bekende lengte, aan de hand waarvan de grootte van de telomeren bepaald kan worden. Laan 4 t/m 9 geven de smears van telomeren van individuele grutto's weer.

De lengte van telomeren verschilt tussen chromosomen binnen een cel, en tussen cellen binnen een individu. Wanneer we de output van de data, de smear, opdelen in percentielen, krijgen we gedetailleerde informatie over de telomeer dynamica per lengte. We kunnen onderscheid maken in de reactie van korte en lange telomeren binnen een genoom. Daarnaast kunnen we kijken naar de gemiddelde telomeer lengte per individu.

Resultaten:

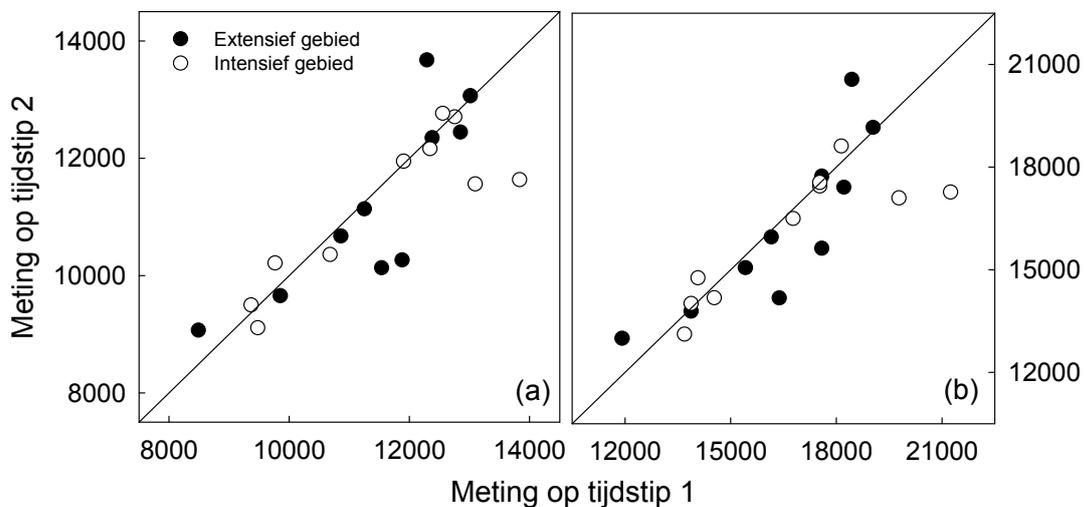
In Figuur 3 is een overzicht van de verdeling van de tijdsintervallen tussen opeenvolgende vangsten te zien. Daarnaast waren er drie individuen die in hun eerste vangjaar in een intensief agrarisch gebied broedden en in hun tweede vangjaar in een extensief agrarisch gebied. Voor de analyses zijn we uitgegaan van hun eerste vangjaar, en waren zij dus ingedeeld bij de groep intensief. Zij hadden tijdsintervallen tussen hun broedpogingen van twee maal twee jaar en eenmaal drie jaar. Het gemiddelde interval tussen het eerste en tweede bloedmonster verschilde niet tussen intensief en extensief gebruikt gebied ($p = 0,6$).



Figuur 31 Verdeling van de individuen over verschillende typen gebiedsgebruik en de intervallen tussen de eerste en de tweede vangst van individuen.

De monsters van de adulte grutto's hebben we in duplo geanalyseerd, waarbij de duplo's op verschillende gels werden gebracht om gel effecten goed te kunnen schatten. De opeenvolgende bloedmonsters van individuen zaten steeds bij elkaar op dezelfde gel in naastliggende welletjes. De statistische analyses hebben we gedaan met least square means over de twee duplo-metingen, waarbij we corrigeren voor gel-effecten. Corrigerend voor gel-effecten leken de duplo-metingen sterk op elkaar: de repeatability was 70,4%. In beide types gebieden waren bloedmonsters beschikbaar van 10 individuen.

In Figuur 4 is het verband tussen de meting op tijdstip 1 en de meting op tijdstip 2 zichtbaar gemaakt voor beide types gebieden. Dit is zowel gedaan voor de gemiddelde telomeer lengte als voor het 80e percentiel, omdat voor deze laatste het verschil tussen de beide gebieden het grootst lijkt te zijn (zie Figuur 5 en Tabel 1). De correlaties tussen de opeenvolgende metingen waren hoog voor zowel de gemiddelde telomeer lengte als het 80e percentiel (R^2 range: 0,70 – 0,74). Verder is in deze grafieken is te zien dat de telomeren inderdaad korter worden: de meeste punten liggen onder de lijn $Y=X$.



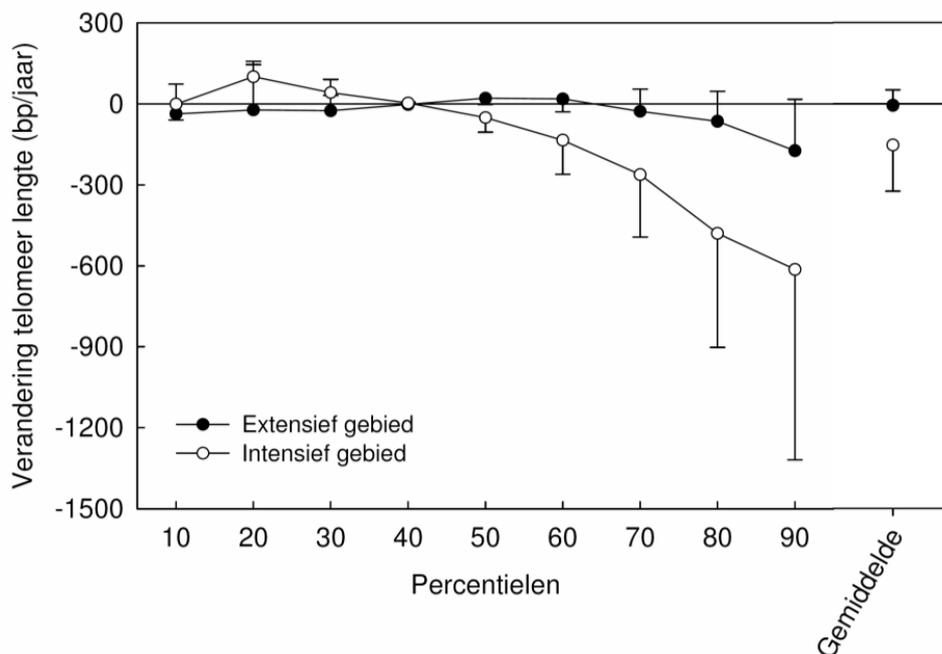
Figuur 32 **Correlatie tussen de eerste en de tweede meting binnen ieder individu ($n = 10$) met onderscheid tussen de twee types gebiedsgebruik. Figuur (a) is voor de gemiddelde telomeer lengte en figuur (b) voor het 80^e percentiel. De lijn is waar $y = x$.**

In figuur 5 staan de geschatte effecten van het type landgebruik (intensief / extensief) op de telomeer lengte verkorting (zie Tabel 1 voor de schatters en de P-waardes). De afname van telomeer lengte was het grootst voor de langste telomeren (70% – 95%), zoals eerder gevonden bij kauwen (Salomons et al. 2009). Daarnaast nam de spreiding in de afname toe met de lengte van de telomeer (Figuur 5). Er is een trend zichtbaar dat met name de langste telomeren (vanaf 50%) sterker verkorten in intensief gebruikt agrarisch land. Dit effect was statistisch niet significant, maar gezien de grootte van de steekproef zegt dat niet zoveel; alleen een heel groot verschil zou met deze steekproefgrootte statistisch significant zijn geweest. Ook voor de gemiddelde telomeer lengte was er een trend dat de afname groter was voor grutto's die broedden op intensief gebruikte gebieden dan voor grutto's op extensief gebruikte gebieden: de afname van de gemiddelde telomeer lengte was 6 bp/jaar in het extensief gebruikte gebied en 153 bp/jaar in het intensief gebruikte gebied. Dit verschil was met een regressie analyse niet significant (Tabel 1).

Het feit dat er al een patroon zichtbaar is met een steekproefgrootte van 10 individuen per type gebiedsgebruik is veelbelovend. Dat we de PFGE methode alleen toe konden passen op bloedmonsters die opgeslagen zijn volgens een specifiek protocol beperkt de

mogelijkheden op dit moment. Er zijn meer monsters beschikbaar van individuen die over meerdere jaren gemeten zijn, maar op een andere wijze zijn opgeslagen. Er is echter een vrij nieuwe methode, quantitative PCR (qPCR) (Cawthon 2002; O'Callaghan et al. 2008), die het wel mogelijk maakt om telomeren te meten in deze monsters. Wel moet deze methode eerst aangepast worden aan grutto's voordat die gebruikt kan worden (meer specifiek: er moeten primers aangepast worden). Daarnaast levert deze methode een ander soort informatie dan de PFGE methode, namelijk een schatter voor het totaal aantal telomeer baseparen in het genoom, inclusief telomeer in het midden van chromosomen (interstitiële herhalingen) en ultra-lange telomeren die niet binnen het meetbereik van PFGE liggen.

Gezien de effect grootte en de standaard fout die we met 20 monsters hebben verkregen, schatten we dat we bij ongewijzigd effect met twee à drie maal zo veel monsters wel een significant resultaat hadden verkregen.



Figuur 33 De afname van telomeer lengte in base paren per jaar binnen individuen (Y-as) berekend per percentiel en voor de gemiddelde telomeer lengte (X-as).

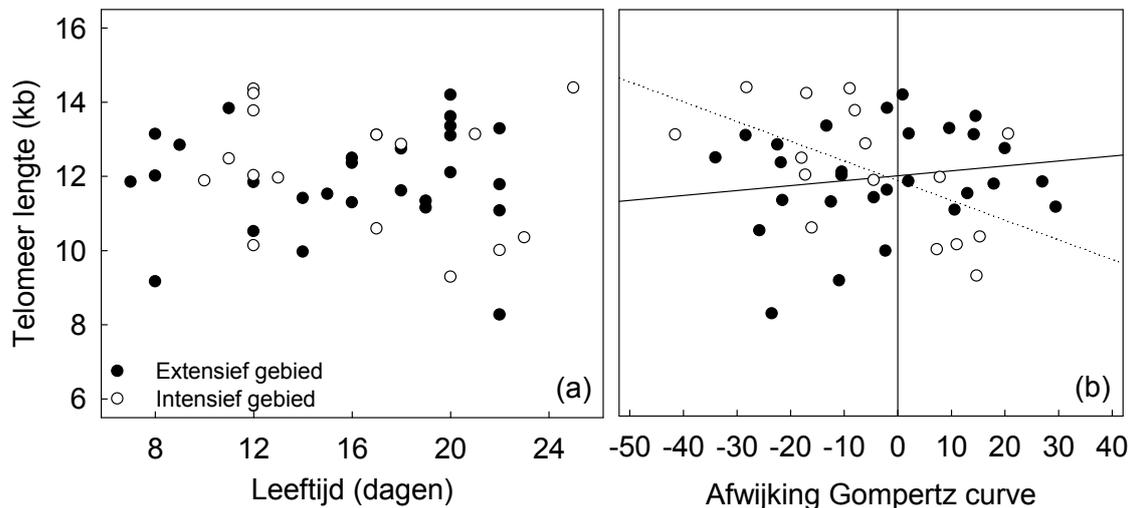
Tabel 9 Overzicht van de uitkomst van een regressie met de tweede meting afhankelijk van de eerste meting, gebied en de interactie tussen tijdsinterval en gebied. De uitkomsten voor intercept, meting 1 en gebied zijn zonder de interactie van tijdsinterval en gebied. Deze laatste is in een tweede model berekend met alle drie termen.

Term	Gemiddelde			10%			20%			30%			40%		
	Effect (Std fout)	t Ratio	Prob	Effect (Std fout)	t Ratio	Prob	Effect (Std fout)	t Ratio	Prob	Effect (Std fout)	t Ratio	Prob	Effect (Std fout)	t Ratio	Prob
Intercept	24307,22 (187,36)	129,7	<,0001	8247,76 (102,65)	80,4	<,0001	11007,75 (72,64)	151,5	<,0001	13541,32 (63,74)	212,4	<,0001	16177,20 (73,86)	219,0	<,0001
Meting 1	-1,01 (0,015)	-65,7	<,0001	-1,01 (0,025)	-40,4	<,0001	-0,99 (0,013)	-75,2	<,0001	-0,99 (0,0094)	-105,8	<,0001	-0,99 (0,0091)	-109,4	<,0001
Gebied	-6,59 (4,21)	-1,6	0,136	-3,81 (4,06)	-0,9	0,361	-4,72 (3,26)	-1,5	0,166	-1,57 (1,05)	-1,5	0,154	0,0089 (0,070)	0,1	0,901
TijdInt*Gebied	-2,96 (5,06)	-0,6	0,567	-5,72 (5,09)	-1,1	0,278	-4,66 (3,82)	-1,2	0,239	-1,12 (1,23)	-0,9	0,374	0,071 (0,082)	0,9	0,395

Term	50%			60%			70%			80%			90%		
	Effect (Std fout)	t Ratio	Prob	Effect (Std fout)	t Ratio	Prob	Effect (Std fout)	t Ratio	Prob	Effect (Std fout)	t Ratio	Prob	Effect (Std fout)	t Ratio	Prob
Intercept	19279,60 (91,73)	210,2	<,0001	23153,45 (37,08)	624,3	<,0001	28177,72 (82,77)	340,4	<,0001	35139,38 (201,85)	174,1	<,0001	47183,09 (563,13)	83,8	<,0001
Meting 1	-0,99 (0,0094)	-105,3	<,0001	-1,00 (0,0031)	-313,8	<,0001	-1,00 (0,0058)	-172,1	<,0001	-1,01 (0,011)	-88,6	<,0001	-1,01 (0,023)	-42,9	<,0001
Gebied	-0,37 (0,98)	-0,4	0,710	-0,48 (0,73)	-0,7	0,519	-2,85 (2,29)	-1,2	0,231	-12,25 (7,60)	-1,6	0,126	-38,28 (24,81)	-1,5	0,141
TijdInt*Gebied	-1,13 (1,12)	-1,0	0,329	-0,92 (0,84)	-1,1	0,287	-0,28 (2,78)	-0,1	0,919	-5,70 (9,23)	-0,6	0,545	-15,98 (30,61)	-0,5	0,609

Ten slotte hebben we gekeken naar telomeer lengte van de jongen in de twee types broedgebieden. We vonden geen verschil tussen telomeer lengte van de jongen in intensief (n = 16) en extensief gebruikt gebied (n = 28; p = 0,62). Ook was er geen effect van leeftijd op telomeer lengte zichtbaar in de jonge grutto's (Figuur 6a; p = 0,58). Dit in tegenstelling tot telomeer metingen in kauwen waar juist een snelle afname van telomeer lengte gevonden werd in kuikens (Salomons et al. 2009). Dit was echter een longitudinale studie, in tegenstelling tot onze cross-sectionele dataset. Als de metingen niet binnen individuen zijn verricht kan een afname met leeftijd gemaskeerd worden door groter variatie in telomeer lengte tussen individuen van dezelfde leeftijd.

Ook hebben we gekeken naar telomeer lengte ten opzichte van afwijkingen van de Gompertz curve (Figuur 6b). Deze curve is de gemiddelde groeicurve voor jonge grutto's (Beintema & Visser 1989) en de afwijking van deze curve is een maat voor conditie. Er was geen significant verschil in de conditie van de jongen in intensief gebied en in extensief gebied (p = 0,85). Het lijkt alsof het verband tussen telomeer lengte en conditie afhankelijk is van het gebied, maar de interactie was verre van significant (gebied * afwijking Gompertz curve: p = 0,20).



Figuur 34 Telomeer lengte (in kilo-baseparen) gemeten in jonge grutto's. (a) Telomeer lengte geplot tegen leeftijd – er is geen verband. (b) Telomeer lengte geplot tegen een maat voor lichaamsconditie, gemeten als de afwijking van het lichaamsgewicht van de Gompertz groetcurve. Met deze maat voor conditie van de jongen is een negatieve waarde slechte conditie en een positieve waarde goede conditie.

Conclusie:

We hebben een trend gevonden dat telomeer lengte afname sterker was bij grutto's die op intensief gebruikt agrarisch land broedden. Dit verschil is niet statistisch significant, maar gezien het pilot karakter van deze studie, met een beperkte steekproef, is dat niet onverwacht. De gevonden trend zou erop kunnen wijzen dat grutto's op intensief gebruikt agrarisch land meer stress ondervonden dan grutto's die op extensief agrarisch land broedden. Deze stress zouden ze kunnen ondervinden doordat de nestoverleving lager ligt, bijvoorbeeld op het moment van predatie, maar ook omdat deze grutto's vaker een tweede legsel konden hebben gehad. Het zou ook kunnen dat grutto's die op een lage kwaliteit habitat broedden (intensief agrarisch land), in algemenere zin van lagere fenotypische kwaliteit waren, en misschien ook in een slechter habitat overwinterden, zoals het geval bij de IJslandse grutto-ondersoort (Gunnarsson et al. 2005).

In kauwen is een snellere telomeer afname, met name van de langere telomeren, gecorreleerd met een lagere overleving (Salomons et al. 2009). Als dit ook zal gelden voor grutto's, zou dit uit de overlevingsanalyse met de kleuringwaarnemingen moeten blijken. We hebben hier echter geen verschil in kunnen ontdekken (zie rapport Grutto's in ruimte en tijd), mogelijk omdat het effect van de telomeer afname niet heel sterk was.

Het effect van omgeving was beter zichtbaar in de langere telomeren. Dit komt omdat de effecten op telomeer verkorting waarschijnlijk het sterkst zijn op langere telomeren, simpelweg omdat deze kwetsbaarder zijn.

De analyse is gedaan met grutto's die als volwassen vogel zijn gevangen, dus waar we niet van weten waar ze geboren zijn. Bovendien konden we door het onbekende geboortjaar niet corrigeren voor leeftijd, wat wel van belang is voor analyses van telomeer lengte, zodat we hierdoor alleen monsters konden gebruiken van vogels die meer dan eens zijn gevangen. Er zijn ook jonge grutto's geringd, maar door de lage overleving en de lage kans om een grutto terug te vangen, hadden we hier niet genoeg monsters van. Deze analyse is gedaan met monsters die in een speciale buffer zijn bewaard, maar er wordt aan een analyse gewerkt waardoor het straks ook mogelijk is om bloed bewaard in alcohol op telomeer lengte te analyseren. Dat zou betekenen dat ook monsters van vóór 2007 kunnen worden geanalyseerd, waardoor we een grotere

steekproefgrootte hebben. In de jonge grutto's hebben we geen significante verbanden gevonden voor telomeer lengte en nest gebied. Dit is deels te wijten aan het kleine aantal monsters, en deels aan de cross-sectionele opzet.

In mensen is laten zien dat bijvoorbeeld stress van invloed is op de snelheid waarmee telomeren verkorten (Epel et al., 2004). Het meten van telomeer lengte, en met name telomeer verkorting, is een betrouwbare manier om een schatting te maken van de omgevings kwaliteit en stress in de grutto's.

Literatuur:

Bischoff,C., Graakjaer,J., Petersen,H.C., Hjelmborg,J.V., Vaupel,J.W., Bohr,V., Koelvraa,S. & Christensen,K. 2005. The heritability of telomere length among the elderly and oldest-old. *Twin Research and Human Genetics*, 8, 433-439.

Blackburn,E.H. 1991. Structure and Function of Telomeres. *Nature*, 350, 569-573.
Cawthon,R.M. 2002. Telomere measurement by quantitative PCR. *Nucleic Acids Research*, 30.

Epel,E.S., Blackburn,E.H., Lin,J., Dhabhar,F.S., Adler,N.E., Morrow,J.D. & Cawthon,R.M. 2004. Accelerated telomere shortening in response to life stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 17312-17315.

Gunnarsson T. G., Gill J. A., Newton J., Potts P. M. & Sutherland W. J. (2005). Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 272: 2319-2323.

Jeanclos,E., Schork,N.J., Kyvik,K.O., Kimura,M., Skurnick,J.H. & Aviv,A. 2000. Telomere length inversely correlates with pulse pressure and is highly familial. *Hypertension*, 36, 195-200.

Njajou,O.T., Cawthon,R.M., Damcott,C.M., Wu,S.H., Ott,S., Garant,M.J., Blackburn,E.H.,

Mitchell,B.D., Shuldiner,A.R. & Hsueh,W.C. 2007. Telomere length is paternally inherited and is associated with parental lifespan. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 12135-12139.

O'Callaghan,N.J., Dhillon,V.S., Thomas,P. & Fenech,M. 2008. A quantitative real-time PCR method for absolute telomere length. *Biotechniques*, 44, 807-809.

Olovniko,A.M. 1973. Theory of Marginotomy - Incomplete Copying of Template Margin in Enzymic-Synthesis of Polynucleotides and Biological Significance of Phenomenon. *Journal of Theoretical Biology*, 41, 181-190.

Salomons,H.M., Mulder,G.A., van de Zande,L., Hausmann,M.F., Linskens,M.H.K. & Verhulst,S. 2009. Telomere shortening and survival in free-living corvids. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276, 3157-3165.