

Factoren die de overleving van weidevogelkuikens beïnvloeden



Factoren die de overleving van weidevogelkuikens beïnvloeden

Wolf Teunissen
Chris Klok
David Kleijn
Hans Schekkerman



landbouw, natuur en
voedselkwaliteit

© 2008 Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit

Rapport DK nr. 2008/dk101
Ede, 2008

Deze publicatie is ook bij SOVON Vogelonderzoek Nederland uitgebracht onder
nr. 2008/01

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij de directie Kennis onder
vermelding van code 2008/dk101 en het aantal exemplaren.

Oplage	150 exemplaren
Samenstelling	Wolf Teunissen (SOVON Vogelonderzoek Nederland), Chris Klok, David Kleijn, (Alterra, Wageningen) Hans Schekkerman (Vogeltrekstation, Heteren)
Druk	Ministerie van LNV, directie IFZ/Bedrijfsuitgeverij
Productie	Directie Kennis Bedrijfsvoering/Publicatiezaken Bezoekadres : Horapark, Bennekomseweg 41 Postadres : Postbus 482, 6710 BL Ede Telefoon : 0318 822500 Fax : 0318 822550 E-mail : DKinfobalie@minlnv.nl

Voorwoord

In de kenniskring weidevogellandschap wisselen onderzoekers, agrariërs, LNV, provincies en natuur- en onderwijsorganisaties informatie, kennis en ervaring uit. Aanleiding voor de kenniskring was en is het feit dat ondanks de inspanningen van overheid, agrariërs en terreinbeherende instanties het verlies aan biodiversiteit in het weidevogellandschap nog niet tot stilstand is gekomen en dat de aantallen weidevogels nog steeds sterk achteruitgaan.

De kenniskring initieert en begeleidt onderzoeks-, onderwijs- en communicatieprojecten en geeft adviezen ten aanzien van de effectiviteit van weidevogelbeheer aan verschillende overheden en organisaties op het gebied van de inrichting van het weidevogellandschap.

In de kennisagenda weidevogellandschap zien we zowel ecologische als organisatorische kennisvragen. Een goede kennis van de ecologie van de weidevogels is noodzakelijk voor het ontwerp van daadwerkelijk effectieve beheer- en beleidsmaatregelen. Het tweede type vragen draagt bij aan een optimale uitvoerbaarheid daarvan. Het rapport dat hier voor u ligt, sluit aan op de ecologische kennisvragen.

Uit diverse studies is in de laatste jaren steeds duidelijker geworden dat verminderde overleving van weidevogelkuikens een belangrijke oorzaak van de achteruitgang is. Vandaar dat de kenniskring weidevogellandschap dit onderzoek in gang heeft gezet. Het is gericht op de kenmerken en gedrag van de weidevogel(kuiken)s. Vanuit deze kennis worden de benodigde omgevingscondities en beheer vervolgens afgeleid. Dit is in contrast met een ander product van de kenniskring dat gelijktijdig verschijnt: "Weidevogels op landschapsschaal". Daarin worden juist omgevingscondities op landschapsschaal vergeleken met het succes of falen van weidevogelpopulaties en wordt op die manier vastgesteld welke condities klaarblijkelijk optimaal zijn. De uitkomsten van beide benaderingswijzen zijn aanvullend en versterken elkaar:

Beiden bevestigen dat stabiele subpopulaties alleen mogelijk zijn in kernen waar jaarlijks hoge percentages lang gras tot in juni gerealiseerd kunnen worden. Daarnaast zijn verminderde bemesting en/of waterpeilverhoging essentiële onderdelen van weidevogelbeheer. Dit vanwege de voor de kuikens noodzakelijke open structuur van graslanden.

DE DIRECTEUR DIRECTIE KENNIS
Dr. J.A. Hoekstra

Inhoudsopgave

Samenvatting	7
1 Inleiding	11
2 Effect geboortegewicht kuikens op overleving	13
2.1 Beschikbare data	13
2.2 Analyse	14
2.3 Geboortegewicht en overleving	15
2.4 Eieren en kuikenoverleving	16
2.5 Overleving en conditie kuikens rond 1980	18
2.6 Conclusies	20
3 Kuikenoverleving in de loop van het seizoen	23
3.1 Inleiding	23
3.2 Kuikenoverleving in de loop van het broedseizoen	24
3.3 Conclusies	26
4 Invloed van weersomstandigheden op de overleving van kuikens	27
4.1 Inleiding	27
4.2 Overleving van gezenderde kuikens en het weer	28
4.3 Conclusies	30
5 Model kuikengroei Grutto (<i>Limosa limosa</i>)	31
5.1 Inleiding	31
5.2 Methode	32
5.3 Resultaten	36
5.4 Discussie en conclusies	46

6	Indirecte effecten van weersomstandigheden op gruttkuikens via graslandbeheer	49
6.1	Achtergrond	49
6.2	De relatie tussen temperatuur en de timing van werkzaamheden	49
6.3	Het effect van veranderende weersomstandigheden op de uitkomst van gruttkuikens	50
6.4	Houden veranderingen in vegetatieontwikkeling en uitkomstdatum van gruttkuikens gelijke tred?	52
6.5	Effecten van weersomstandigheden op vegetatiekwaliteit	53
6.6	Conclusies en discussie	54
7	Verplaatsingen van families en de overleving van kuikens	55
7.1	Inleiding	55
7.2	Oorzaak van verplaatsingen	55
7.3	Verplaatsingen en overleving	57
7.4	Conclusies	58
8	Discussie	61
8.1	Overleving kuikens	61
8.2	Weerinvloeden	61
8.3	Weidevogelbeheer	62
9	Verder onderzoek	65
	Literatuur	67
Bijlage 1	Geboortegewicht en overleving	71
Bijlage 2	Frequentieverdeling conditie-indexen	75
Bijlage 3	Effecten conditie	77
Bijlage 4	Alternatieve parametrisatie van temperatuurgerelateerde dagelijkse energieuitgaven (DEE m,T).	79

Samenvatting

Uit onderzoek naar de effectiviteit van het huidige weidevogelbeheer komt telkens naar voren dat er voor de ontwikkeling van een beter beheer op een aantal punten nog onvoldoende kennis aanwezig is over factoren die van belang zijn voor de overleving van weidevogelkuikens. Die ontbrekende kennis spitst zich toe op de invloed die weer, voedsel en beheer op de conditie en daarmee op de overleving van kuikens hebben. Een deel van de vragen kan alleen worden beantwoord door nieuw opgezet veldwerk, maar een deel kan wel beantwoord worden op grond van nieuwe analyses en bestaande datasets. De belangrijkste uitkomsten van die analyses worden hieronder beschreven.

Wat is de relatie tussen geboortegewicht van de kuikens en hun overleving?

- Het geboortegewicht heeft een significante invloed op de overleving van gruttokuikens (fig. 2.1). Dit effect is echter niet gevonden bij kievitkuikens. Voor beide soorten geldt dat zwaardere kuikens gemiddeld ouder worden (een groter deel van de kuikenperiode weten te overbruggen) dan lichte kuikens. In het geval van gruttokuikens blijkt dat de overleving van de kuikens vooral toeneemt als ze zwaarder zijn dan 30 g. Bij ongeveer 20% van de kuikens is dit het geval
- De grootte van de eieren heeft geen effect op de lichaamsgrootte (snavel lengte) van de kuikens bij geboorte, maar wel een positief effect op het geboortegewicht (en dus de geboorteconditie) van de kuikens (fig. 2.3). Ouders die grote eieren weten te produceren hebben naar verwachting dus meer kans dat hun jongen ook vliegvlug zullen worden.
- Bij drie onderzochte steltlopersoorten in de jaren zeventig en tachtig neemt de kans dat een kuiken vliegvlug wordt toe naarmate de conditie van de kuikens op het moment van ringen groter is (fig. 2.5). Dit effect lijkt het sterkst aanwezig te zijn bij de Tureluur, in mindere mate bij Grutto en het minst bij Kievit. De kans om als vliegvlugge vogel te worden teruggemeld verschilt echter van jaar op jaar, waarbij ook tussen soorten verschillen bestaan.

Wat is de relatie tussen uitkomstdatum en kuikenoverleving?

- De uitkomstpiek van gruttolegsels ligt in West-Nederland met 11 mei ruim een week vroeger dan in Noord-Nederland met 19 mei (tabel 3.1).
- De overleving van de kuikens blijkt in de loop van het broedseizoen snel af te nemen (fig. 3.1). Die overleving is aan het begin van de kuikenperiode ongeveer drie maal zo groot als aan het eind daarvan. Het gevolg hiervan is dat kuikens uit vervolglegsels een kleinere kans hebben om vliegvlug te worden dan kuikens uit eerste legsels.
- Het maximum in geboortegewicht wordt bereikt rond de mediane uitkomstdatum van grutto- en kievitlegsels (fig. 3.2). De verschillen in geboortegewicht bij aanvang en het einde van het broedseizoen zijn echter niet erg groot en lijken de lagere overleving aan het eind van het broedseizoen niet geheel te kunnen verklaren.

Wat is de invloed van weeromstandigheden op de overleving van jongen?

- Significante directe effecten van weerparameters op de overleving van kuikens op de tijdschaal van een tot enkele dagen werden niet gevonden. De verschillende analyses wezen wel allemaal in dezelfde richting. Neerslag lijkt van invloed te zijn op de directe overleving, maar dan gaat het niet zo zeer om de hoeveelheid neerslag, maar om de lengte van de periode waarin het regent. Tenslotte lijkt ook de windsnelheid in de meeste gevallen de overleving te verlagen (tabel 4.2). Het

lijkt er verder op dat de gevoeligheid voor weer bij gruttokuikens wat groter is dan bij kievitkuikens.

- Dit betekent niet dat weidevogelkuikens weinig gevoelig zijn voor weeromstandigheden. Het is aannemelijk dat indirecte weereffecten (zoals een verlaagde voedselopname of verhoogde energie-uitgaven) veelal over een wat langere periode accumuleren voordat ze fataal worden voor een kuiken. Op de korte tijdschaal van de peilintervallen hoeven zulke relaties dan niet duidelijk naar voren te komen; een kuiken kan sterven in een warm peilinterval als gevolg van slechte omstandigheden in de periode daarvoor.
- Voorlopig moeten deze resultaten nog als indicatief worden beschouwd omdat het kuikengroeimodel nog niet alle relaties optimaal beschrijft. Wel maakt het duidelijk dat na een verdere verfijning van het model effecten van omgevingsvariabelen en na toevoeging van extra modules effecten van graslandgebruik en predatie en de invloed die beheer daar op kan hebben, goed beschreven kunnen worden.
- Via scenario's aan de hand van het kuikengroeimodel lijkt het er op dat temperatuur (fig. 5.9 a), wind (fig. 5.9c) en regen (fig. 5.9b) de groei van kuikens sterk kan beïnvloeden. Dit laatste wordt vooral veroorzaakt doordat regen de tijd besteed aan foerageren beperkt voor jonge kuikens omdat ze vaker bebroed moeten worden (zie fig. 5.5).
- Simulaties van de weersomstandigheden in de jaren 1996, 2003 en 2006 op het aantal kuikens dat vliegvlug wordt indiceren dat 1996 een slechter jaar voor kuikens was dan 2003 en 2006 (fig 5.12a). Als maaien aan het model wordt toegevoegd blijkt dat maaien vooral in 1996 grote gevolgen had voor de overleving van de kuikens, waarbij alleen het maai-effect via de verandering in voedselaanbod is meegenomen (fig. 5.12b). Een interessante uitkomst van het model is verder dat als wordt gekeken naar het gewicht van de kuikens die overleven tot de vliegvlug leeftijd 2003 duidelijk een beter jaar was dan 2006 (fig. 5.12.b), wederom suggereert het model dat het effect van maaien sterker is naarmate het jaar qua weersomstandigheden slechter was.
- De ontwikkelingen in landgebruik in het kuikenseizoen van de Grutto blijken redelijk goed voorspelbaar te zijn aan de hand van de temperatuursom. Desondanks kan landgebruik in individuele gebieden en jaren sterk afwijken van de gemiddelde trend door factoren, zoals regenval, die moeilijk vatbaar zijn in statistische analyses. Mogelijk kunnen de effecten van deze factoren wel ingebouwd worden in simulatiemodellen.
- De temperatuursom waarop gemiddeld 50% van het oppervlak van goede weidevogelgebieden in Nederland gemaaid/beweid was werd in de loop van de periode 1960-2005 steeds vroeger in het seizoen bereikt. Agrarische werkzaamheden, en vooral het moment waarop voor het eerst gemaaid of beweid wordt, kunnen dus steeds eerder in het seizoen plaatsvinden. Dit wordt gestaafd door trends in mediane maaidata van weidevogelgebieden in de periode 1982-2006.
- De mediane uitkomstdatum van gruttokuikens is positief gerelateerd aan de datum waarop een temperatuursom van 180°C wordt bereikt. Desondanks zijn er geen aanwijzingen dat gruttokuikens in de periode 1984-2005 vroeger uit het ei gekropen zijn, ondanks een sterke toename van de winter- en voorjaarsstemperaturen in die periode.
- Vergeleken met midden jaren tachtig van de vorige eeuw is de temperatuursom op het moment dat gruttokuikens uit het ei kruipen ongeveer 250°C hoger (fig. 6.5). Dat heeft tot gevolg dat de vegetatie veel verder ontwikkeld (hoger, dichter, zwaarder) is op het moment dat de kuikens hun eerste stappen zetten.

Wat is het effect van verplaatsingen op de overleving van kuikens?

- Gruttokuikens wisselen in de helft van de peilintervallen (± 3 dagen) van perceel, terwijl kievitkuikens dat slechts in een derde van de intervallen doen. Niet altijd leidde dat tot een verandering van perceeltype. Kievitkuikens veranderden echter vooral van perceeltype als ze werden waargenomen op percelen die onlangs beweid of gemaaid waren, of die uit lang gras bestonden (fig. 7.1). Als een gruttokuiken werd waargenomen op een bouwlandperceel, werd die praktisch

altijd de volgende keer op een ander perceeltype teruggevonden. Maar ook percelen die onlangs beweide waren of waarop nog gras lag van het maaien waren bij de volgende peiling bijna altijd verlaten. De kans dat een kuiken van perceeltype wisselt verandert in de loop van het broedseizoen. Gruttokuikens gaan steeds vaker van perceeltype wisselen, terwijl kievitkuikens dat juist steeds minder gaan doen. Ongetwijfeld heeft dit te maken met veranderingen in het aanbod van geprefereerd habitat voor beide soorten.

- Directe effecten van het wisselen van perceel of de afgelegde afstand op overleving konden met bestaande datasets niet worden geanalyseerd. Een verkenning van de mogelijke effecten in de beschikbare gegevens wees uit dat in ieder geval bij gruttokuikens de overleving juist toeneemt bij perceelwisselingen of een grotere afgelegde afstand. Bij kievitkuikens werden hier geen duidelijke aanwijzingen voor gevonden, hoewel de indruk was dat de effecten dezelfde kant op gingen als bij gruttokuikens. Vermoed wordt echter dat het gevonden positieve verband een reflectie is van de gedwongen verhuizingen door kuikens als gevolg van het landgebruik.

Implicaties voor beheer

Op grond van de mediane uitkomstdatum moet in West-Nederland minimaal tot 8 juni en in Noord-Nederland tot 17 juni het beheer maximaal gericht zijn op een optimale inrichting van het opgroeihabitat van gruttokuikens. Dat beheer zal bovendien de negatieve gevolgen van de vervroegde gewasontwikkeling voor de kuikens teniet moeten doen. Dat betekent dat het beheer vooral gericht moet zijn op een vertraging van die gewasontwikkeling. Bijvoorbeeld via verminderde bemesting en/of waterpeilverhoging. Welke maatregelen het meest effectief zijn en hoe uitvoerbaar die zijn zal onderzocht moeten worden.

1 Inleiding

Al jaren wordt in Nederland door inzet van allerlei beheermaatregelen gepoogd de achteruitgang van weidevogels in het agrarisch gebied te stoppen. Dit nam al een aanvang met het opstellen van de Relatienota in 1975 en de afsluiting van de eerste beheersovereenkomsten in 1981. In de loop van de jaren negentig werd duidelijk dat deze aanpak voor veel boeren niet interessant was, vooral omdat het gekenmerkt werd door te weinig flexibiliteit bij de inzet van de maatregelen. Dat leidde tot de invoering van begrippen als 'Ruime Jas' of 'Vliegende hectares'. In een poging om die gewenste flexibiliteit meer structuur te geven en nieuwe kennis ten aanzien van beheermaatregelen als vrijwillige weidevogelbescherming of bijvoorbeeld vluchtstroken te integreren in het beheer, werd aan het begin van deze eeuw het Programma Beheer geïntroduceerd. In al die jaren is de achteruitgang van de weidevogels gestaag doorgegaan. Sterker nog, het lijkt er op dat de aantallen de laatste jaren nog sneller dalen dan in de periode daarvoor (Teunissen & Soldaat 2006). Het begeleidende onderzoek bij de verschillende vormen van beheer maakte duidelijk dat die achteruitgang toch vooral het gevolg was van een matige of ronduit slechte reproductie bij de weidevogels. Zo bleek dat bescherming van legfels door vrijwilligers wel leidde tot een verhoging van het aantal kuikens dat werd geboren, maar dat de overleving van die kuikens zeer laag was (Schekkerman & Muskens 2000, Teunissen 2000).

Deze wetenschap vormde de aanleiding om meer te gaan experimenteren met het zogenaamde mozaïekbeheer. Dit kreeg gestalte via het project Nederland-Gruttoland, een initiatief van Vogelbescherming Nederland, Landschapsbeheer Nederland en Natuurlijk Platteland Nederland. In dit project werd een uitgekiend beheer uitgetest dat vooral tot doel had de overleving van gruttokuikens te verbeteren. Uit het onderzoek naar de effectiviteit bleek dat meer kuikenland (voornamelijk gevormd door later gemaaid graslanden) een hogere kuikenoverleving tot gevolg heeft, maar tegelijk bleek dat de hoeveelheid kuikenland toch nog onvoldoende was, want er werden nog onvoldoende kuikens groot om de populatie op peil te houden (Schekkerman *et al.* 2005). Vergelijking met eerdere jaren ('80-'90) liet zien dat toendertijd de overleving van kuikens beduidend beter was bij eenzelfde hoeveelheid kuikenland (Schekkerman *et al.* 2008^a). Wat hiervan de oorzaak is is niet geheel duidelijk. Het is mogelijk dat de kwaliteit van de graslanden is veranderd waardoor het voedselaanbod voor de kuikens niet meer vergelijkbaar is met die van een aantal jaren geleden. Een andere mogelijkheid die wel eens is geopperd als verklaring is dat de conditie van de oudervogels bij aanvang van het broedseizoen minder is geworden, waardoor de eieren kleiner worden en de jongen bij hun geboorte minder reserves hebben. Maar ook veranderingen in weerpatronen kunnen hierin mogelijk een rol spelen, met als gevolg dat opnieuw het voedselaanbod negatief wordt beïnvloed. Daarnaast is in ieder geval gebleken dat agrarisch landgebruik een belangrijke invloed kan uitoefenen op de overleving van kuikens. Gruttolegfels in het lange gras hebben als er wordt gemaaid een kans van 5% om dit te overleven als het legfel niet wordt gezien door de boer of een vrijwilliger (Teunissen 1999). Terwijl de voedselopname van de kuikens op het gemaaid grasland beduidend lager is (Schekkerman & Beintema 2007). Tenslotte is gebleken dat de voornaamste doodsoorzaak van kuikens predatie is (Teunissen *et al.* 2005). Dat op zich is niet verontrustend, want onder natuurlijke omstandigheden is predatie over het algemeen ook de belangrijkste doodsoorzaak, maar wel is de indruk ontstaan dat predatieverliezen onder kuikens zijn toegenomen. Onder meer door het herstel van een aantal predators in de afgelopen decennia. Uit het predatieonderzoek kwam

echter ook naar voren dat kuikens met een lagere conditie meer kans hebben om dood te gaan; in de meeste gevallen door predatie. Maar ook het beheer van graslandpercelen blijkt hierin een rol te spelen. Kuikens op pas gemaaide percelen hebben een grotere kans om te worden gepredeerd (Schekkerman *et al.* 2008^b).

Voor de Kenniskring Weidevogels maakte dit duidelijk dat er op een aantal punten nog essentiële kennis ontbreekt over de factoren die van belang zijn voor de overleving van weidevogelkuikens. Die ontbrekende kennis spitst zich toe op de sterftetekans van kuikens, juvenielen en adulten en de invloed van weer, voedselaanbod en conditie daarop. Een deel van de vragen die zijn geformuleerd door de Kenniskring rondom dit thema zijn alleen te beantwoorden door nieuw veldwerk; andere ook door nadere analyse van bestaande data. Dit laatste wordt voor een deel gedaan in dit rapport. De vragen die aan bod komen in dit rapport zijn:

- Wat is de relatie tussen geboortegewicht van de jongen en hun overleving? Deze vraag wordt behandeld in hoofdstuk 2.
- Is er een verschil in overleving tussen kuikens uit eerste legsels en vervolglegsels? Deze vraag komt aan de orde in hoofdstuk 3.
- Wat is de invloed van weeromstandigheden op de overleving van jongen? Deze problematiek komt aan de orde in hoofdstuk 4 (directe effecten van weer op de overleving), in hoofdstuk 5 (effecten van weer op de groei van kuikens worden onderzocht a.d.h.v. een groeimodel voor kuikens) en tenslotte in hoofdstuk 6 (waarin aandacht voor indirecte effecten van weer op de overleving via het graslandgebruik).
- Wat is het effect van verplaatsingen van weidevogelfamilies op de overleving van kuikens (hoofdstuk 7)?

2 Effect geboortegewicht kuikens op overleving

2.1 Beschikbare data

De gegevens die voor dit onderdeel zijn gebruikt zijn afkomstig uit twee studies; het project Nederland-Gruttoland (Schekkerman *et al.* 2005) en het onderzoek naar effecten van predatie op weidevogels (Teunissen *et al.* 2005). Voor een beschrijving van de onderzoeksgebieden wordt verwezen naar de desbetreffende rapporten. In beide studies zijn kuikens van Grutto en Kievit geringd en uitgerust met kleine radiozenders met als voornaamste doel om de overleving en doodsoorzaken van kuikens vast te stellen. In deze projecten zijn in totaal 504 gruttokuikens en 410 kievitkuikens geringd en/of gezenderd. In beide projecten was het onderzoek niet primair gericht op effecten van geboortegewicht. Wel werd er naar gestreefd om de jongen direct bij uitkomst in het nest te vangen en te ringen of zenderen. In het onderzoek naar de effectiviteit van het mozaïekbeheer in het project Nederland-Gruttoland was dit zelfs een voorwaarde omdat de effectiviteit onder andere werd afgemeten aan de overleving van de jongen. In het predatieproject was die noodzaak minder groot omdat hier de belangrijkste vraag was hoe vaak kuikens worden gepredeerd en door wie. Vooral bij gruttokuikens is kuikens vangen in het nest eigenlijk de enige manier om voldoende jongen te kunnen volgen, omdat na uitkomst de jongen al snel het nest verlaten en vervolgens verdwijnen in het hoge gras dat door hen wordt geprefereerd. Kievitkuikens vertoeven vooral op percelen met kort gras en zijn daardoor makkelijker te vinden en te vangen na uitkomst. In het predatieonderzoek zijn vooral veel kievitkuikens daarom niet alleen in het nest gevangen, maar ook nog later in de opgroefase. Biometrie werd niet altijd al meteen bij de eerste vangst bepaald bijvoorbeeld als er op een dag veel nesten uitkwamen of de weersomstandigheden niet optimaal waren voor de kuikens. In het eerste geval werd ervoor gekozen om zo veel mogelijk jongen te ringen en/of zenderen en in het tweede geval om de verstoring zo veel mogelijk te beperken. In een later stadium werden dan alsnog biometriegegevens verzameld om zo de ontwikkeling (groei) van de jongen te kunnen volgen. Het gevolg van deze aanpak is dat van alle gevangen kuikens 'slechts' 240 gruttokuikens en 74 kievitkuikens op hun geboortedag zijn gezenderd en gewogen en gemeten.

Een tweede dataset is beschikbaar gesteld door Albert Beintema. In de periode 1976-1985 zijn, in een project georganiseerd door het toenmalige Rijksinstituut voor Natuurbeheer (Beintema 1994, 1995), door vrijwillige vogelringers verspreid over Nederland in totaal 41.983 kuikens geringd. Veruit het grootste deel betrof kievitkuikens (tabel 2.1). In totaal zijn 7.650 kuikens geringd in het nest. Van iets meer dan 40% van die kuikens is ook het gewicht bepaald en in bijna 60% van de gevallen is de snavel lengte gemeten (tabel 2.1). In de database van het Vogeltrekstation is nagegaan welke van die geringde kuikens zijn teruggemeld en zo ja wanneer. In totaal zijn er 1507 kuikens teruggemeld. Aan de hand van de ringdatum en de terugmelddatum kan worden vastgesteld welke van de teruggemelde kuikens ten minste vliegvlug zijn geworden (voor alle soorten is de terugmelddatum op minimaal 25 dagen later dan de ringdatum gesteld; overigens bleek in alle gevallen dat er geen kuikens zijn teruggemeld in de leeftijd tussen 25 en 35 dagen), het eerste jaar hebben

overleefd (terugmelddatum is minimaal 365 later dan de ringdatum) of al in de kuikenfase zijn omgekomen (terugmelddatum is binnen 25 dagen na ringdatum).

2.2 Analyse

De invloed van het geboortegewicht op de overleving van gezenderde grutto- en kievitkuikens is allereerst onderzocht door, met een logistisch regressiemodel dat aanneemt dat de responsvariabele binomiaal verdeeld is, het effect van het geboortegewicht op de kans dat het kuiken vliegvlug wordt te onderzoeken. Om te corrigeren voor verschillen tussen gebieden, jaren en de structurele grootte zijn in het model eerst gebied (jaar voegde niets toe, doordat jaarlijks andere gebieden zijn onderzocht) en de structurele grootte (snavelengte) van het kuiken opgenomen. Structurele grootte geeft informatie over de afmetingen van het kuiken. In principe zijn grotere kuikens ook zwaarder, terwijl we in dit geval vooral geïnteresseerd zijn in de vraag of kuikens die relatief zwaar zijn (meer 'reserves' hebben) een betere overleving hebben dan kuikens die relatief licht zijn. In dat geval moet het gewicht dus gecorrigeerd worden voor de grootte van het kuiken.

Als tweede maat om het effect van geboortegewicht op de overleving te onderzoeken is de maximaal bereikte leeftijd van de gezenderde kuikens gebruikt. Daarvoor is een regressiemodel gebruikt dat aanneemt dat de responsvariabele Poisson verdeeld is, waarbij opnieuw gebied en snavelengte eerst in het model zijn opgenomen.

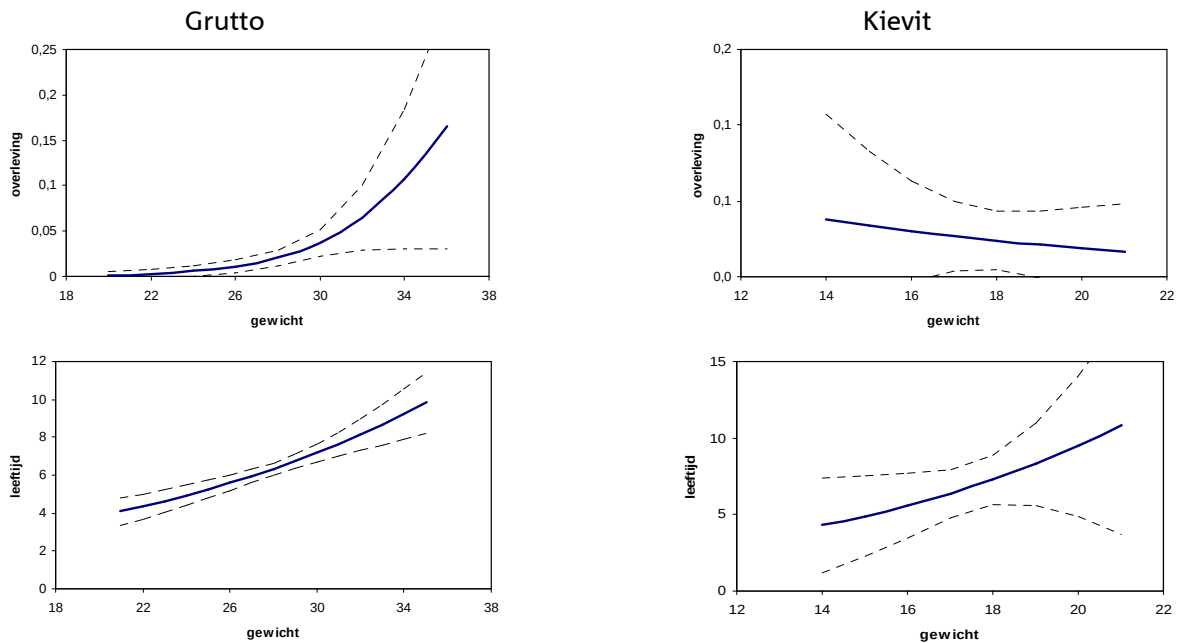
Tabel 2.1. Overzicht van het aantal kuikens dat in de periode 1976-1985 is geringd (totaal geringd) en het deel daarvan dat in het nest is geringd (jongen 0 dagen oud) en waaraan biometrie is bepaald. In het tweede deel van de tabel worden dezelfde getallen gegeven voor de kuikens waarvan een terugmelding is ontvangen door het Vogeltrekstation. Data zijn beschikbaar gesteld door Albert Beintema, Rijksinstituut voor Natuurbeheer.

Soort	Aantal			Totaal geringd
	in nest geringd	gewicht	snavelengte	
Grutto	2745	1431	1847	7879
Kemphaan	138	75	123	250
Kievit	3809	1152	1769	27042
Scholekster	52	10	52	4226
Tureluur	906	488	646	2586
Totaal	7650	3156	4437	41983

Alle jongen die in het nest zijn geringd en gemeten en waarvan een terugmelding is ontvangen

Grutto	68	41	47
Kievit	82	18	33
Tureluur	29	18	20
Totaal	179	77	100

Met de data van Albert Beintema zijn twee analyses uitgevoerd. Allereerst is onderzocht in hoeverre het geboortegewicht van invloed is geweest op de overleving. Dat kon alleen worden [wt1]gedaan met de kuikens die in het nest zijn geringd en gemeten. In de tweede analyse is de conditie van de jongen bepaald door het gewicht tijdens de laatste keer dat het kuiken in handen is geweest (in de meeste gevallen was dat ook de enige keer) te delen door het gewicht dat verwacht mocht worden op grond van de waargenomen snavelengte, volgens de relatie gevonden door Beintema (1991).



Figuur 2.1. Relatie (getrokken lijn) tussen de overleving (boven) van grutto- (links) en kievitkuikens (rechts) op grond van hun geboortegewicht (g) na correctie voor lichaamsgrootte. In de onderste grafieken is de relatie tussen het geboortegewicht en de gemiddeld bereikte leeftijd weergegeven eveneens na correctie voor lichaamsgrootte. Stippellijnen geven de betrouwbaarheidsintervallen weer.

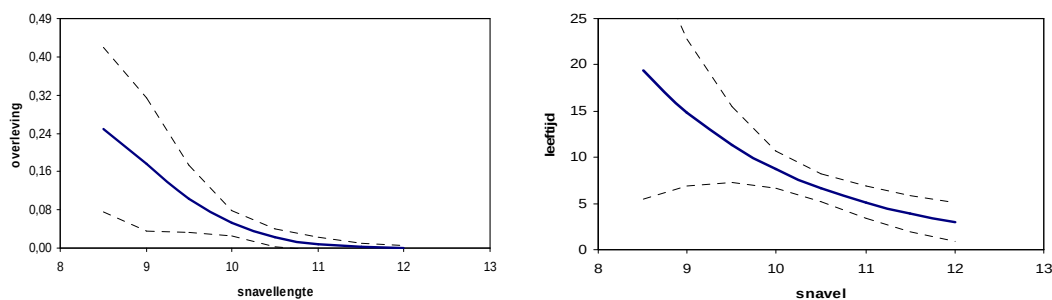
2.3 Geboortegewicht en overleving

Uit het logistische regressiemodel blijkt dat bij de gezenderde gruttokuikens de overleving toeneemt naarmate de jongen bij uitkomst groter zijn (bijlage 1). Tevens blijkt dat bij dezelfde lichaamsgrootte de overleving groter is als het geboortegewicht groter is ($F_{1,239} = 12,44$, $p < 0,001$; fig. 2.1). Volgens de modeloutput doet de sterkste stijging in overleving zich voor vanaf ongeveer 30 g. Van alle gemeten gruttojongen weegt ongeveer 20% meer dan 30 g. Slechts een beperkt deel van de jongen maakt dus op grond van zijn geboortegewicht een duidelijk verhoogde kans om vliegvlug te worden. Bij de Kievit is geen significant effect van het geboortegewicht op de overleving gevonden ($F_{1,73} = 0,22$, $p = 0,638$; fig. 2.1) en een negatief effect van lichaamsgrootte op de overleving (bijlage 1).

Als het effect van geboortegewicht op de door kuikens bereikte leeftijd wordt onderzocht blijkt zowel bij Grutto als Kievit de lichaamsgrootte een negatief effect te hebben (bijlage 1). Maar bij de Grutto is dit effect niet significant, terwijl dat bij de Kievit wel het geval is ($F_{1,73} = 43,87$, $p < 0,001$). [wt2] Bij Grutto en Kievit is na correctie voor de lichaamsgrootte het effect van het geboortegewicht op de bereikte leeftijd wel significant positief (resp.: $F_{1,239} = 28,12$, $p < 0,001$ en $F_{1,73} = 10,78$, $p = 0,001$). Met andere woorden kuikens die bij aanvang zwaarder zijn ten opzichte van hun snavelengte worden gemiddeld ouder. Dit effect doet zich sterker voor bij de Kievit dan bij de Grutto. Wat niet geheel verwonderlijk is als bedacht wordt dat het gemiddelde gewicht van een kievitkuiken bij geboorte kleiner is dan dat van een gruttokuiken (resp.: 19,6 g vs. 28,1 g). Het relatieve belang van een gram lichaamsreserve is daardoor bij een Kievit groter dan bij de Grutto. De gemiddelde leeftijd die wordt bereikt bij het gemiddelde geboortegewicht is voor de Kievit 8,3 dagen en voor de Grutto 6,3 dagen. Dat betekent dat alleen kuikens met een bovengemiddeld geboortegewicht een redelijke kans hebben om de vliegvlugge leeftijd te bereiken.

Een opmerkelijke uitkomst is bovendien dat na correctie voor het geboortegewicht, lichaamsgrootte een negatief effect heeft op zowel de overleving ($F_{1,73} = 6,68$, $p = 0,012$) als de bereikte leeftijd ($F_{1,73} = 7,08$, $p = 0,01$) bij kievitkuikens (fig. 2.2). Een

fenomeen dat niet is aangetroffen bij gruttkuikens. In het geval van kieviten vertonen jongen die kleiner zijn met eenzelfde gewicht bij uitkomst dus een betere overleving. Tegelijk vertonen kievitjongen met eenzelfde lichaamsgrootte en verschillend geboortegewicht geen verschil in overleving, maar wel in de maximaal bereikte leeftijd. In beide gevallen hebben zulke kuikens meer (gewichts-)reserves per eenheid structurele grootte, dus een betere 'conditie'. Bij Grutto's heeft lichaamsgrootte bij eenzelfde geboortegewicht geen effect op de overleving of de bereikte leeftijd, terwijl kuikens met eenzelfde lichaamsgrootte wel een betere overleving en maximaal bereikte leeftijd hebben bij een groter geboortegewicht. De resultaten wijzen dus in het algemeen op een positief effect van de aanvangsconditie (hoeveelheid reserves t.o.v. de structurele grootte), maar niet van de structurele grootte per se.



Figuur 2.2. Relatie tussen lichaamsgrootte aangeduid met snavel (mm) en de overleving en gemiddeld bereikte leeftijd na correctie voor verschillen in geboortegewicht bij kievitkuikens. Stippellijnen geven de betrouwbaarheidsintervallen weer. Een dergelijk verband werd niet gevonden bij gruttkuikens.

2.4 Eieren en kuikenoverleving

Waarom is het ene jong (relatief) zwaarder dan het andere jong? Aangezien het in dit geval om het geboortegewicht gaat, ligt het voor de hand dat dit samenhangt met de kwaliteit van het ei. Jongen krijgen vanuit het ei reserves mee die de jongen door de eerste moeilijke dagen moeten helpen. De hoeveelheid reserve wordt in belangrijke mate bepaald door wat de ouder in het ei weet te stoppen. Dat kan enerzijds worden bepaald door de kwaliteit van de ouder en anderzijds door het beschikbare voedsel in een gebied. Helaas zijn er in de afgelopen jaren weinig gegevens verzameld over eivolumes of eigewichten die zijn te koppelen aan individueel herkenbare ouders en de overleving van de kuikens die uit die eieren zijn gekropen.

Hans Schekkerman heeft in zijn onderzoek in de jaren negentig (Schekkerman 1997) zowel eimaten verzameld als biometrie van kuikens bij het uitkomen van het legsel. Gegevens over de overleving van deze kuikens zijn niet verzameld.

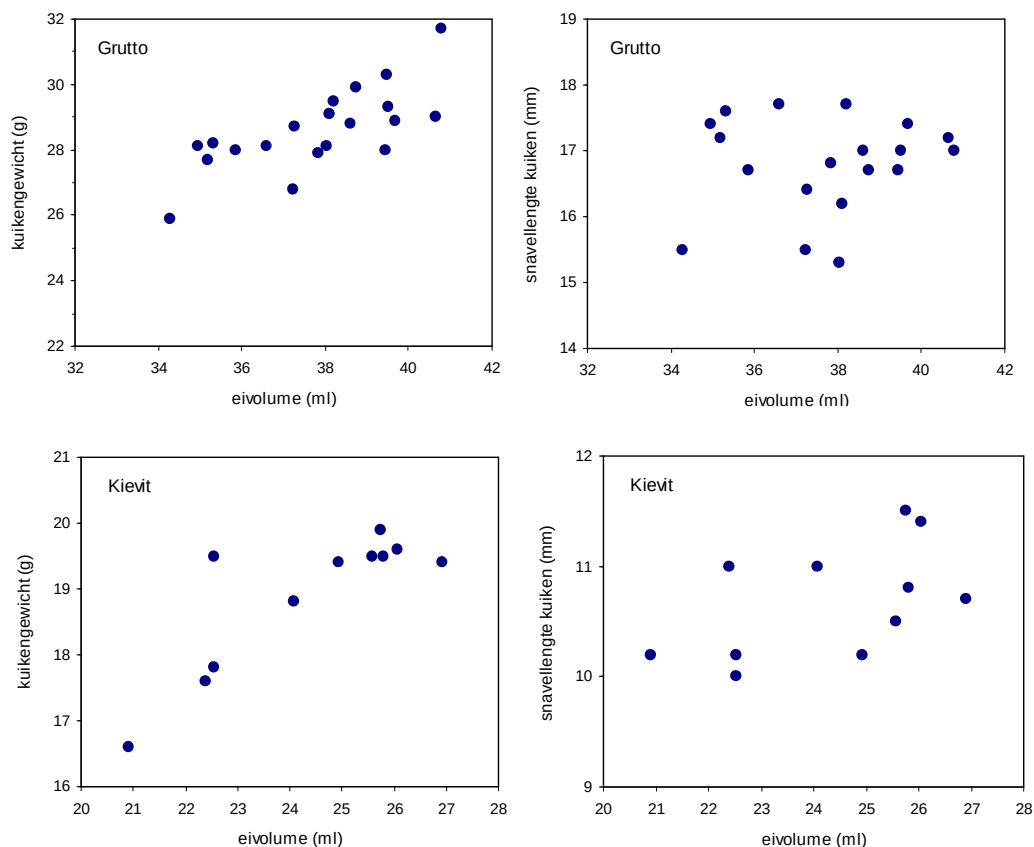
Van 20 uit grutto-eieren geboren kuikens, afkomstig uit negen verschillende legfels, kon de biometrie worden vastgesteld. Vergelijkbare gegevens zijn verzameld van elf kievitseieren afkomstig uit zeven verschillende nesten. In de navolgende berekeningen zijn de afzonderlijke eieren als onafhankelijke waarnemingen beschouwd, wat in werkelijkheid natuurlijk niet het geval is omdat de 'kwaliteit' van de eieren mogelijk mede door de oudervogel wordt bepaald, en daardoor minder variatie zal vertonen tussen eieren uit eenzelfde legsel. De gevonden resultaten moeten dan ook als indicatief worden beschouwd (zie fig. 2.3).

Het eivolume van grutto-eieren heeft een positief effect op het gewicht van het kuiken ($F_{1,18} = 16,92$, $p < 0,001$), maar niet op de lichaamsgrootte ($F_{1,18} = 0,21$, $p = 0,65$). Als in het regressiemodel eerst snavel (beak length) als maat voor lichaamsgrootte wordt opgenomen en vervolgens het eivolume heeft dat laatste een significant effect op het geboortegewicht ($F_{1,18} = 18,54$, $p < 0,001$). Dat betekent dat eivolume geen effect heeft op de lichaamsgrootte van kuikens maar dat kuikens van gemiddeld dezelfde grootte

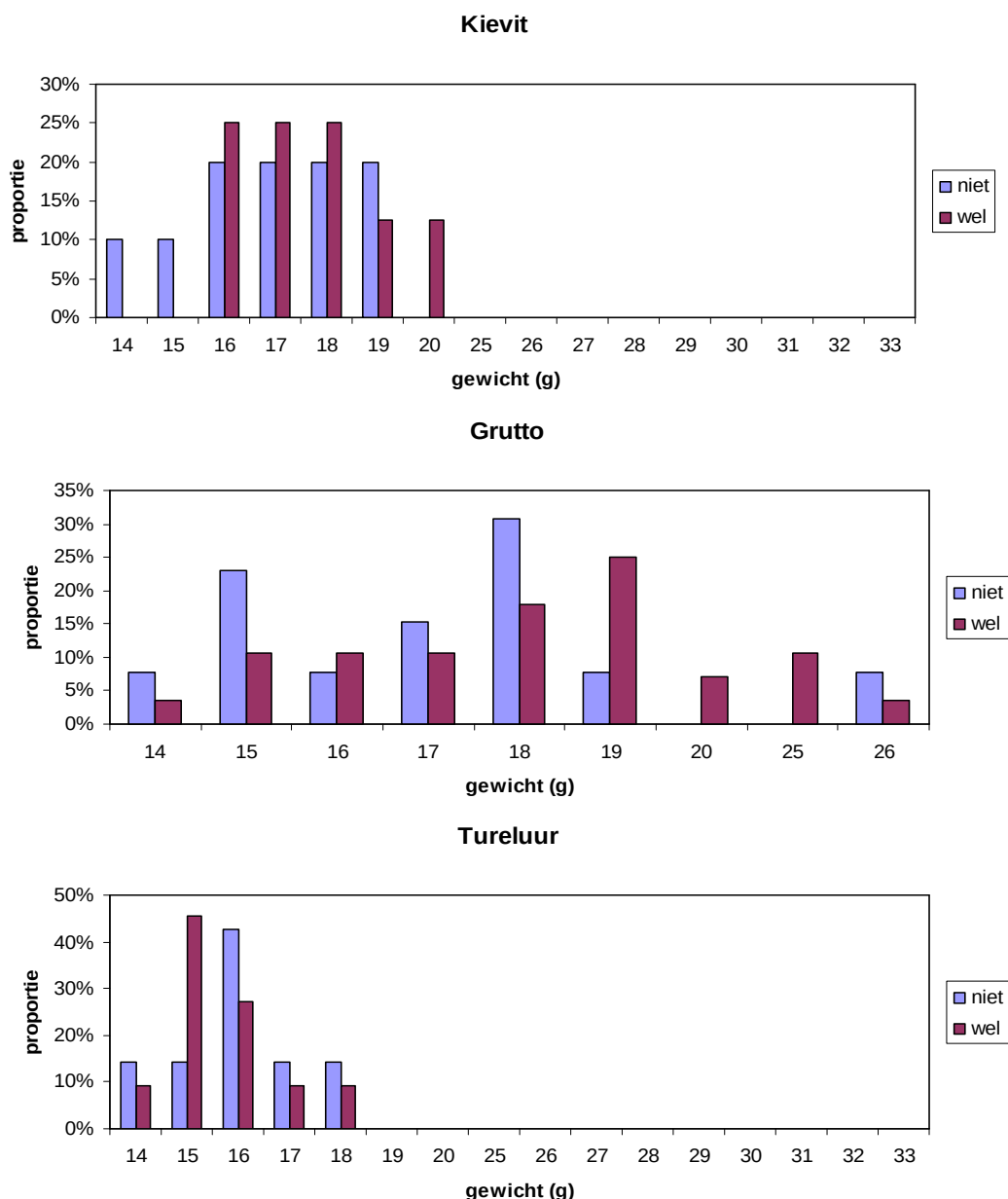
uit grote eieren gemiddeld zwaarder zijn (dus met een betere 'conditie') dan als ze uit kleine eieren worden geboren. In combinatie met het eerdere resultaat dat zware gruttkuikens een betere overleving kennen, betekent dit dat gruttkuikens geboren uit grote eieren meer kans hebben om vliegvlug te worden.

Bij de kieviteieren werd eveneens een positief effect gevonden van eivolume op het geboortegewicht van de jongen ($F_{1,10} = 20,41$, $p = 0,001$) en geen effect op de lichaamsgrootte ($F_{1,10} = 3,32$, $p = 0,10$). Net als bij de Grutto werd er een aanvullend effect op het geboortegewicht door eivolume gevonden na correctie voor structurele grootte ($F_{1,10} = 16,07$, $p = 0,004$). Verschillen in eivolume vertalen zich dus vooral in verschillen in geboortecnditie.

Met het oog op de geringe steekproefgrootte verdient het overigens wel aanbeveling om deze relaties in de toekomst nog met meer gegevens te verifiëren.



Figuur 2.3. Verband tussen eivolume en geboortegewicht (links) en snavelengte van de daaruit geboren kuikens (rechts) bij Grutto en Kievit). Vooral geboortegewicht blijkt door eivolume te worden bepaald.



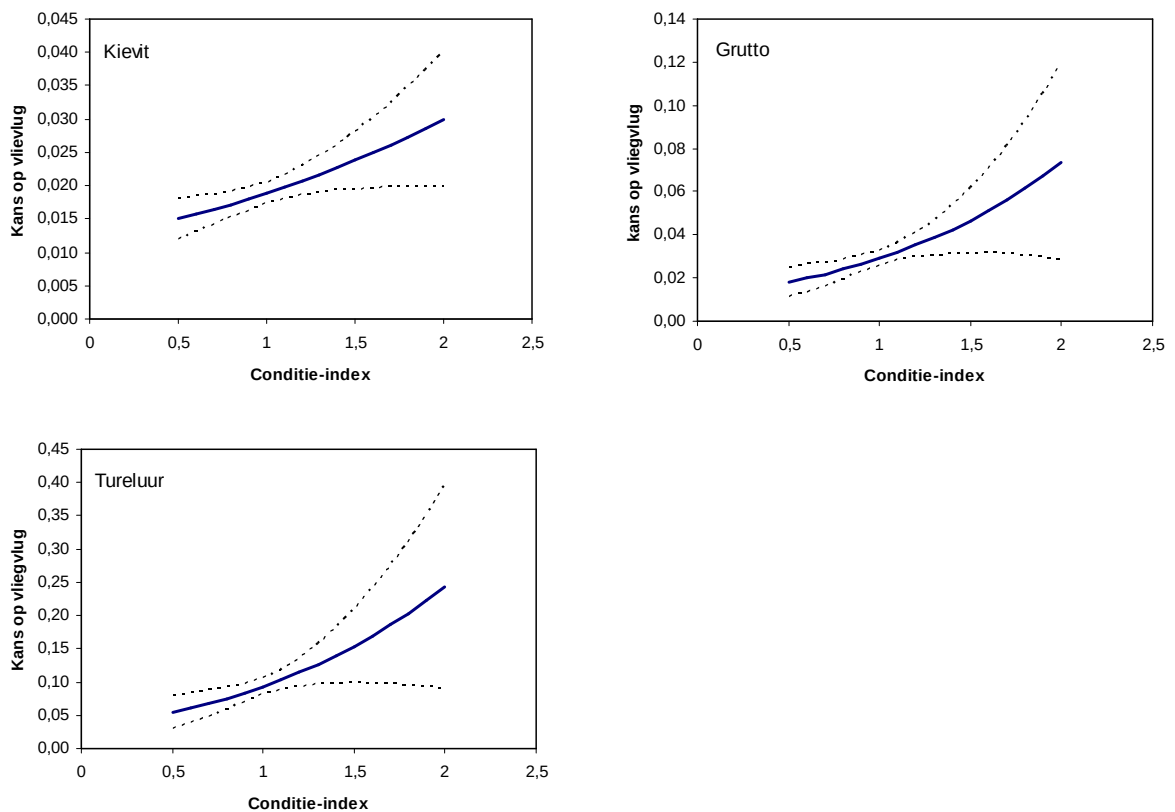
Figuur 2.4. Het relatieve aandeel van de kuikens in een bepaalde gewichtsklasse dat wel en niet op vliegvlugge leeftijd (≥ 25 dagen) is teruggemeld, in relatie tot het geboortegewicht. Gebaseerd op gegevens verzameld door Albert Beintema in 1976-1985. De steekproefgroottes zijn: (Kievit (resp. wel en niet: 28, 13), Grutto (11, 7) en Tureluur (8, 10)).

2.5 Overleving en conditie kuikens rond 1980

In tabel 2.1 is een overzicht gegeven van de kuikens die in de periode 1976-1985 zijn geringd onder coördinatie van Albert Beintema. Van de 1507 teruggemelde kuikens zijn er 179 in het nest geringd. Maar niet van elk kuiken is ook biometrie verzameld. De steekproef is dus zeer beperkt. Onderzocht is of het geboortegewicht van invloed is op de kans dat kuikens vliegvlug worden (terugmelddatum ≥ 25 dagen na ringdatum) of de eerste winter overleven (terugmelddatum 365 dagen na ringdatum)). Bij geen van de drie onderzochte soorten (Kievit, Grutto en Tureluur) werd een significant verband gevonden tussen het geboortegewicht of de lichaamsgrootte op een van de twee maten van overleving. Wel blijkt dat als het aandeel per

gewichtsklasse wordt uitgezet voor de categorie wel of niet vliegvlug geworden er een tendens lijkt te zijn dat kuikens die vliegvlug zijn geworden bij zowel Kievit als Grutto relatief wat zwaarder waren, maar bij tureluurkuikens leek eerder het omgekeerde het geval te zijn (fig. 2.4). De steekproef is echter te klein om hier heldere uitspraken over te kunnen doen.

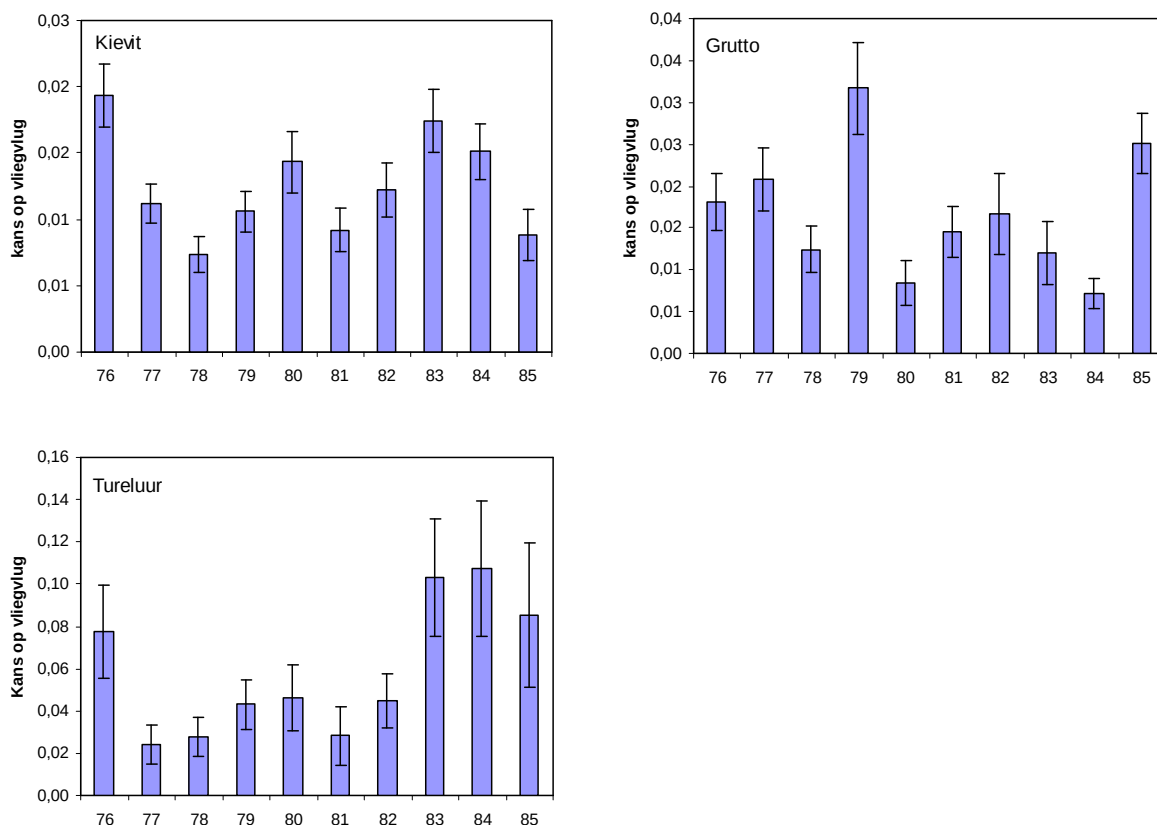
Daarom is een andere benadering gekozen waarbij is onderzocht in hoeverre de conditie van de kuikens van invloed is op de overleving. Op grond van de gemiddelde relatie tussen snavel lengte en gewicht (Beintema 1994) is het verwachte gewicht berekend (gegeven de gemeten snavel lengte) en vergeleken met het gemeten gewicht bij de drie steltlopers (Kievit, Grutto en Tureluur). Die verhouding is gebruikt als maat voor de conditie, waarbij een conditie groter dan 1 aangeeft dat het kuiken zwaarder is dan werd verwacht op grond van de snavel lengte. Alle kuikens waarvan ten minste eenmaal zowel het gewicht als de snavel lengte gemeten is zijn gebruikt bij deze analyse. De gemeten conditie-indexen varieerden tussen 0,5 en 2, met andere woorden de conditie was minimaal twee maal zo klein als gemiddeld en maximaal twee maal zo groot (zie ook bijlage 2). Bij alle drie de soorten zat ruim 90% van de kuikens tussen een conditie-index van 0,7 en 1,3.



Figuur 2.5. Relatie tussen de kans om teruggemeld te worden als vliegvlug geworden vogel en de conditie-index van weidevogelkuikens bij laatste weging. De getrokken lijn geeft de modeloutput weer na correctie voor gebieds-, jaar-, seizoens en leeftijdseffecten (zie ook bijlage 3). De stippellijnen geven de bijbehorende betrouwbaarheidsintervallen aan.

Onderzocht is of de kans om teruggemeld te worden na minimaal 25 dagen na de ringdatum (= vliegvlug geworden) beïnvloed is door de conditie van het kuiken. De kans op een terugmelding kan per gebied of jaar verschillen, maar ook het tijdstip in het seizoen (is het een vroeg of laat kuiken) kan van invloed zijn. Natuurlijk is ook de leeftijd van het kuiken waarop de conditie werd bepaald van invloed op de uiteindelijke kans om meer dan 25 dagen oud te worden; hoe ouder het kuiken tijdens het ringen, des te kleiner is de kans dat het de resterende periode tot vliegvlug

worden niet zal overleven (gem. leeftijd: Kievit: 10,9 dagen, Grutto: 9,2 dagen en Tureluur: 18,5 dagen). Voor al die invloeden is in de analyse eerst gecorrigeerd om uiteindelijk het toegevoegde effect van conditie op de kans om vliegvlug te worden te bepalen. Bij alle drie de onderzochte soorten werd een significant effect van conditie gevonden op de kans om als vliegvlugge vogel te worden teruggemeld. Dit effect was het sterkst bij de Tureluur en het minst bij Kievit (zie fig. 2.5). Dit resultaat sluit dus goed aan bij de eerdere bevindingen dat relatief zware kuikens een grotere kans hebben om vliegvlug te worden (zie par. 2.3).



Figuur 2.6. De kans ($\pm$ standaardfout) dat een kuiken teruggemeld wordt als vliegvlug jong in de verschillende jaren dat Albert Beintema kuikens heeft laten ringen na correctie voor gebiedseffecten bij een conditie van 1 en gerekend vanaf de dag dat het kuiken werd geboren (leeftijd = 0) bij vier verschillende weidevogelsoorten.

Verder laten de analyses zien dat de overleving van de kuikens tussen jaren sterk kan verschillen (fig. 2.6). Daarbij valt tevens op dat niet voor elke soort hetzelfde jaar slecht of goed hoeft te zijn. Zo valt op dat in 1983 en 1984 de jongen van de Grutto een relatief kleine kans hebben op vliegvlug worden, terwijl bij de andere twee soorten het relatief goede jaren betreft. Dit heeft mogelijk te maken met verschillen in timing van het broedseizoen tussen de soorten en de weersomstandigheden die ze daarbij tegenkomen. Effecten van weer op overleving worden verderop in dit rapport onderzocht.

2.6 Conclusies

Het geboortegewicht heeft een significante invloed op de overleving van gruttokuikens. Dit effect is echter niet gevonden bij kievitkuikens. In het geval van gruttokuikens blijkt dat de overleving van de kuikens vooral toeneemt als ze zwaarder zijn dan 30 g. Bij ongeveer 20% van de kuikens is dit het geval. Voor beide soorten

geldt echter dat zwaardere kuikens gemiddeld ouder worden (een groter deel van de kuikenperiode weten te overbruggen) dan lichte kuikens.

Het beperkte beschikbare materiaal geeft aan dat de grootte van de eieren geen effect heeft op de lichaamsgrootte van de kuikens maar wel een positief effect op het geboortegewicht (en dus de geboorteconditie) van de kuikens. Ouders die grote eieren weten te produceren hebben dus meer kans dat hun jongen ook vliegvlug zullen worden.

Bij drie onderzochte steltlopersoorten blijkt in de jaren zeventig en tachtig dat de conditie van de kuikens op het moment van ringen, de kans om als vliegvlugge vogel te worden teruggemeld positief te beïnvloed. Dit effect lijkt het sterkst aanwezig te zijn bij de Tureluur, in mindere mate bij Grutto en het minst bij Kievit. De kans om als vliegvlugge vogel te worden teruggemeld verschilt echter van jaar op jaar, waarbij ook tussen soorten verschillen bestaan.

3 Kuikenoverleving in de loop van het seizoen

3.1 Inleiding

De oorspronkelijke vraag was geformuleerd als: 'Is er een verschil in overleving tussen jongen uit een vervollegsels en jongen uit een eerste legsel?'. Deze vraag hebben wij vertaald naar de vraag: 'Wat is de relatie tussen uitkomstdatum en kuikenoverleving?'. Van de mogelijke verschillen tussen eieren uit eerste en tweede legsels is een latere uitkomstdatum ook het meest algemeen geldig en potentieel belangrijk. Daarnaast zijn eieren uit herlegsels soms kleiner dan eieren uit eerste legsels, maar aan de relatie tussen eigrootte en kuikenoverleving is in het vorige hoofdstuk al aandacht besteed. Het is ook denkbaar dat er verschillen zijn in de kwaliteit van de eieren of de ouderlijke zorg voor herlegsels die onafhankelijk zijn van datum of eigrootte, maar het belang van zulke additionele effecten zou wel eens kleiner kunnen zijn dan van datum en eigrootte. Bovendien zijn er nauwelijks gegevens over kuikenoverleving voorhanden voor legsels waarvan bekend is of ze (eerste, tweede, of zelfs derde) herlegsels betreffen of een eerste legsel.

Voor het beantwoorden van de vraag is gebruik gemaakt van data die tijdens studies aan gezenderde adulte Grutto's zijn verzameld in de periode 1997-2006 (Scheckerman *et al.* 1997, Scheckerman *et al.* 1998, Scheckerman & Müskens 2000, Scheckerman *et al.* 2005 en Teunissen *et al.* 2007). In totaal zijn er in die periode 248 Grutto's met een zender uitgerust. Deze vogels zijn daartoe in de loop van het broedseizoen gevangen op het nest. In theorie is het mogelijk dat de oudervogels die aan het eind van het broedseizoen zijn gevangen voor de tweede keer een legsel waren begonnen, aangezien de vogels voor die vangst nog niet individueel herkenbaar waren. Aangenomen is echter dat dit geen groot probleem vormt omdat eerste legsels en herlegsels grotendeels aan dezelfde factoren worden blootgesteld.

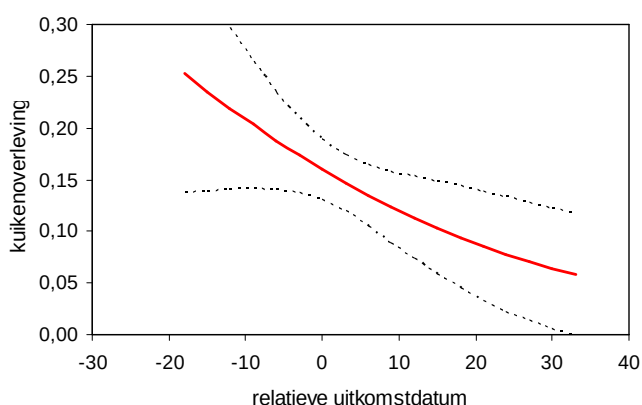
Tussen de onderzoeksgebieden en -jaren bleek een grote variatie te bestaan in de mediane uitkomstdatum van gruttolegsels; variërend van begin tot eind mei (tabel 3.1). In deze tabel worden alleen die gebieden getoond waar vanaf het begin van het broedseizoen legselgegevens werden verzameld. Dit blijkt onder meer uit het feit dat de gevonden verschillen in mediane uitkomstdatum vrijwel parallel verloopt aan de laatste uitkomstdatum en daar werd met zekerheid geen last ondervonden van een eventuele latere start met het verzamelen van legselgegevens in het broedseizoen. Een vergelijking tussen de uitkomstdatums in West- en Noord-Nederland laat zien dat Grutto's in Noord-Nederland gemiddeld ruim een week later hun uitkomstpiek hebben dan Grutto's die in West-Nederland broeden. De gebieden in Noord-Nederland zijn allemaal onderzocht in de periode 2003-2006, terwijl de gebieden in West-Nederland zijn onderzocht sinds 1997. Als de mediane uitkomstdatum wordt berekend alleen voor de jaren 2003-2006 blijkt het verschil in mediane uitkomstdatum tussen Noord- en West-Nederland gelijk te blijven. Het is daarom aannemelijk dat het verschil in uitkomstpiek tussen West- en Noord-Nederland ruim een week bedraagt. Een verschil van deze grootteorde werd ook al vastgesteld door Beintema (1995).

Tabel 3.1 Overzicht van de uitkomstdata van gruttolegsels in verschillende jaren en gebieden waarin zenderonderzoek heeft plaatsgevonden. Tevens zijn de gemiddelde waarden voor West- en Noord-Nederland vermeld.

Gebied	Jaar	n	Uitkomstdatum				
			mediaan	25%	75%	vroegste	laatste
Delfstrahuizen	2003	36	27-mei	22-mei	4-jun	16-mei	20-jun
Rotstergaast	2003	9	29-mei	24-mei	30-mei	19-mei	3-jun
Gerkesklooster	2004	36	11-mei	10-mei	14-mei	3-mei	29-mei
Grijpskerk	2004						
Oldeboorn	2005	29	17-mei	13-mei	25-mei	28-apr	22-jun
Oldeboorn (referentie)	2005	28	17-mei	14-mei	20-mei	30-apr	18-jun
Idzega	2006	20	14-mei	13-mei	19-mei	4-mei	27-mei
Aarlanderveen	1997	13	20-mei	5-mei	14-mei	3-mei	14-mei
Arkemheen	1998	7	7-mei	1-mei	8-mei	1-mei	15-mei
Belmermeer	1998	4	13-mei	9-mei	14-mei	9-mei	12-jun
Cabauw	1998	4	10-mei	9-mei	11-mei	7-mei	9-jun
Zeldert	1998	8	6-mei	4-mei	9-mei	30-apr	12-mei
Broekerveer	1999	8	13-mei	6-mei	15-mei	5-mei	29-mei
Rijpwetering	1999	8	12-mei	9-mei	15-mei	4-mei	5-jun
Edam	2000	16	11-mei	6-mei	14-mei	3-mei	13-jun
Weesp	2000	6	11-mei	4-mei	12-mei	4-mei	12-mei
Schipluiden	2003	12	14-mei	13-mei	15-mei	8-mei	16-mei
Duifpolder	2003	7	17-mei	10-mei	27-mei	8-mei	9-jun
Amstelveen	2004-5	90	1-mei	28-apr	7-mei	23-apr	22-jun
Mijdrecht	2004-5	56	8-mei	4-mei	17-mei	30-apr	19-jun
Noordeloos	2005	59	15-mei	9-mei	24-mei	28-apr	13-jun
Ottoland	2005	37	15-mei	10-mei	20-mei	27-apr	5-jun
Maatpolder	2006	20	12-mei	5-mei	17-mei	15-apr	14-jun
Zoeterwoude	2006	19	10-mei	5-mei	15-mei	21-apr	14-jun
West-Nederland		17	11-mei	6-mei	14-mei	30-apr	2-jun
Noord-Nederland		6	19-mei	16-mei	23-mei	6-mei	9-jun

3.2 Kuikenoverleving in de loop van het broedseizoen

Het voorgaande maakt duidelijk dat bij een analyse van de overleving van gruttokuikens in relatie tot de datum waarop ze zijn geboren gecorrigeerd moet worden voor verschillen tussen gebieden en jaren. In het logistische regressiemodel kon echter worden volstaan met gebied, omdat gebied en jaar met elkaar verstrengeld zijn. De analyse is uitgevoerd met de relatieve uitkomstdatum van een legsel (is uitkomstdatum ten opzichte van de mediane uitkomstdatum) per gebied. Na correctie voor gebiedseffecten ($F_{20,214} = 3,19$, $p < 0,001$), blijkt de overleving van de kuikens af te nemen naarmate het legsel later in het broedseizoen is uitgekomen ($F_{1,214} = 4,50$, $p = 0,035$, fig. 3.1). Er bleek geen optimum te zijn in de overleving want er werd geen parabolische relatie gevonden tussen het moment van uitkomst en de overleving ($F_{1,214} = 0,47$, $p = 0,496$). Wel is er een trend dat de relatie van gebied tot gebied kan verschillen, want er bestaat een interactie tussen de relatieve uitkomstdatum en gebied ($F_{20,214} = 1,6$, $p = 0,057$). Dit betekent dat het verschil in overleving in sommige gebieden tussen het begin en het eind van de periode waarin de legsels uitkomen in sommige gebieden groter is dan het gemiddelde patroon (fig. 3.1), terwijl in andere gebieden dit juist kleiner is.



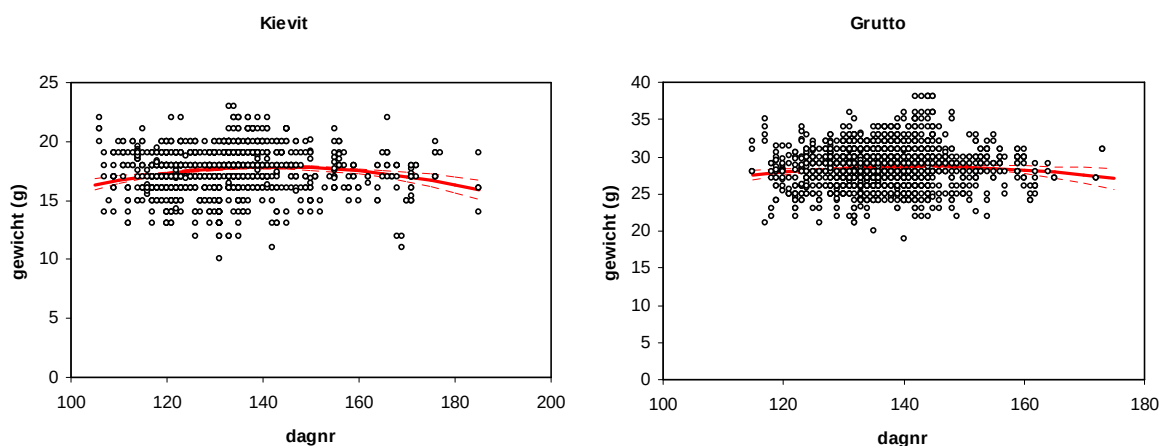
Figuur 3.1. Relatie tussen de relatieve uitkomstdatum en de overleving van gruttokuikens. De getrokken lijn geeft de modeloutput weer na correctie voor gebiedseffecten en de stippellijnen het bijbehorende betrouwbaarheidsinterval.

Een vergelijkbaar patroon werd gevonden in het predatieonderzoek als het gaat om de dagelijkse overlevingskans van legsels (Teunissen *et al.* 2005). Als de legselperiode wordt gedefinieerd als de periode vanaf het moment dat 25% van alle legsels wordt bebroed tot het moment waarop 75% van alle legsels is uitgekomen dan loopt die periode van 15 april tot 20 mei. Dit is iets vroeger dan uit tabel 3.1 naar voren komt, maar dat komt doordat tabel 3.1 alleen betrekking heeft op Grutto's, terwijl in het predatieonderzoek ook Kieviten zijn meegenomen die gemiddeld iets vroeger zijn dan Grutto's. Niettemin blijkt dat de dagelijkse overlevingskans van legsels na die legselperiode snel afneemt en dat aan het begin van de legselperiode de dagelijkse overlevingskans van de legsels het hoogst is. Kortom, vroege legsels hebben meer kans om uit te komen. Bij de kuikens zien we dus een vergelijkbaar patroon. Als de kuikenperiode van Grutto's wordt gedefinieerd als de periode van het moment dat 25% van alle gruttlegsels is uitgekomen tot het moment waarop 75% van de kuikens vliegvlug is (of in ieder geval had kunnen zijn) dan loopt die periode van 10 mei tot 14 juni. Op grond van de gevonden relatie beschreven in fig. 3.1 betekent dat dat de kuikenoverleving aan het begin van de kuikenperiode drie keer zo groot is als aan het eind.

De conclusie kan daarom worden getrokken dat kuikens uit late legsels en dus waarschijnlijk ook uit vervollegsels een lagere overleving hebben. Deze resultaten sluiten aan bij bevindingen van Roodbergen *et al.* (2008).

De dagelijkse overlevingskans van legsels bleek vooral af te nemen in de loop van het seizoen doordat legsels aan het eind van het seizoen een grotere kans hebben om gepredeerd te worden. Er zijn in het predatieonderzoek aanwijzingen gevonden dat dit ook geldt voor kuikens die later in het seizoen worden geboren (Teunissen *et al.* 2005). Maar is dat de enige verklaring? In het vorige hoofdstuk werd al geconstateerd dat het geboortegewicht van invloed is op de overleving van de kuikens. Wellicht dat het geboortegewicht in de loop van het seizoen verandert. Dit is onderzocht aan de hand van geboortegewichten van kuikens uit de dataset van Albert Beintema, het project Nederland-Gruttoland en het Predatieonderzoek (zie vorige hoofdstuk). Na correctie voor gebieds- en jaareffecten, en snavelengte als maat voor lichaamsgrootte blijkt dat het geboortegewicht van gruttokuikens in de loop van het seizoen verandert (fig. 3.2; datum: $F_{1,1666} = 3,12$, $p = 0,077$; datum²: $F_{1,1666} = 9,32$, $p = 0,002$). Een vergelijkbaar verband werd aangetroffen bij kievitkuikens (datum: $F_{1,1225} = 0,93$, $p = 0,336$; datum²: $F_{1,1225} = 22,72$, $p < 0,001$). Bij beide soorten treedt een maximum in het geboortegewicht op rondom de mediane uitkomstdatum. Uitgaande van het gemiddelde geboortegewicht (Kievit: 17,5 g, Grutto: 28,5 g) is bij de Kievit in de periode 10 mei - 4 juni het gewicht bovengemiddeld, terwijl dat bij de Grutto in de periode 15 mei - 30 mei het geval is. Bij de eerste en laatste kievitkuikens die worden geboren ligt het geboortegewicht resp. ongeveer 7% en 10% lager dan het gemiddelde. Bij gruttokuikens zijn de verschillen in geboortegewicht minder groot; de

eerste kuikens zijn gemiddeld 4% en de laatste 5% lichter dan het gemiddelde geboortegewicht. Op grond van het gewichtsverloop bij Kievitkuikens en de gevonden relatie tussen geboortegewicht en overleving bij Kievitkuikens mag worden aangenomen dat het patroon dat is gevonden bij grutto-kuikens (fig. 3.1) ook aanwezig is bij Kievitkuikens en mogelijk andere weidevogelsoorten. De lagere overleving van kuikens in de loop van het seizoen hangt sterk samen met de ontwikkeling van het geboortegewicht. Hierdoor worden kuikens waarschijnlijk kwetsbaarder voor bijvoorbeeld weersomstandigheden of predatie.



Figuur 3.2. Vervolg in geboortegewicht bij grutto- en Kievitkuikens in de loop van het broedseizoen na correctie voor gebieds-, jaareffecten en lichaamsgrootte. De getrokken lijn geeft de modeloutput en de stippellijnen de bijbehorende betrouwbaarheidsintervallen.

3.3 Conclusies

De uitkomstpiek van gruttolegsels ligt in West-Nederland ruim een week vroeger dan in Noord-Nederland.

De overleving van gruttokuikens blijkt in de loop van het broedseizoen snel af te nemen. Die overleving is aan het begin van de kuikenperiode ongeveer drie maal zo groot als aan het eind daarvan. Het gevolg hiervan is dat kuikens uit vervollegsels een kleinere kans hebben om vliegvlug te worden dan kuikens uit eerste legsels.

Het maximum in geboortegewicht wordt bereikt rond de mediane uitkomstdatum van grutto- en Kievitlegsels. De verschillen in geboortegewicht bij aanvang en het einde van het broedseizoen zijn echter niet erg groot en lijken de lagere overleving aan het eind van het broedseizoen niet geheel te kunnen verklaren.

4 Invloed van weersomstandigheden op de overleving van kuikens

4.1 Inleiding

Naast verliezen door predatie of aaseterij (Teunissen *et al.* 2005) gaan weidevogelkuikens ook dood door agrarische werkzaamheden en weersomstandigheden (zie ook Schekkerman *et al.* 2005, 2008^b). In het laatste geval komt dat vooral doordat zeker jonge kuikens extra bebroed moeten worden door oudervogels om afkoeling te voorkomen en dat gaat ten koste van de hoeveelheid tijd die beschikbaar is voor foerageren (Beintema & Visser 1989). Maar ook het voedselaanbod kan veranderen doordat insecten minder actief zijn bij lage temperaturen of neerslag, terwijl ook wind de bereikbaarheid van voedsel kan beïnvloeden (Schekkerman & Boele subm.). Tenslotte kunnen extreme weersomstandigheden –vooral in combinatie met een of andere vorm van verstoring– ook lijden tot acute sterfte, bijvoorbeeld door onderkoeling. Daarnaast heeft weer ook invloed op de agrarische bedrijvigheid. Een goed voorbeeld hiervan waren de weersomstandigheden in het voorjaar van 2006. In het begin van de kuikenperiode was het mooi en warm weer en op het moment dat normaal gesproken de boeren zouden beginnen met massaal maaien (half mei) begon er een regenperiode van twee weken. Het gevolg was dat pas begin juni gemaaid kon worden. Veel gruttokuikens hadden daardoor al praktisch de vliegvlugge leeftijd bereikt en hebben dan een grotere kans om het maaien te overleven (Kruk 1993). Bovendien hadden de kuikens tot begin juni ruim voldoende voedsel tot hun beschikking omdat veel van de graslanden nog ongemaaid waren tot die tijd. Aangenomen mag daarom worden dat de kuikens in 2006 gemiddeld in betere conditie verkeerden dan in voorgaande jaren en dit zal de overleving van de kuikens mede positief hebben beïnvloed (Teunissen *et al.* 2005, Schekkerman *et al.* 2008^b, Nijland 2007).

Om de effecten van weer op de overleving van kuikens te onderzoeken zijn twee benaderingen gekozen. De eerste koppelt de overleving van gezenderde kuikens tussen twee peilintervallen in het predatie-onderzoek en Nederland-Gruttoland (Teunissen *et al.* 2005, Schekkerman *et al.* 2005) aan de gemiddelde weersomstandigheden tijdens dat interval. In de tweede benadering wordt gebruik gemaakt van bekende relaties tussen weer en diverse aspecten van het functioneren van kuikens in het veld, zoals tijd besteed aan foerageren, foerageersucces en energie-uitgaven. Op grond van die relaties wordt een model ontwikkeld dat de groei van gruttokuikens beschrijft (zie hoofdstuk 5). Aan de hand van dit model kan de invloed van weer op de groei worden verkend. Door dit model te koppelen aan een model voor gewasgroei en gewasgroei te koppelen aan voedselbeschikbaarheid voor kuikens en maaibeheer kan die relatie nog verder worden gepreciseerd.

Tabel 4.1 Correlatiematrix van de weerparameters. Alle gevonden correlaties waren significant op het niveau van $p < 0,001$

	neerslagsom	neerslagduur	temperatuur	windsnelheid
neerslagsom	1			
neerslagduur	0,816	1		
temperatuur	-0,197	-0,285	1	
windsnelheid	0,481	0,489	-0,100	1

4.2 Overleving van gezenderde kuikens en het weer

Elk onderzoeksgebied waar gruttokuikens (project Nederland-Gruttoland en Predatieonderzoek) of kievitkuikens (Predatieonderzoek) zijn gezenderd is toebedeeld aan het dichtstbij gelegen KNMI-weerstation Schiphol of Leeuwarden. Vier weerparameters (KNMI 2007) die dagelijks worden geregistreerd op die stations zijn vervolgens aan elk individueel peilinterval gekoppeld en omgerekend naar een gemiddelde waarde voor dat peilinterval. Zo werd aan elk peilinterval een gemiddelde temperatuur, neerslagsom (mm), neerslagduur (uren) en windsnelheid (m/sec) toegevoegd.

Vervolgens is met een binomiale (logistische) regressieanalyse met intervallengte als offsetvariabele onderzocht in hoeverre de gemiddelde weersomstandigheden van invloed zijn op de overleving van het kuiken tijdens het peilinterval. Daarbij zijn gebied, jaar, dagnummer en leeftijd van het kuiken eerst in het model opgenomen en tot slot een van de vier weersvariabelen. Uiteraard zijn de weersvariabelen sterk met elkaar gecorreleerd (tabel 4.1); neerslag gaat bijvoorbeeld vaak gepaard met lagere temperaturen en meer wind.

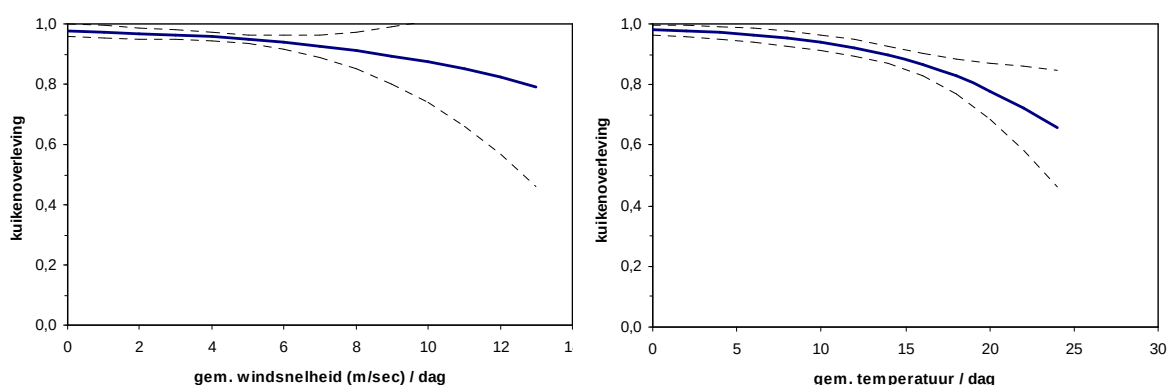
Het vinden van verbanden wordt bemoeilijkt doordat bepaalde weerseffecten zich wellicht pas na verloop van tijd vertalen in de overleving van het kuiken (bijv. als de voedselopname negatief wordt beïnvloed door weer). Ook de lengte van het peilinterval kan van invloed zijn op de gevonden overleving. In de analyse is geen rekening gehouden met de doodsoorzaak, er is simpelweg onderzocht of een kuiken een grotere kans heeft om dood te gaan in relatie tot de weersomstandigheden tijdens het peilinterval. Bij een langer peilinterval zullen extreme weersomstandigheden sterker worden uitgemiddeld, waardoor de kans afneemt dat de overleving kan worden gekoppeld aan die extreme weersomstandigheden. Bovendien zal bij een langer peilinterval de kans groter worden dat het kuiken overlijdt aan een van de andere belangrijke doodsoorzaken, zoals predatie of agrarische werkzaamheden. Peilintervallen variëren in lengte van 1 dag tot het aantal dagen waarin een kuiken vliegvlug wordt. Een beperkt aandeel van de peilintervallen was niet langer dan één dag (Grutto 26% en Kievit 19%), maar het merendeel van de peilintervallen is niet langer dan drie dagen (Grutto 83% en Kievit 82%). In de analyse is daarom met drie selecties van de dataset gewerkt; de eerste bevatte de totale set, de tweede bestond uit alle peilintervallen die niet langer duurden dan drie dagen en de derde bestond uit alle peilintervallen die niet langer dan één dag duurden.

In alle analyses hadden gebied en jaar een significant effect op de overleving tijdens peilintervallen. Bij Kieviten was het moment in het broedseizoen (dagnummer) alleen bij intervallengtes tot en met drie dagen enigszins van invloed op de overleving ($F_{1,1255} = 3,49$, $p = 0,062$) en werd een afname in de overleving gevonden naarmate het broedseizoen vorderde. Grutto's daarentegen vertoonden zowel bij de totale dataset ($F_{1,1515} = 3,8$, $p = 0,051$) als bij de deelset tot en met drie dagen ($F_{1,1305} = 5,51$, $p = 0,019$) een effect van dagnummer op de overleving die in beide gevallen afnam in de loop van het seizoen. Toevoeging van leeftijd van het kuiken aan het model leverde vervolgens voor de Kievit alleen in de totale dataset een verbetering op ($F_{1,1538} = 3,76$, $p = 0,053$) waarbij de overleving toeneemt naarmate het kuiken ouder is. Bij Grutto werd een dergelijk effect in de totale dataset niet aangetoond. In de set tot en met drie dagen was er een tendens dat leeftijd van invloed was ($F_{1,1305} = 3,21$, $p = 0,074$), maar in de dataset met peilintervallen van één dag werd er een sterk effect van leeftijd op de overleving van gruttokuikens gevonden ($F_{1,337} = 15,23$, $p < 0,001$). Hoe ouder het kuiken des te beter de overleving.

Tabel 4.2 Schattingen van het effect van weerparameters (logit-schaal) op de overleving van grutto- en kievitkuikens tijdens peilintervallen op grond van de drie verschillende datasets. Positieve effecten zijn in zwart en negatieve in rood aangegeven. * = $p < 0,10$, ** = $p < 0,05$

	Kievit			Grutto		
	totaalset	Max. 3 dagen	1 dag	totaalset	Max. 3 dagen	1 dag
neerslagsom	-0,045	-0,012	0,049	0,013	0,014	-0,042
neerslagduur	-0,104 *	-0,029	0,025	-0,032	-0,024	-0,111
temperatuur	-0,035	-0,019	0,005	-0,035	-0,052	-0,159 **
windsnelheid	-0,071	0,009	-0,224 *	-0,035	0,075	-0,053

Het uiteindelijke toegevoegde effect van weersomstandigheden in het model lijkt in de meeste gevallen beperkt. Slechts in twee gevallen is sprake van een trend bij kievitkuikens. Allereerst blijkt in de totaalset de duur van de neerslag een negatief effect te hebben op de overleving ($F_{1,1538} = 2,85$, $p = 0,092$) en in de dataset met intervallen van niet meer dan één dag heeft de windsnelheid een negatief effect op de overleving ($F_{1,263} = 2,8$, $p = 0,095$; fig. 4.1). Alleen in de dataset met peilintervallen van niet meer dan één dag wordt de overleving van gruttokuikens negatief beïnvloed door de gemiddelde temperatuur ($F_{1,337} = 12,3$, $p < 0,001$; fig. 4.1). Bij een significantiegrens van $P = 0,05$ valt bij uitvoering van 24 statistische toetsen echter ook door louter toeval minstens één significant resultaat te verwachten. In tabel 4.2 wordt een overzicht gegeven van de estimates van de weerparameters op grond van de drie verschillende datasets voor kievit- en gruttokuikens. Hoewel op één uitzondering na geen van de weerparameters na correctie voor gebieds-, jaar-, seizoens- en leeftijdeffecten nog een significante toevoeging leverde aan het regressiemodel, geeft de richting van het effect (negatief of positief) op de overleving wel een indicatie van het mogelijke effect van de weerparameters op de overleving. Zo valt op dat de hoeveelheid neerslag in drie gevallen de overleving negatief lijkt te beïnvloeden en in drie gevallen positief (tabel 4.2). De duur van de neerslag heeft kennelijk meer effect op de overleving, want hier blijkt dat in twee van de drie datasets bij de kievitkuikens de richting van het niet-significante effect op de overleving negatief is en bij gruttokuikens in alle drie de gevallen. Hetzelfde geldt voor temperatuureffecten. Effecten van windsnelheid hebben bij beide soorten in twee van de drie gevallen een negatieve richting. Daarnaast lijkt het er op dat gruttokuikens eerder last hebben van directe effecten van weer op hun overleving dan kievitkuikens. Alle weerparameters hebben bij gruttokuikens een negatief effect op de overleving, waarvan temperatuur zelfs significant. Bij kievitkuikens is dit niet het geval.



Figuur 4.1. Relatie tussen overleving van kievitkuikens en de gemiddelde windsnelheid op basis van de dataset met peilintervallen van maximaal één dag (links) en de relatie tussen de overleving van gruttokuikens en de gemiddelde temperatuur (rechts), eveneens op basis van een dataset met peilintervallen van maximaal één dag. Weergegeven is de modelvoorspelling na correctie voor eventuele gebieds-, jaar-, seizoens- en leeftijdeffecten.

De gebruikte dataset bevat veel herhaalde waarnemingen aan individuele kuikens, kuikens uit hetzelfde gezin, en gezinnen uit hetzelfde gebied. In de hier gepresenteerde analyse zijn alle gegevens echter als onafhankelijk beschouwd. Omdat de variatie tussen herhaalde waarnemingen aan dezelfde statistische eenheden meestal kleiner is dan die bij onafhankelijke eenheden, leidt dit ertoe dat verbanden te gemakkelijk als significant worden aangemerkt (pseudo-replicatie). Dit versterkt de conclusie dat er weinig significante verbanden zijn tussen weersomstandigheden en overleving op de tijdsschaal van de duur van peilintervallen.

4.3 Conclusies

Sterke directe effecten van weerparameters op de overleving van kuikens op de tijdsschaal van een tot enkele dagen werden niet gevonden. De verschillende analyses wezen in het algemeen wel in dezelfde richting. Neerslag lijkt van invloed te zijn op de directe overleving, maar dan gaat het niet zo zeer om de hoeveelheid neerslag, maar meer om hoe lang het regent. Ook hogere temperaturen lijken de overleving negatief te beïnvloeden en tenslotte lijkt ook de windsnelheid in de meeste gevallen de overleving te verlagen. Het lijkt er verder op dat de gevoeligheid voor weer bij gruttokuikens wat groter is dan bij kievitkuikens.

Het bovenstaande betekent niet dat weidevogelkuikens weinig gevoelig zijn voor de weersomstandigheden. Het is aannemelijk dat zulke effecten (zoals een verlaagde voedselopname of verhoogde energie-uitgaven) veelal over een wat langere periode accumuleren voordat ze een kuiken fataal worden. Op de korte tijdsschaal van de peilintervallen hoeven zulke relaties dan niet duidelijk naar voren te komen: een kuiken kan sterven in een warm peilinterval als gevolg van slechte omstandigheden in de periode daarvoor. Het is echter niet eenvoudig om de overlevingskansen van individuele kuikens te koppelen aan de weersomstandigheden tijdens hun opgroeiperiode, omdat de duur van die periode (tot de vliegvlugge leeftijd of het moment van sterfte) per individu kan variëren.

5 Model kuikengroei Grutto (*Limosa limosa*)

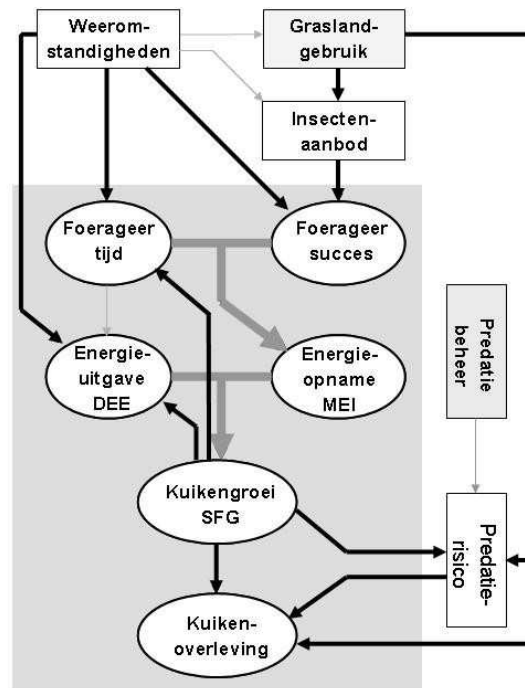
5.1 Inleiding

Dit deelonderzoek richt zich op de invloed van weersomstandigheden op de groei en overleving van kuikens in de periode tussen uit het ei komen en vliegvlug worden. Veel onderzoek over de invloed van weersomstandigheden op processen die de groei en overleving van kuikens in deze periode bepalen is uitgevoerd door Beintema, Visser en Schekkerman. In deze deelstudie gebruiken we relaties die door bovenstaande auteurs gevonden zijn om de groei en overleving van kuikens te modelleren als functie van weersomstandigheden en graslandgebruik. Zoals uit het volgende zal blijken is het model nog voor aanzienlijke verbetering vatbaar, en dit hoofdstuk is vooral bedoeld om de opzet en parameterisatie te beschrijven van een model dat bruikbaar is om gelijktijdige effecten van meervoudige omgevingsvariabelen op groei en overleving van kuikens te verkennen. Uit zulke verkenningen kunnen pas gedetailleerde conclusies worden afgeleid als het model verder ontwikkeld en gevalideerd is.

Een vereenvoudigde weergave van het gehanteerde model is weergegeven in fig. 5.1 en ontleend aan Schekkerman (2008). De groei van een kuiken wordt gevormd door de balans tussen energie-opname en -uitgave. Als de eerste groter is dan de tweede zal het kuiken groeien, maar als de uitgaven groter zijn dan de opname zal het kuiken langzaam verhongeren en uiteindelijk sterven. Bij uitgave moet gedacht worden aan bewegen (bijv. zoeken naar voedsel), thermoregulatie (bij lage (gevoels-)temperatuur moet het kuiken zich zelf warm houden) en natuurlijk lichaamsonderhoud. Alles wat aan energie overblijft kan worden gebruikt voor de synthese van nieuw weefsel (=groei). Groei en ook overleving van kuikens worden daarbij o.a. beïnvloed door weeromstandigheden, graslandgebruik en predatie. De onderlinge relaties kunnen complex van aard zijn. Zo wordt bijvoorbeeld de tijd die kuikens kunnen besteden aan foerageren en het succes waarmee zij dat doen beïnvloed door weeromstandigheden. Bij lage temperatuur moeten jonge kuikens vaker worden bebroed door de ouders, waardoor minder tijd beschikbaar is voor foerageren. Maar weer is ook van invloed op de beschikbaarheid van insecten. Dit laatste wordt op zijn beurt ook weer beïnvloed door het graslandgebruik, dat ook onder invloed staat van weersomstandigheden.

Het grote voordeel van het werken met een dergelijk model is dat het inzichtelijk kan maken welke factoren van invloed zijn op de groei en overleving van een kuiken en het daarmee de mogelijkheid biedt om de effectiviteit van bepaalde beheermaatregelen of ontwikkelingen als klimatologische veranderingen door te rekenen. Daarvoor moet allereerst een basismodel worden ontwikkeld (het grijze gedeelte in fig. 5.1). Weerfactoren worden met een paar varianten (hoge en lage temperatuur, veel en weinig wind, wel of geen regen) constant verondersteld gedurende de kuikengroeiperiode. Effecten van graslandgebruik of predatie op die groei worden daarbij buiten beschouwing gelaten. Vervolgens is op grond van de werkelijke weeromstandigheden in drie jaren onderzocht welk deel van de kuikens volgens het model vliegvlug zou worden, waarbij werd gekeken naar effecten van maaien. Dit laatste beperkte zich wel tot effecten via het voedselaanbod en hield geen rekening met mogelijke effecten van uitmaaaien. De hele exercitie moet dan ook als

een eerste stap worden gezien in het modelleren van kuikengroei. Belangrijke extra nog te ontwikkelen modules zijn een graslandmodel, predatiemodel en uitmaaimodel.



Figuur 5.1. Schematische weergave van de relaties tussen omgevingsfactoren als weer, graslandgebruik en predatie, en de groei en overleving van kuikens (het grijs aangegeven gebied in de figuur). Bron: Schekkerman 2008.

5.2 Methode

De groei van weidevogelkuikens over de periode van uitkomen tot vliegvlug kan worden beschreven met een Gompertz curve (Beintema & Visser 1989):

$$W = A * e^{-e^{-K(t-T)}} \quad \text{vergelijking 1}$$

Voor de Grutto zijn de coëfficiënten A, K en T gelijk aan respectievelijk 273, 0,085 en 11 (Beintema & Visser 1989).

5.2.1 Basismodel

De potentiële groei van weidevogelkuikens per dag (SFG, *scope for growth*) kan worden berekend door van de energie-inkomsten uit voedsel per dag (MEI, *metabolisable energy intake*) de uitgaven voor onderhoud en beweging per dag (DEE, *daily energy expenditure*) af te trekken.

$$SFG = MEI - DEE \quad \text{vergelijking 2}$$

MEI is een complexe functie bestaande uit tijd besteed aan foerageren, prooiopnamesnelheid tijdens het foerageren, grootte en energie inhoud van de gegeten prooien en de efficiëntie waarmee ze verteerd worden door het kuiken. Met uitzondering van verteringsefficiëntie en energie-inhoud per prooi kunnen al deze factoren door weersomstandigheden worden beïnvloed.

Aan de Grutto is veel onderzoek gedaan naar de invloed van weersomstandigheden op energiehuishouding en groei door Schekkerman, Beintema en Visser, waardoor alle relaties die van belang zijn voor het bepalen van de *SFG* voor de Grutto te parameteriseren zijn. In deze studie richten we ons dan ook op de energiehuishouding en mogelijkheden voor groei van de Grutto in relatie tot weersomstandigheden. Het ontwikkelde model is zoveel mogelijk algemeen gehouden zodat dit model ook benut kan worden voor andere weidevogelsoorten indien data beschikbaar komen die parameterisatie van het model mogelijk maken.

Gruttokuikens worden geboren met een gemiddeld gewicht van rond de 27 gram en hebben dan een kleine energiereserve in de vorm van de dooierzak (geschat op 33,5 kJ te besteden in de eerst drie dagen na uitkomst (Visser & Ricklefs 1995). Het gewicht van vliegvlugge kuikens ligt rond de 200 gram (Beintema & Visser 1989).

5.2.2 Energie-uitgaven (DEE)

Onderzoek van Schekkerman & Visser (2001) heeft laten zien dat *DEE* afhankelijk is van het gewicht van het kuiken en de omgevingstemperatuur.

$$DEE(temp, W) = 10^{0.173 + 1.263 \cdot \log(W) - 0.022 \cdot temp}$$

vergelijking 3

Deze relatie is geldig voor temperaturen die variëren tussen 8 en 23 °C en is gebaseerd op metingen met de *doubly labelled water method* aan 15 kuikens die zich in een afgerasterd gebied bevonden en die tijdens de kuikenfase werden geobserveerd (Schekkerman & Visser 2001). Hierbij moet worden opgemerkt dat de temperaturen niet overeen komen met omgevingstemperaturen zoals normaliter gemeten door het KNMI op 1,5 m hoogte, maar gemeten zijn op kuikenhogte (0,1 m) met een zwart geschilderde metalen bol met diameter 4 cm. Deze maat (*Tbs*) integreert het effect van luchttemperatuur en stralingswarmte van de zon, en benadert daardoor beter de gevoelstemperatuur voor een kuiken. Op grond van metingen op alle waarnemingsdagen aan tijdbudgetten van kuikens (Schekkerman en Boele subm) is de relatie afgeleid tussen *Tbs* (gemiddeld over de daglichtperiode) en de door het KNMI (Schiphol) gemeten gemiddelde etmaaltemperatuur *Tgem*:

$$Tbs = 1,241(Tgem) + 2,79 \quad (R^2 = 0,62)$$

vergelijking 4

Dit impliceert dat vergelijking 4 van toepassing is voor gemiddelde KNMI etmaaltemperaturen variërend van 4 tot 16°C.

5.2.3 Energie-opname (MEI)

De energie-inkomsten per dag (*MEI*) worden bepaald door het gewicht van de prooien, de tijd die besteed wordt aan foerageren, de snelheid waarmee prooien worden gevonden en opgegeten, hun energie inhoud en de verteringsefficiëntie. Voor Grutto's wordt het prooigewicht (droge stof mg) verondersteld te variëren met de leeftijd van het kuiken. Schekkerman & Boele (subm) konden deze relatie niet afleiden uit veldwaarnemingen, maar bepaalden haar op basis van velddata over de hoeveelheid energie nodig per dag (*DEE*), de foerageertijd, opnamesnelheid, en data uit de literatuur over de gemiddelde energie inhoud van een prooi en de verteringsefficiëntie. De gemiddelde energiedichtheid van prooien werd door Schekkerman & Boele (subm) geschat op 23 kJ per gram droge stof gebaseerd op werk van Cummins & Wuycheck (1971) en Robel *et al.* (1995). De verteringsefficiëntie is aangenomen gelijk te zijn aan 0,74 (Castro *et al.* 1989) en onafhankelijk van de leeftijd van het kuiken (Schekkerman & Visser 2001).

De relatie tussen prooigrootte (*Pm(a)* in gram droge stof) en leeftijd (*a* in dagen) wordt gegeven door de volgende vergelijking

$$Pm(a) = \frac{1.309 + \frac{2.15}{1 + e^{-0.3(a-14.69)}}}{1000} \quad \text{vergelijking 5}$$

Deze wordt met 23 vermenigvuldigd om gram prooi om te zetten in de energie-inhoud in kiloJoules $WPm(a) = 23 * Pm(a)$

Weersomstandigheden kunnen de foerageertijd beïnvloeden doordat kuikens moeten worden bebroed om energieverlies door afkoeling tegen te gaan. Jonge kuikens (≤ 8 -10 dagen) worden ook overdag bebroed om op temperatuur te blijven, oudere kuikens worden overdag alleen bebroed in geval van regen (Beintema & Visser 1989; Schekkerman & Boele subm.). Frequent bebroeden heeft een negatief effect op de energieopname omdat de kuikens tijdens het bebroeden niet kunnen foerageren. Schekkerman en Boele (subm) onderzochten het effect van weercondities op de tijd besteed aan foerageren en broeden gedurende de kuikenperiode. Zij vonden een significant effect van regen en temperatuur op de logit van de bebroedingsduur (LBT, *logit brooding time*) van gruttokuikens, vooral bij jonge kuikens (zie tabel 1 in Schekkerman en Boele subm.).

$$LBT(a, temp, rain, ci) = 5.73 - 0.5753 * a - 0.1933 * temp + 0.374 * rain + 0.1760 * rain * a - 2.40 * ci \quad \text{vergelijking 6}$$

Met ci de conditie-index welke is gedefinieerd als het gewicht van het kuiken op leeftijd a gedeeld door het gemiddelde gewicht van een kuiken op deze leeftijd (gebaseerd op velddata over kuikengewichten verzameld door Beintema & Visser (1989)). De vergelijking is toepasbaar voor temperaturen die variëren tussen 0 en 30 °C en regen kan een waarde 1 (het regent of heeft in de laatste 30 minuten geregend) of 0 (geen regen) aannemen.

Om de foerageertijd te bepalen berekenen we eerst het deel van de tijd dat de kuikens bebroed worden (PBT , *proportion brooding time*):

$$PBT(a, temp, rain, ci) = \frac{e^{LBT(a, temp, rain, ci)}}{1 + e^{LBT(a, temp, rain, ci)}} \quad \text{vergelijking 7}$$

De foerageertijd (FT, *foraging time*) is complementair aan het deel van de daglichtperiode dat kuikens bebroed worden: $(1 - PBT(a, temp, rain, ci))$ en kan worden omgerekend naar minuten per dag besteed aan foerageren door deze fractie te vermenigvuldigen met het aantal uren daglicht en het aantal minuten in een uur.

$$FT(a, temp, rain, ci) = (1 - PBT(a, temp, rain, ci)) * 16 * 60 \quad \text{vergelijking 8}$$

Schekkerman & Boele (subm) vonden een significante invloed van wind en regen op de voedselopnamesnelheid (*intake rate* (I_r), prooiën /minuut). Bovendien blijkt de voedselopnamesnelheid voor jonge gruttokuikens (tot 8 dagen) met de leeftijd toe te nemen en daarna gemiddeld gelijk te blijven.

Voedselopnamesnelheid voor kuikens ouder dan of gelijk aan 8dagen:

$$I_r(a, wind, rain) = e^{2.596 - 0.403 * wind - 0.00175 * wind^2 - 0.02 * rain} \quad \text{vergelijking 9a}$$

Voedselopnamesnelheid voor kuikens jonger dan 8dagen:

$$I_r(a, wind, rain) = e^{2.596 - 0.403 * wind - 0.00175 * wind^2 - 0.02 * rain - 0.09784 * (a - 8)} \quad \text{vergelijking 9b}$$

Deze vergelijkingen zijn toepasbaar voor windsnelheden van 1,4 tot 11,8 (m/s) en regen zoals hierboven bij LBT gegeven, en hebben betrekking op kuikens die foerageren in ongemaaid grasland in een weidevogelreservaat (Schekkerman & Boele

subm). Voor kuikens foeragerend in vrij recent (≤ 3 weken eerder) gemaaid agrarisch grasland ligt de opnamesnelheid gemiddeld 25% lager (Scheckerman & Beintema 2007).

5.2.4 Kuikengroei (SFG)

Met bovenstaande vergelijkingen kan de *SFG* berekend worden voor de kuikengroeiperiode als een functie van weersomstandigheden. Om de *SFG*, gegeven in kJ (kilojoules) per dag, om te rekenen naar gram per dag aangemaakt lichaamsweefsel nemen we aan dat de synthesekosten van een gram lichaamsweefsel

gelijk zijn aan $1.78(4.38 + 3.21 \frac{W}{273})$ kJ, met W het gewicht van het kuiken in gram.

Deze relatie is gebaseerd op Scheckerman & Visser (2001) waarbij de energie nodig voor assimilatie en omzetting (78% van de energie die vastgelegd wordt in de gevormde weefsels) is meegenomen. Echter, in het geval dat de *SFG* negatief is verliest het kuiken lichaamsgewicht waarbij een gram lichaamsweefsel een energie-inhoud heeft van $(4.38 + 3.21W/273)$ kJ.

Om te achterhalen of de op vergelijkingen 3-9 bepaalde *SFG* realistisch is controleren we of onder optimale condities (temperatuur is 25°C, wind is 1,4 m/s en geen regen) gruttokuikens van een bepaalde leeftijd kunnen groeien door de *SFG* (als functie van leeftijd) te vergelijken met de gemiddelde gewichtstoename gemeten in het veld (voor deze leeftijden) op basis van de Gompertz curve (vergelijking 1). Als de *SFG* onder optimale omstandigheden kleiner is dan de te verwachte gewichtstoename dan zouden we moeten concluderen dat de basisrelaties de werkelijkheid onderschatten.

5.2.5 Basismodel voor constante weersomstandigheden gedurende de kuikengroeiperiode

We bepalen eerst de potentiële groei per dag voor kuikens van een bepaalde leeftijd (a) met een gemiddeld gewicht (vergelijking 1) voor verschillende temperaturen (wind en regen zijn constant) en doen hetzelfde voor verschillende windsnelheden (temperatuur en regen zijn constant). Deze berekeningen geven ons inzicht in wat de *SFG* is voor een kuiken van een bepaalde leeftijd bij deze weerscondities, en bij welke combinatie van weerscondities kuikens niet kunnen groeien.

Vervolgens simuleren we de groei van individuele kuikens over de tijd door te starten met een gewicht van 27 gram bij de leeftijd $a=0$ en de functie *SFG* (vergelijking 2) te itereren over 25 dagen waarbij:

$$W(a+1) = W(a) + SFG(a) \quad \text{vergelijking 10}$$

Met $W(a+1)$ het gewicht van het kuiken bij leeftijd $a+1$ en $SFG(a)$ de potentiële groei van een kuiken bij deze leeftijd. Kuikens sterven als de conditie-index gelijk of kleiner is aan 0,5 (Scheckerman *et al.* subm.) en kuikens worden verondersteld te stoppen op dag a met foerageren als de conditie-index groter of gelijk wordt aan 1,25, zodat ze op leeftijd $a+1$ een begingewicht hebben dat gelijk is aan maximaal 1,25 maal het gemiddelde gewicht van een kuiken bij deze leeftijd (zie vergelijking 1). Bovendien is de groei per dag gelimiteerd tot:

$$\text{Max groei per dag (gram)} = 3 - 0,0006W^2 + 0,1529W \quad \text{vergelijking 11}$$

met W het gewicht van een kuiken in gram, gebaseerd op metingen aan de groeisnelheid van kuikens over 460 intervallen (Beintema en Scheckerman *et al.* ongepubliceerde resultaten). Kuikens kunnen dus niet ongelimiteerd in gewicht toenemen. Deze berekeningen voeren we uit voor constante weercondities en voor twee beheersituaties, 0% gemaaid kuikenhabitat en 100% gemaaid kuikenhabitat. Vervolgens geven we contourplots van het gewicht van kuikens op de vliegvlugge leeftijd bij constante temperatuur en regen voor vier situaties: 1- geen regen niet maaïen, 2- regen niet maaïen, 3- geen regen maaïen en 4- regen en maaïen.

Onder natuurlijke omstandigheden zijn temperatuur, windsnelheid en regen niet constant over de kuikengroeiperiode, maar kunnen ze tussen en binnen dagen

variëren. Omdat er bijna oneindig veel mogelijkheden zijn voor variatie van weersomstandigheden tijdens de kuikengroeiperiode hebben we ervoor gekozen de groei van kuikens te simuleren voor een beperkt aantal jaren waarbij de weersomstandigheden tijdens deze periode bekend zijn. We hebben hierbij gekozen voor de jaren 1996, 2003 en 2006, waarbij 1996 een extreem koud voorjaar was en 2006 door deskundigen als gunstig voor kuikens werd gewaardeerd (er werden dat jaar relatief veel gruttokuikens vliegvlug; overigens meer op grond van het graslandgebruik dan op grond van verwachte directe effecten van weer op kuikens). Voor deze drie jaren hebben we de dagelijkse weercondities (temperatuur, windsnelheid en regen) vanaf 1 maart tot 1 juli gebruikt (KNMI 2007). De temperatuurgegevens in deze database zijn etmaalgemiddelden, gemeten op 1,5 m hoogte in de schaduw. De temperaturen die ten grondslag liggen aan de vergelijkingen voor DEE en foerageertijd zijn echter gemeten op kuikenhogte (0,1 m) en met een zwart geschilderde metalen bol met diameter 4 cm. Voor de omrekening van zwarte bol temperatuur (T_{bs}) naar KNMI temperatuur (T_{gem}) zie vergelijking 6. Omdat deze relatie een relatief lage R^2 van 0,62 heeft, wat duidt op aanzienlijke spreiding rond deze relatie, rekenen we met drie scenario's waarbij we een range van -10% tot +10% van de maximale gemiddelde KNMI temperaturen tijdens de kuikengroeiperiode (30°C) hanteren:

a: $T_{bs}=1,241(T_{gem})+2,79-3$;

b: $T_{bs}=1,241(T_{gem})+2,79$; en

c: $T_{bs}=1,241(T_{gem})+2,79+3$.

Voor de jaren 1996, 2003 en 2006 hebben we de mediane uitkomstdatum van gruttolegsels geschat gebaseerd op een relatie gegeven door Kruk *et al.* (1996). Rond deze mediane uitkomstdag van de kuikens hebben we een normale verdeling verondersteld met een standaard variatie van 9 dagen (Schekkerman & Teunissen ongepubl. gebaseerd op 12 sets van gemeten legdatums).

Uit deze verdeling hebben we random 100 uitkomstdata getrokken en met deze uitkomstdata is de groei van de kuikens gesimuleerd over de kuikengroeiperiode wederom door de functie SFG (vergelijking 2) te itereren over 25 tijdstappen met

$$W(t+1)= W(t)+SFG(t)$$

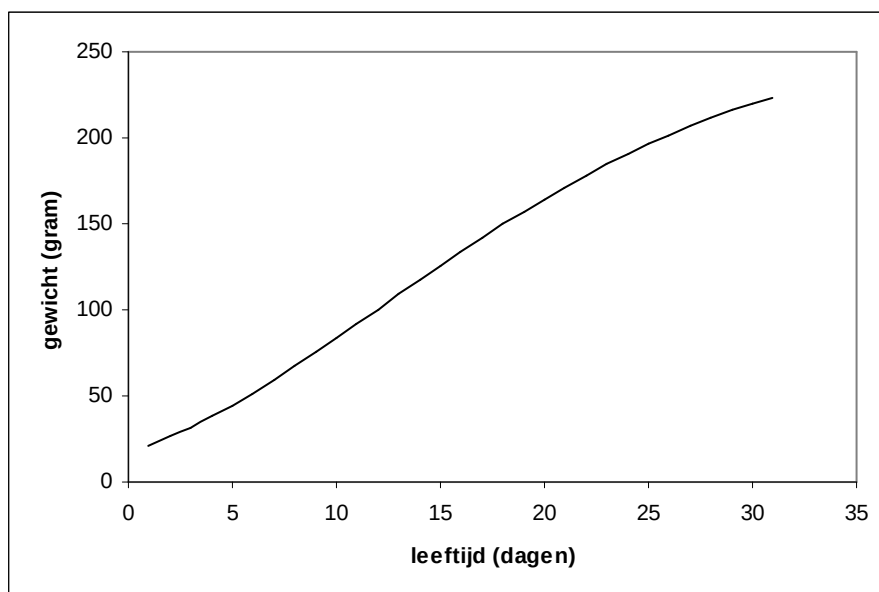
vergelijking 12

waarbij de functie $SFG(t)$ nu een functie is van de gemiddelde weersomstandigheden op dag t . Zoals in het geval van constante weersomstandigheden sterft een kuiken indien de $ci(t)$ (conditie op dag t) kleiner is of gelijk aan 0,5, de maximale dagelijkse fysiologisch mogelijke groei is gelimiteerd tot $(3-0,0006W^2+0,1529W)$ en het kuiken stopt met foerageren zodra zijn $ci(t)>1,25$ wat betekent dat zijn gewicht niet groter wordt dan 1,25 maal het verwachte gemiddelde gewicht. Deze procedure is 100 keer herhaald om het gemiddelde percentage en de SD (standaarddeviatie) van de kuikens dat de vliegvlugge leeftijd haalt te bepalen. De berekeningen zijn uitgevoerd met de drie bovenstaande scenario's voor de omrekening van zwarte bol naar KNMI temperatuur en voor 0% en 100% gemaaid oppervlak kuikenhabitat. Vervolgens is met dezelfde modelroutine en voor scenario a en b berekend welk deel van de dieren een eindgewicht had in de klasse [>200 gram], wederom voor de situatie 0% kuikenhabitat gemaaid en 100% gemaaid.

5.3 Resultaten

5.3.1 Controle basismodel

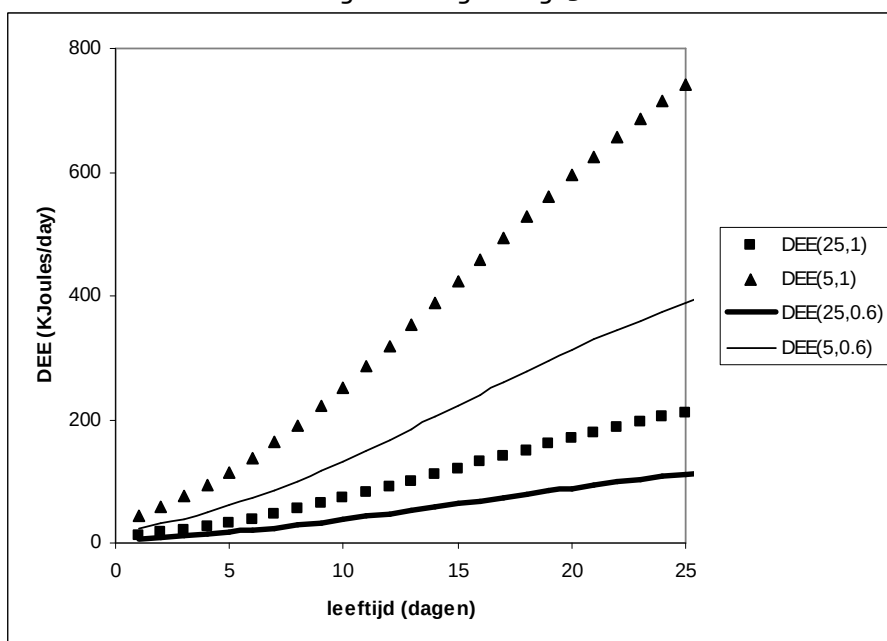
De verwachte groei van gruttokuikens op basis van vergelijking 1 en de coëfficiënten in Schekkerman & Visser (2001) is gegeven in figuur 5.2. Bij het behalen van de vliegvlugge leeftijd (25 dagen) hebben de kuikens een gewicht van ongeveer 200 gram.



Figuur 5.2. Groei van individuen over de tijd (Gompertz curve, coëfficiënten gebaseerd op (Beintema & Visser 1989)).

5.3.2 Energie-uitgaven (DEE)

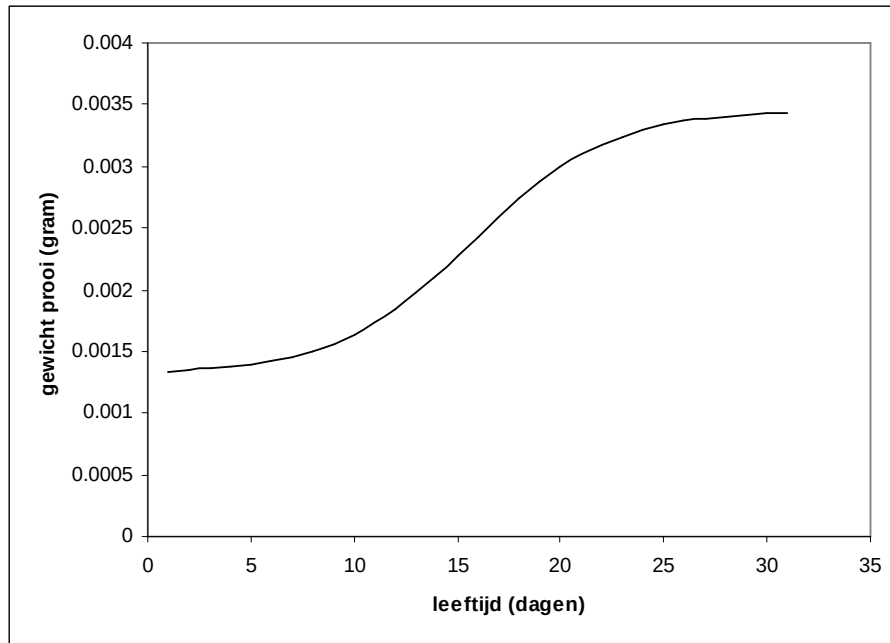
De dagelijkse energie uitgave (DEE) berekend met vergelijking 3 (fig. 5.3) neemt af met de omgevingstemperatuur. Naast temperatuur heeft de conditie van de kuikens een grote invloed op de benodigde energie. Dit is het gevolg van het feit dat energie uitgaven gerelateerd zijn aan het gewicht van de kuikens (zie vergelijking 3) en dieren met een lage conditie een relatief laag gewicht hebben t.o.v. wat verwacht mag worden van een kuiken dat groeit volgens fig. 5.2.



Figuur 5.3. Dagelijkse energie uitgave kuikens als functie van leeftijd, temperatuur, en conditie-index. $DEE(\text{temperatuur}, \text{conditie-index})$ met temperatuur 25°C of 5°C en conditie-index 1 of 0,6.

5.3.3 Energie-opname (MEI)

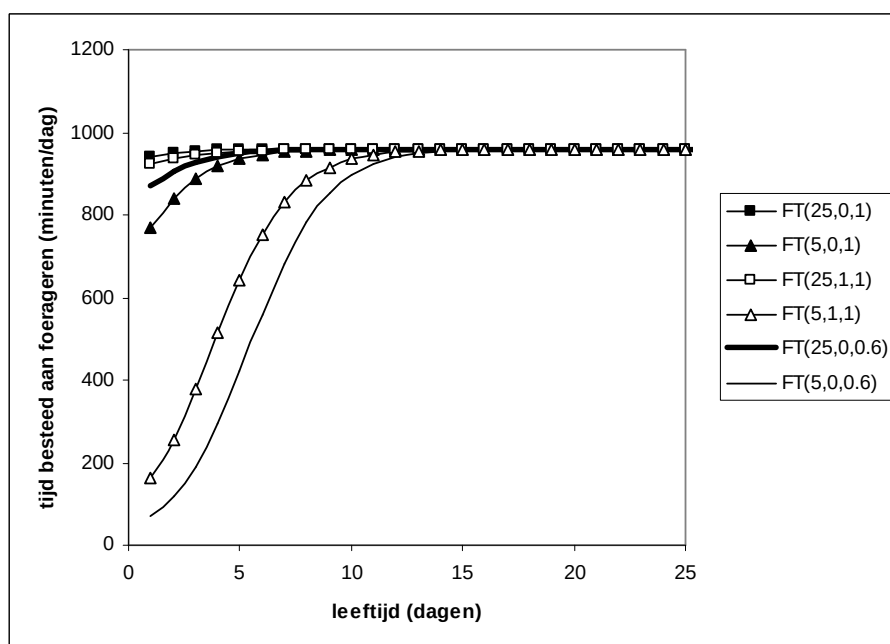
De opgenomen energie per dag (MEI) is een functie van het gewicht van de prooien (vergelijking 5), de tijd besteed aan foerageren (vergelijking 8) en de prooiopname-snelheid (vergelijking 9).



Figuur 5.4. Prooigewicht in gram droge stof als functie van leeftijd.

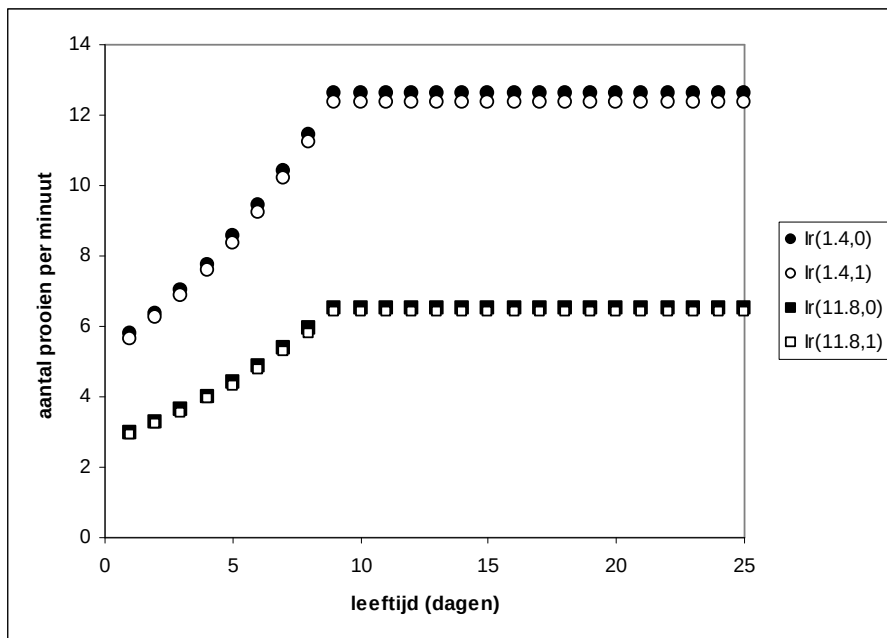
De gemiddelde prooigrootte (gebaseerd op vergelijking 5) neemt toe met de leeftijd (fig. 5.4), er is een snelle verandering in de gekozen prooigrootte rond de leeftijd van 15 dagen.

Figuur 5.5 laat zien dat temperatuur in combinatie met de conditie van de kuikens en regen een grote invloed heeft op de tijd besteed aan foerageren (vergelijking 8), na 15 dagen is deze echter onafhankelijk van regen, temperatuur en de conditie van de kuikens. In deze fase kunnen kuikens bijna de hele daglichtperiode benutten om te foerageren. Dit betekent niet dat ze dat ook daadwerkelijk doen, fig. 5.5 geeft eigenlijk de tijd die over blijft voor foerageren weer nadat de tijd voor bebroeden van de daglichtperiode is afgetrokken, dit is dus de potentieel beschikbare foerageertijd. Jonge kuikens zijn gevoeliger voor weerscondities en worden vaker bebroed. Vooral temperatuur heeft een grote invloed (alle curves in fig. 5.5 met temperatuur gelijk aan 25°C liggen boven die met 5°C).



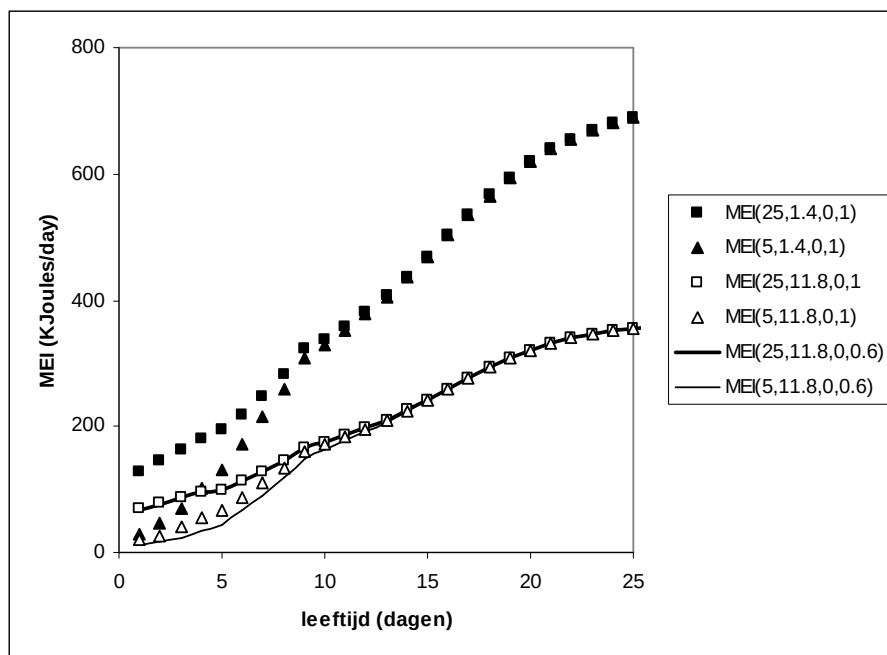
Figuur 5.5. Tijdsduur besteed aan foerageren per dag als functie van leeftijd, temperatuur, regen en conditie-index. $FT(\text{temperatuur, regen, conditie-index})$ met temperatuur 25°C of 5°C, regen (1=wel tegen, 0=geen regen) en conditie-index 1 of 0,6.

De snelheid waarmee prooien worden gevangen (fig. 5.6 gebaseerd op vergelijking 9) neemt toe met de leeftijd tot een leeftijd rond de 10 dagen. Windsnelheid heeft een grotere invloed op de vangsnelheid dan regen.



Figuur 5.6. Voedselopname in aantal prooien per minuut als functie van leeftijd en weersomstandigheden. $lr(\text{wind, regen})$ met wind (minimale gemeten snelheid 1,4 m/s, maximale 11,8 m/s) en regen (1=wel tegen, 0=geen regen).

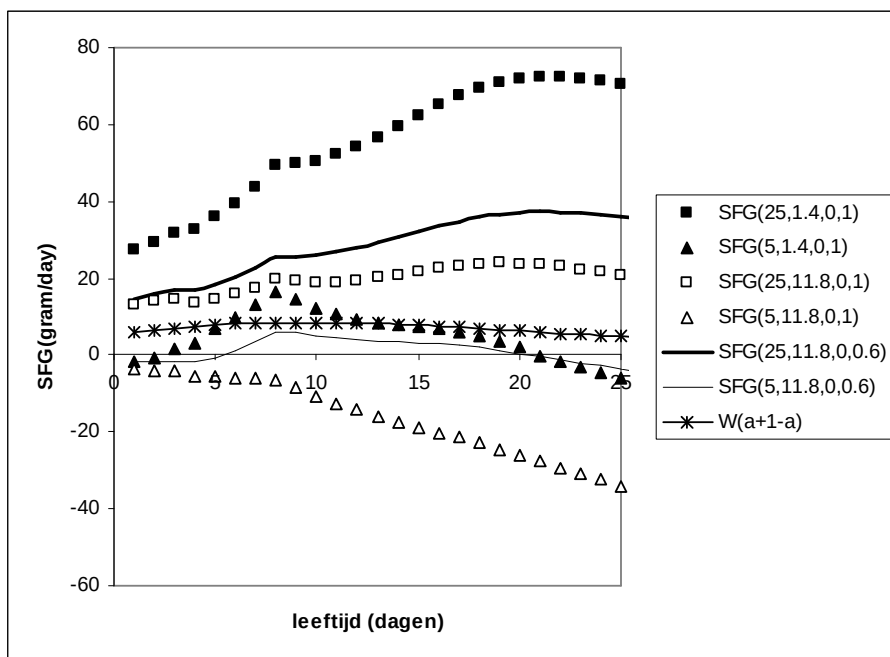
Op basis van bovenstaande relaties kan de potentiële energieopname per dag worden bepaald in relatie tot leeftijd, conditie-index van de kuikens en het weer. Figuur 5.7 laat de potentiële energieopname per dag zien als functie van leeftijd, temperatuur, windsnelheid, regen en conditie. Wat opvalt aan fig. 5.7 is dat vooral de windsnelheid een grote invloed heeft op de potentiële hoeveelheid opgenomen energie per dag (gevulde symbolen) terwijl temperatuur alleen voor jonge kuikens een effect heeft. Ook de conditie van de kuikens (lijnen) heeft vooral voor jonge kuikens invloed op de potentiële opneembare hoeveelheid energie.



Figuur 5.7. Dagelijkse potentiële energieopname als functie van leeftijd, en weersomstandigheden. MEI(temperatuur, wind, regen, conditie-index) met temperatuur 25°C of 5°C, wind (minimale gemeten snelheid 1,4 m/s, maximale 11,8 m/s) en regen (0=geen regen) en conditie-index 1 of 0,6.

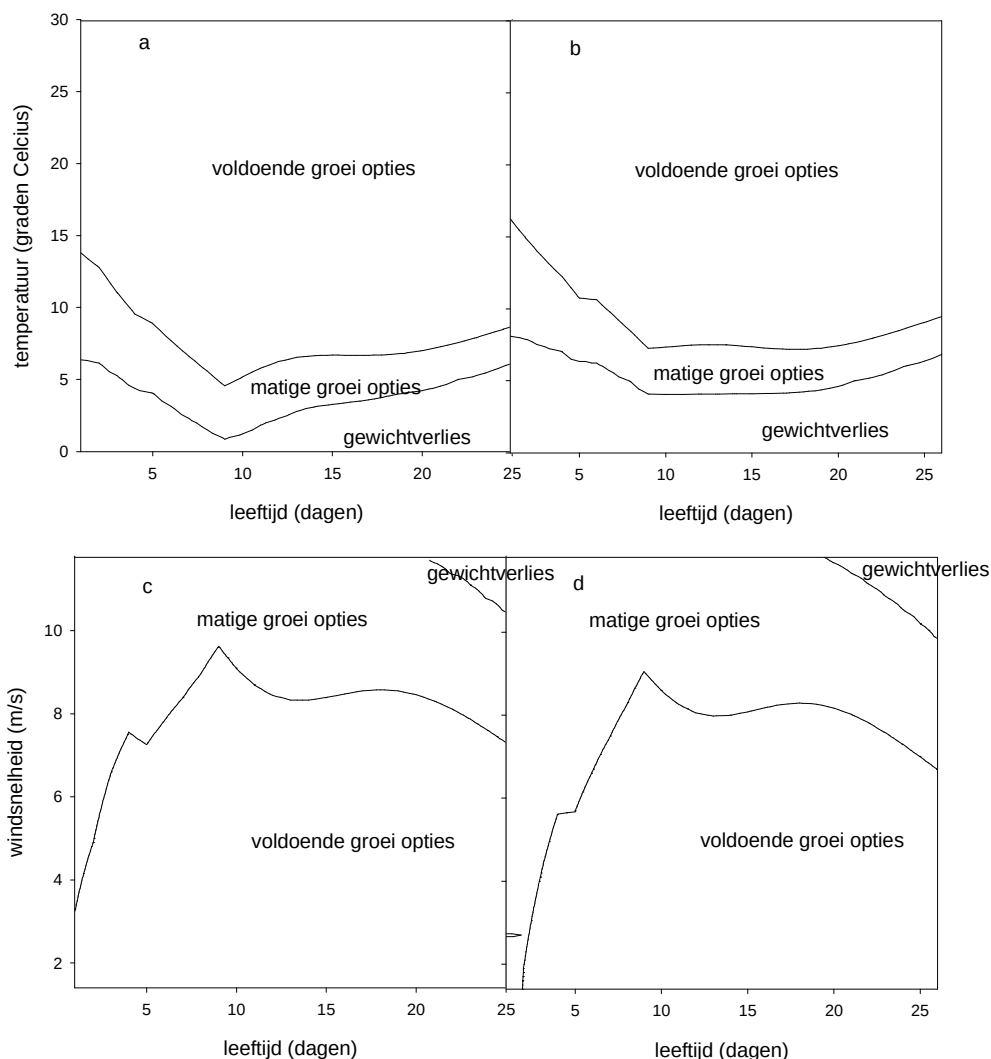
5.3.4 Kuikengroei (SFG)

Om te achterhalen of op grond van de gevonden relaties kuikens kunnen groeien stellen we op basis van de dagelijkse potentiële opneembare energie (fig. 5.7) en de dagelijkse energie-uitgaven (fig. 5.3) de vraag of de energieopname voldoende is om de uitgaven te bekostigen en wat er over blijft voor groei (SFG). In fig. 5.8 is de SFG (als potentieel te groeien gram kuikenweefsel waarbij de groei **niet** fysiologisch gelimiteerd is door $(3-0,0006W^2+0,1529W)$) weergegeven als functie van leeftijd, temperatuur, wind, regen en kuiken conditie. Daarnaast staat in de figuur de toename in gewicht per dag van een gemiddeld kuiken (op basis van fig. 5.2) als functie van de leeftijd (lijn met sterren $(W(a+1)-W(a))$). Figuur 5.8 laat zien dat onder optimale condities (temperatuur van 25°C, windsnelheid van 1,4 m/s en geen regen) kuikens (meer dan) voldoende kunnen groeien (gevulde blokjes liggen boven de lijn met sterren). Verder blijkt dat zowel temperatuur als wind een grote invloed hebben op de SFG. Bij een temperatuur van 5°C is de SFG bij bijna alle leeftijden onvoldoende, zelfs onder optimale windcondities. Een lage conditie-index kan de SFG vergroten (dit is een gevolg van het gegeven dat bij een lage conditie de dagelijkse energie-uitgaven afnemen als gevolg van een lager gewicht). Een achterblijvende conditie heeft vooral bij oudere kuikens invloed op de SFG, dit komt omdat bij jonge kuikens ook de energie-inkomsten bij een lage conditie kleiner zijn, wat het effect van een lagere uitgave compenseert. De energie-inkomsten van oudere kuikens nemen niet af met de conditie-index (ze worden immers niet vaker bebroed (zie fig. 5.5)). Ook regen heeft invloed op de SFG, dat vooral tot stand komt via de foerageertijd (en daardoor vooral bij jongere kuikens speelt) en minder door een effect op prooiopnamesnelheid. Bij een windsnelheid van 11,8 m/s krijgen de kuikens bij 25°C net voldoende energie binnen om te groeien volgens de Gompertz curve, terwijl bij een temperatuur van 15 °C ze een negatieve SFG hebben waardoor ze in gewicht achteruit gaan.



Figuur 5.8. Potentieel mogelijke groei (gram/dag) als functie van leeftijd, temperatuur, wind, regen en conditie-index ($SFG(\text{temperatuur, wind, regen, conditie-index})$) met temperatuur 25°C of 5°C, wind (minimale gemeten snelheid 1,4 m/s, maximale 11,8 m/s) en regen (0=geen regen) en conditie-index 1 of 0,6. NB. de groei is niet fysiologisch gelimiteerd door $(3-0,0006W^2+0,1529W)$

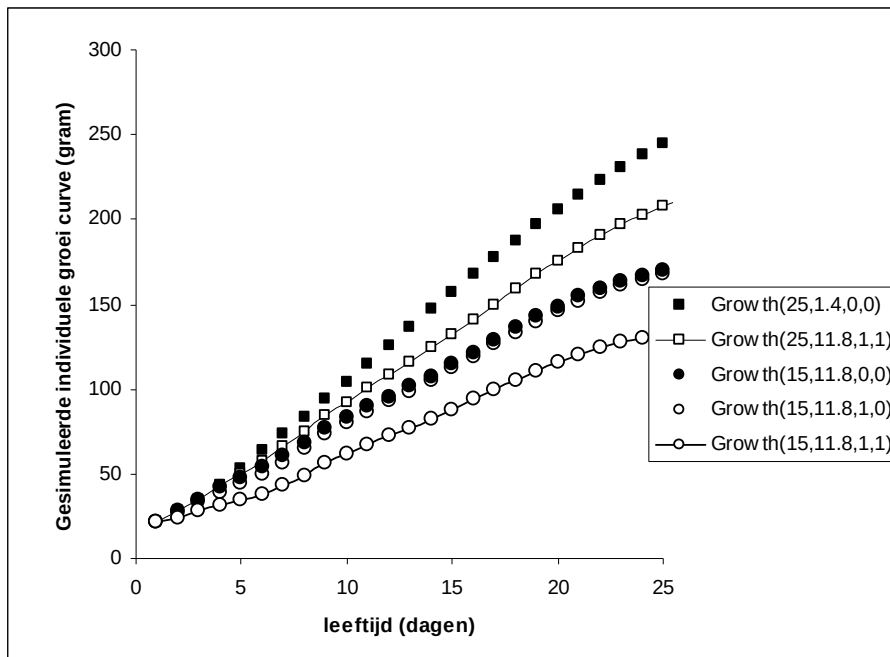
5.3.5 Basismodel voor constante weersomstandigheden gedurende de kuikengroeiperiode



Figuur 5.9. Contour plots van groei optie per dag bij een bepaalde leeftijd (x-as) en temperatuur (y-as) (a,b) of windsnelheid (c,d) onder de aanname dat temperatuur en wind constant zijn gedurende het kuikenseizoen. a) windsnelheid gelijk aan de minimale waarde van 1,4 m/s. geen regen; b) windsnelheid 1,4 m/s en regen; c) temperatuur 15°C geen regen; d) temperatuur 15°C regen. Contouren scheiden parameterwaarden tussen voldoende groeimogelijkheden: potentiële groei meer dan 15 gram per dag; matige groeimogelijkheden: potentiële groei 0 tot 15 gram per dag, bij gewichtverlies zijn de groeimogelijkheden negatief.

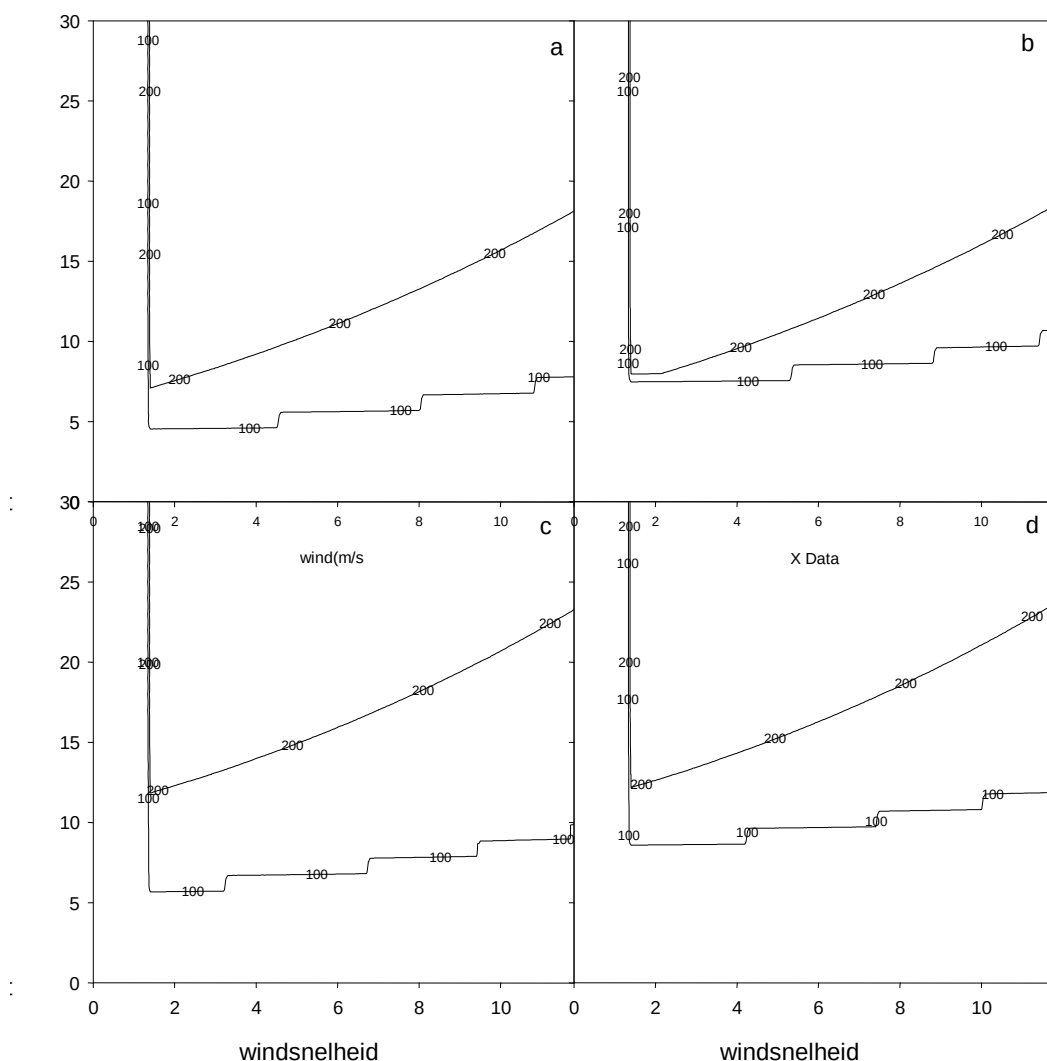
Figuur 5.9 laat zien dat bij temperaturen lager dan 5°C de potentiële groei van jonge en oudere kuikens laag is. Regen heeft vooral een effect op jonge kuikens; de contourlijnen in fig. 5.9b schuiven vooral omhoog voor leeftijden tot 15 dagen. De potentiële groei wordt geremd bij windsnelheid boven 8-9 m/s. Jonge kuikens zijn gevoelig voor wind, ze ondervinden matige groei bij windsnelheden vanaf 4m/s maar hoge windsnelheid leidt bij een temperatuur van 15°C alleen voor oudere kuikens tot gewichtsverlies. Bij regenval kunnen vooral jonge kuikens minder snel groeien omdat ze relatief lang bebroed worden.

Figuur 5.10 laat zien hoe een kuiken groeit onder constante weerscondities waarbij het gewicht op $t=t+1$ een functie is van het gewicht op $t=t$. Dit hebben we gesimuleerd voor kuikens die starten met een gewicht van 27 gram en groeien onder constante condities van wind en temperatuur. In deze figuur is de maximale groei per dag wel fysiologisch gelimiteerd door $(3-0,0006W^2+0,1529W)$. De simulaties laten zien dat bij een temperatuur van 25°C de groei bij geen en veel wind en bij wel of geen regen hetzelfde verloopt. Alleen in het geval van maaien neemt de groei bij deze temperatuur af (open blokjes in fig. 5.10). Bij een omgevingstemperatuur van 15°C is de groei gelijk aan die van 25°C als er geen wind is en geen regen valt. Bij deze temperatuur en een windsnelheid van 11,8m/s heeft regen weinig invloed. Maaien heeft echter bij deze combinatie wel veel invloed (open rondjes op lijn).



Figuur 5.10 Gesimuleerde groei van gruttkuikens. ($Growth(temperatuur, wind, regen, maaien)$ met temperatuur 25°C of 15°C, wind (minimale gemeten snelheid 1,4 m/s, maximale 11,8 m/s) regen (1=wel regen, 0=geen regen) en als ze moeten opgroeien op gemaaid grasland (1=gemaaid, 0=niet gemaaid).

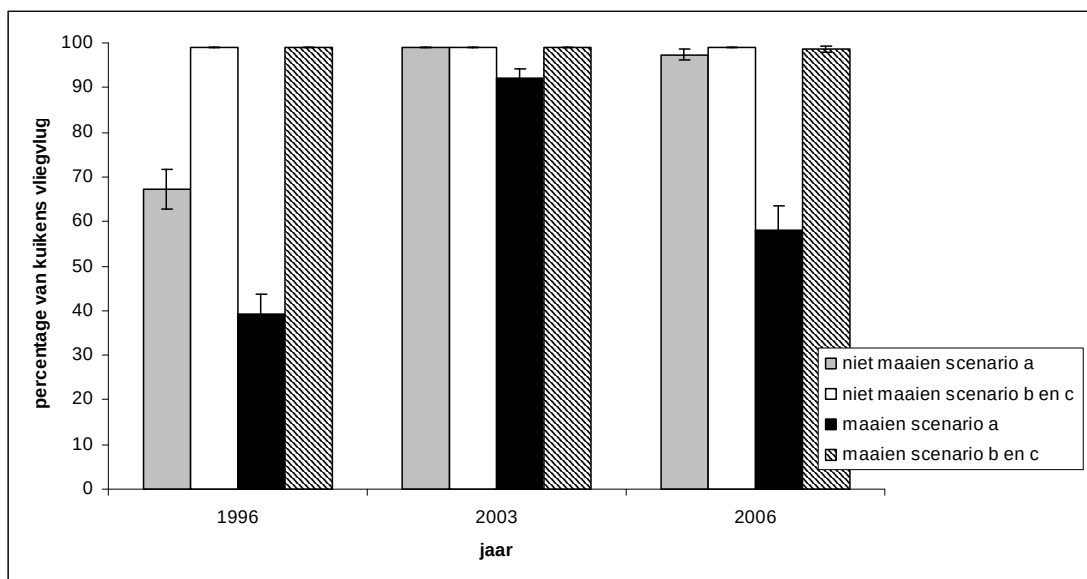
Figuur 5.11 laat zien wat het voorspelde eindgewicht op dag 25 (de vliegvlugge leeftijd) is. Het blijkt dat bij temperaturen lager dan 5°C kuikens niet kunnen overleven. Kuikens worden verondersteld te sterven als het gewicht kleiner is dan 50% van het op die leeftijd te verwachten gewicht volgens vergelijking 1 wat overeen komt met een grens van 100gram op de vliegvlugge leeftijd. De figuren laten zien dat bij een toename in windsnelheid deze grens komt te liggen bij een hogere omgevingstemperatuur. Met regen verschuift de 100 gram grens omhoog evenals met maaien en met regen en maaien, m.a.w. kuikens kunnen dan alleen nog overleven als de omgevingstemperatuur hoger ligt. Regen en maaien hebben geen invloed op de combinaties van windsnelheid en temperatuur waarbij het eindgewicht van de kuikens 200 gram wordt (de contour 200gram ligt in alle panelen op dezelfde hoogte).



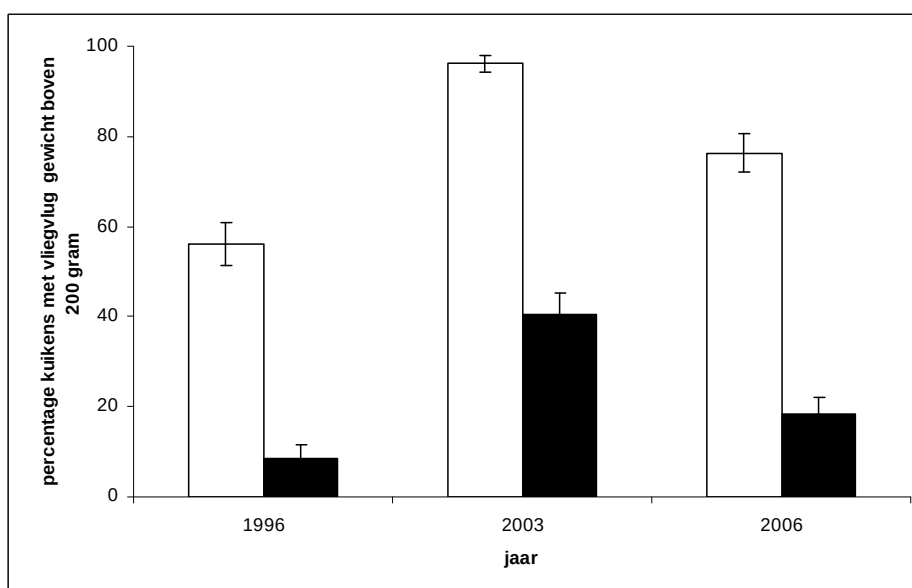
Figuur 5.11. Gewicht bij een leeftijd van 25 dagen bij combinaties van constante temperatuur en windsnelheden a) geen regen niet maaïen; b) regen niet maaïen; c) geen regen wel maaïen; d) regen en maaïen. Lijnen in de figuur geven de combinaties van wind en temperatuur waar het eindgewicht van de kuikens in gram gelijk is aan het getal op de lijn. Lijnen zijn informatief voor temperaturen die variëren van 0 tot 30°C en windsnelheden die variëren van 1,4 tot 11,8 m/s.

5.3.6 Gesimuleerde groei van gruttkuikens gebaseerd op de werkelijke weersomstandigheden van 1996, 2003 en 2006.

De resultaten van de temperatuurconversie scenario's staan in fig. 5.12a. Met scenario a haalt in 1996 bijna 70% van de kuikens de vliegvlugge leeftijd, terwijl in 2003 alle en in 2006 97% de vliegvlugge leeftijd haalt. De beide ander scenario's geven voor alle jaren 100% overleving (fig. 5.12a). Verder is aan de drie scenario's maaïen toegevoegd. Maaïen leidt tot een afname in opnamesnelheid tijdens foerageren met 25% (Scheckerman & Beintema, 2007). Met scenario a en maaïen neemt het percentage dat de vliegvlugge leeftijd haalt af tot 40% in 1996; 90% in 2003 en 60% in 2006. Wederom geven scenario b en c ook bij maaïen een bijna 100% overleving (fig. 5.12a).



Figuur 5.12 a. Percentage kuikens dat de vliegvlugge leeftijd haalt met een $ci \geq 0,5$, bij weersomstandigheden die zich voordeden in de jaren 1996, 2003 en 2006. Gebaseerd op 100 herhalingen van 100 random trekkingen uit een normale verdeling van uitkomstdata rond de in die jaren geldende uitkomstdata en een standaarddeviatie van 9 dagen rond deze data.



Figuur 5.12b. Percentage van de kuikens dat op dag 25 meer weegt dan 200gram bij niet maaien (witte balk), bij maaien (zwart). Gebaseerd op 100 herhalingen van 100 random trekkingen uit een normale verdeling van uitkomstdata rond de in die jaren geldende uitkomstdata en een standaarddeviatie van 9 dagen rond deze data.

We hebben vervolgens onderzocht welk percentage van de kuikens een eindgewicht heeft groter dan 200 gram voor de drie jaren voor scenario a in het geval van 0% kuikenhabitat gemaaid en 100% gemaaid. Figuur 5.12b laat zien dat dit percentage bij niet maaien in 2003 het hoogst is gevolgd door 2006 en 1993. Als er gemaaid is neemt het percentage kuikens met een gewicht boven de 200 gram sterk af. Interessant is dat onder de gesimuleerde weersomstandigheden uit 2003 en 2006 (scenario a en niet maaien) ongeveer eenzelfde percentage van de kuikens de vliegvlugge leeftijd haalt (fig. 5.12a) maar dat het percentage met een vliegvlug gewicht boven de 200gram sterk verschilt. In 2003 heeft 90% van de kuikens een eindgewicht gelijk of groter dan het gemiddelde vliegvlug gewicht van 200 gram terwijl dit in 2006 80% is. Blijkbaar is 2006 qua weersomstandigheden een minder goed jaar geweest voor gruttkuikens dan 2003.

In het geval dat er gemaaid is blijkt ook uit het percentage kuikens dat de vliegvlugge leeftijd haalt dat 2003 een beter jaar is dan 2006. Uit deze simulatie blijkt dat bij de hierboven beschreven modelparametrisatie voor de onderzochte jaren de weersomstandigheden alleen niet leiden tot een te lage aanwas van kuikens. In alle jaren haalt een behoorlijk groot deel van de kuikens de vliegvlugge leeftijd. Dit percentage is in 1996 rond de 35% lager dan in de jaren 2003 en 2006 maar in alle gevallen hoger dan 65%. Als echter het gehele kuiken habitat gemaaid is dan heeft dat in 1996 tot gevolg dat slechts 40% vliegvlug wordt. Deze situatie kan mogelijk wel tot een te lage aanwas leiden.

5.4 Discussie en conclusies

Op basis van de door Schekkerman verzamelde en gerapporteerde relaties tussen weersomstandigheden en processen die van invloed zijn op kuikengroei en overleving is met een model de groei van gruttokuikens te simuleren waarbij het model de werkelijk te verwachten groei redelijk kan beschrijven. Op basis van een analyse van enkele modelscenario's blijkt dat temperatuur en wind een grote invloed kunnen hebben op de groei. Maaien kan de overleving drastisch verlagen en de combinatie van een slecht jaar (qua weersomstandigheden) en een maaibeheer dat tot gevolg heeft dat het gehele kuikenhabitat gemaaid is kan leiden tot een te lage aanwas.

Het hierboven beschreven model is een eerste versie. Bij het ontwikkelen van deze eerste versie zijn een aantal onzekerheden in de basisgegevens gebleken die nader onderzoek of een alternatieve parametrisatie vergen. Ook dienen nog enkele componenten aan het model te worden toegevoegd.

DEE is in het huidige model sterk afhankelijk van de temperatuur, hetgeen bij hoge temperaturen vooral bij oudere kuikens leidt tot zeer lage energie-uitgaven aan thermoregulatie. Voor een kuiken van 200 g voorspelt vergelijking 3 bij 15°C een DEE van 560 kJ/d, wat enigszins aan de hoge kant is in vergelijking met de veldmetingen (fig. 2 in Schekkerman & Visser 2001, gemeten bij een gemiddelde temperatuur van 15,4°C) maar in de goede grootteorde. Bij 25°C is de voorspelde DEE 40% lager, en bij 40°C 73% lager dan bij 15°C. Op grond van een combinatie van veld- en laboratoriummetingen kwantificeerden Schekkerman & Visser (2001) ook de aandelen van verschillende componenten in het energiebudget van gruttokuikens. Daaruit blijkt dat de som van thermoregulatie- en activiteitskosten bij een kuiken van 200 g gemiddeld 55% van de totale energieomzet uitmaakt. Binnen deze component zijn de kosten voor thermoregulatie niet goed te onderscheiden van die van activiteit (spierarbeid bij lopen en foerageren), maar gezien het feit dat gruttokuikens gemiddeld meer dan 80% van de daglichtperiode actief foerageren (Schekkerman & Boele subm) zal activiteit waarschijnlijk meer dan de helft hiervan uitmaken. Dat betekent dat al bij 25°C de door vergelijking 3 voorspelde afname in DEE groter is dan de maximaal mogelijke afname van thermoregulatiekosten. Kennelijk geeft de coëfficiënt voor temperatuur in vergelijking 3 een overschatting van het werkelijke effect van temperatuur op DEE. De door Schekkerman & Visser (2001) beschreven relatie is wel een statistisch juiste beschrijving van de waarnemingen, maar kennelijk valt het vrij beperkte aantal metingen toevallig zo uit dat het resulterende verband met temperatuur onrealistisch steil wordt ingeschat. Het gevolg is dat bij temperaturen boven 15°C de voorspelde DEE te laag uitvalt. Hierdoor blijven de energie-uitgaven sterk achter bij de -inkomsten en gaan kuikens in het model te snel groeien. Dit effect wordt gedeeltelijk geneutraliseerd door de instelling van een plafond op de dagelijkse groeisnelheid (vergelijking 11). Bij lagere temperaturen leidt dit fenomeen echter tot een te sterke afname van de groeisnelheid, en deze wordt door het plafond niet geneutraliseerd.

Een alternatieve methode om het effect van temperatuur op DEE te kwantificeren maakt gebruik van de door Visser & Ricklefs (1993a,b) beschreven thermische eigenschappen van (het verenkleed van) opgroeiende gruttokuikens. Binnen de rapportage termijn was er geen ruimte meer om deze alternatieve parametrisatie in het model door te voeren,

maar voor een volledig operationeel en bruikbaar simulatiemodel is dit wel een voorwaarde. De alternatieve parametrisatie wordt beschreven in bijlage 4.

Een aantal potentieel belangrijke factoren die van invloed kunnen zijn op de overlevingskansen van gruttokuikens in het veld is nog niet in het model ondergebracht. Over de meeste van deze verbanden is wel (kwantitatieve) kennis beschikbaar, maar opname in het model bleek binnen de termijn van deze opdracht niet haalbaar. Om het model meer realiteitszin te geven zal in een vervolgstudie het model moeten worden uitgebreid met:

- **Een realistisch graslandmodel.** In het huidige model rekenen we met twee extremen van graslandbeheer, wel- en niet maaien, waarbij maaien een onafhankelijke variabele is (d.w.z. geen gevolg van de weerscondities). De situatie dat alle aanwezige grasland recent gemaaid is zal zich in de praktijk zelden voordoen, en het aandeel grasland dat nog niet is gemaaid zal sterk worden beïnvloed door de weersomstandigheden. Door gebruik te maken van relaties tussen temperatuursommen en in recente onderzoeken vastgelegde waarnemingen over graslandgebruik (zie volgende hoofdstuk) kan hierover een voorspellende module worden opgesteld. Vervolgens kunnen in het model de aanwezige kuikens volgens bepaalde beslisregels (op grond van kennis over habitatvoorkeur en dichtheden) over gemaaid en ongemaaid land worden verdeeld.
- **Een predatiemodule.** In het huidige model is uitputting door voedselgebrek de enige mogelijke sterfteoorzaak van kuikens. In de praktijk komen kuikens ook om door andere oorzaken. De belangrijkste daarvan is predatie. In onderzoek is vastgesteld dat predatiekansen gedeeltelijk afhankelijk zijn van het graslandbeheer en van de conditie van kuikens. Op gemaaide percelen is de predatiekans hoger en ook als de conditie daalt neemt de predatiekans toe (Teunissen *et al.* 2005, Schekkerman *et al.* subm). In de predatiemodule zal dus een (leeftijdsafhankelijk) basisoniveau van predatie moeten worden geformuleerd dat in combinatie met het type verblijfsperceel (gemaaid of niet) en de conditie van het kuiken leidt tot een dagelijkse predatiekans $P(a, \text{maaien}, ci)$. Dit zal er onder andere toe leiden dat een deel van de kuikens die in de huidige modelversie de vliegvlugge leeftijd halen met een uitvlieggewicht tussen 100 en 200 g, in een uitgebreid model al voor de vliegvlugleeftijd door predatie worden geëlimineerd.
- **Een uitmaaimodule.** Directe sterfte door maai- en oogstwerkzaamheden is een andere doodsoorzaak die regelmatig voorkomt. Als het model is uitgebreid met een graslandgebruiksmodule, kan op basis hiervan voor kuikens die verblijven in nog niet gemaaid grasland de kans worden berekend dat dat grasland op dag t wordt gemaaid. Uit de literatuur kan een schatting worden ontleend voor de kans dat dit dan leidt tot sterfte van het kuiken.

Bovenstaande stappen zijn van groot belang om te komen tot een model dat de complexe interacties tussen weer, beheer, en kuikenoverleving integraal kan omvatten. Dat is belangrijk omdat de complexiteit van die interacties het weinig zinvol maakt om, bijvoorbeeld, een effect van klimaatverandering op kuikens te willen voorspellen aan de hand van voorspelde veranderingen in één factor, zoals een verschuiving in de *timing* van de insectenpiek in ongemaaid grasland. Het toevoegen van deze stappen lijkt goed mogelijk, maar maakt het model aanzienlijk complexer, zowel qua formulering als qua benodigde tijd om scenario's door te rekenen. Het lijkt echter zeer de moeite waard om deze vervolgstappen wel te implementeren.

6 Indirecte effecten van weersomstandigheden op gruttokuikens via graslandbeheer

6.1 Achtergrond

Het voorgaande hoofdstuk verkende de directe effecten van weersomstandigheden op groei en overleving van gruttokuikens. Weersomstandigheden hebben echter ook belangrijke indirecte effecten op kuikengroei en -overleving. De belangrijkste indirecte effecten lopen via effecten van weer op het graslandbeheer. Zoals bekend hebben gruttokuikens in Nederland een sterke voorkeur voor percelen met een vegetatiehoogte tussen 15-30 cm (Schekkerman *et al.* 1998, 2005). Dit betreft in ieder geval ongemaaide percelen. In een aantal studies werd ook een voorkeur vastgesteld voor gemaaide of beweide percelen met een hergroeide vegetatie hoger dan 15-20 cm en percelen met vluchtstroken, maar in meer recente studies werd dit type perceel gemeden. Alle overige typen grasland (beweid, met gemaaid gras, met kort gras en met stalvoeding) werden stelselmatig gemeden door gruttogezinnen.

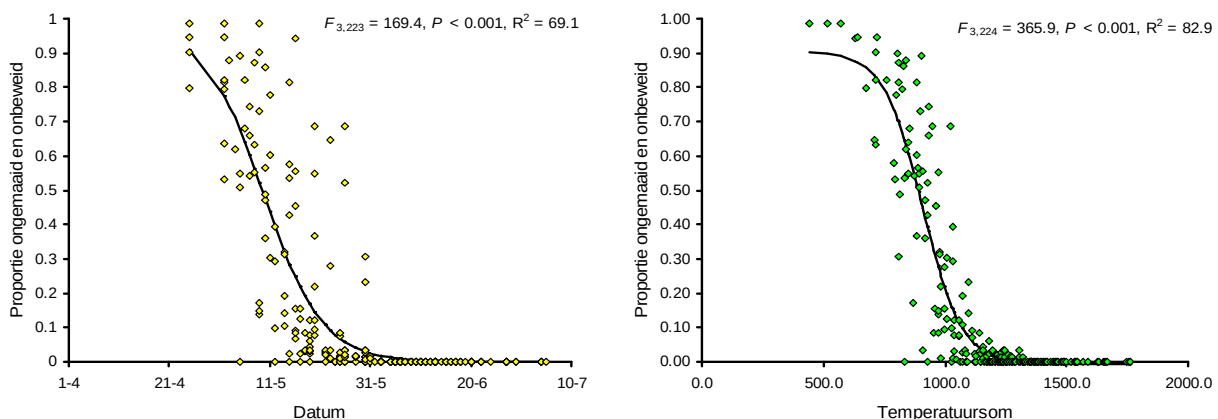
Het aanbod aan arthropoden neemt over het algemeen in de loop van de kuikenperiode van Grutto's toe (Kleijn *et al.* 2007, Schekkerman & Beintema 2007), alhoewel aan het eind van de kuikenperiode vaak weer een afname optreedt, vermoedelijk door veroudering en verhouting van de vegetatie. Het effect van maaien of beweiding op het voedselaanbod van kuikens is echter vele malen groter dan de natuurlijke variatie in voedselrijkdom (Kleijn *et al.* 2007, Schekkerman & Beintema 2007). Zo vonden Schekkerman & Beintema (2007) een 25% lagere prooiopnamesnelheid bij kuikens in recent gemaaide percelen vergeleken met kuikens in ongemaaide percelen, waar de totale dichtheid aan geschikte prooidieren ook zo'n 2-3 keer hoger was. Op gebiedsniveau bepaalt het oppervlak ongemaaide vegetatie in de kuikenperiode dan ook in sterke mate de kwaliteit van het gebied voor gruttokuikens. Zowel Schekkerman & Müskens (2000) als Schekkerman *et al.* (2005, 2008^a) vonden positieve relaties tussen kuikenoverleving en het percentage ongemaaid grasland.

Het bleek binnen het tijdsbestek van dit project niet mogelijk een graslandgebruikmodule aan het kuikengroeimodel (hoofdstuk 5) te koppelen. Om toch een indruk te krijgen van het belang van de indirecte effecten van weersomstandigheden, via graslandbeheer, op gruttokuikens vergelijkt dit hoofdstuk relaties tussen weersomstandigheden, de timing van graslandbeheer en de uitkomstdata van gruttokuikens in de afgelopen 20 jaar. Daarbij wordt geconcentreerd op het effect van temperatuur omdat hiervan bekend is dat deze de dynamiek van graslandbeheer en legdatum van weidevogels beïnvloedt (o.a. Kruk *et al.* 1996, Both *et al.* 2005). Een aantal van de in dit hoofdstuk beschreven relaties kunnen bij vervolgonderzoek gebruikt worden om effecten van graslandbeheer op te nemen in een kuikengroeimodel.

6.2 De relatie tussen temperatuur en de timing van werkzaamheden

Weersomstandigheden bepalen in sterke mate de timing van agrarische werkzaamheden zoals maaien of beweiden. Om de gevolgen van

weersomstandigheden op groei en overleving van gruttokuikens te kunnen voorspellen is het dus noodzakelijk om niet alleen de directe effecten van weer op kuikengroei te kwantificeren, maar ook de effecten van weer op landgebruik. Tussen eind april en eind mei neemt de proportie ongemaaid en onbeweid oppervlak in weidevogelgebieden sterk af. Deze relatie wordt het best beschreven door een logistisch afnemende functie (fig. 6.1). De afname van het aandeel ongemaaid land in de loop van het seizoen is echter nauwer gerelateerd aan de temperatuursom dan aan de datum (fig. 6.1). Dit is logisch aangezien het tijdstip van maaien vooral afhangt van de hoeveelheid gewasgroei en deze is gerelateerd aan de temperatuursom (de som van de positieve gemiddelde dagtemperaturen vanaf 1 januari). Hoewel de statistische *fit* van de modellen erg goed is ($> 69\%$ verklaarde variatie) is er toch nog veel variatie met name in de periode dat de grootste veranderingen in proportie ongemaaid land optreden. Zo werden tussen $T_{\text{som}} 900\text{-}1000^{\circ}\text{C}$ gebieden gevonden die al volledig gemaaid waren maar ook gebieden waarin maar 10% van het oppervlak gemaaid was. Dit zal in belangrijke mate veroorzaakt zijn door verschillen in neerslag tussen de onderzoeksgebieden en jaren. Of een gewas gemaaid wordt zodra het volgroeid is hangt af van de duur en hoeveelheid neerslag, omdat boeren bij voorkeur alleen maaien bij enigszins stabiel droog weer. In een jaar van langdurige regenval zal een gewas dus bij een veel hogere temperatuursom gemaaid worden dan in een droog jaar. Het effect van neerslag valt niet eenvoudig statistisch te analyseren omdat neerslag alleen van belang is op het moment dat het gewas gemaaid kan worden. Voordat het gewas volgroeid is en vlak na het maaien heeft neerslag geen enkele voorspellende waarde. Figuur 6.1 laat in ieder geval zien dat gemiddeld genomen weidevogelgebieden bij een temperatuursom van 890°C voor 50% gemaaid of beweid zijn.

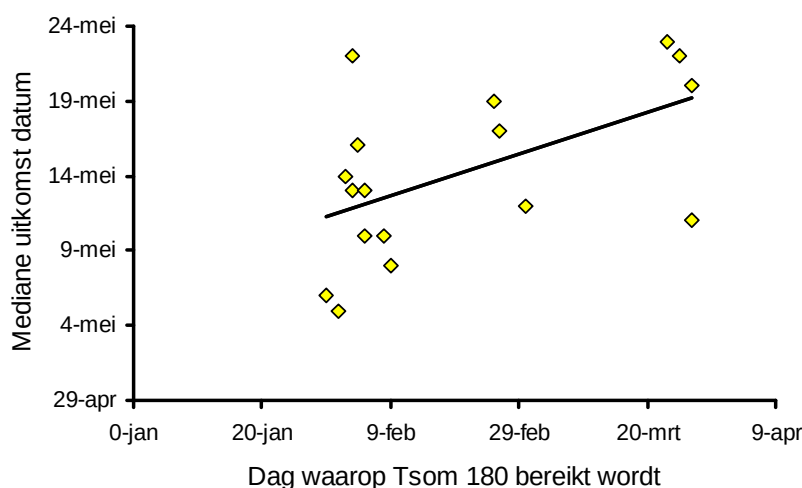


Figuur 6.1. De relatie tussen datum (links) en temperatuursom (rechts) en de proportie ongemaaid en onbeweid grasland in weidevogelgebieden. Er werd verondersteld dat op graslanden die na 1 juni nog niet gemaaid/beweid waren beheersovereenkomsten lagen. Deze werden verder buiten beschouwing gelaten bij het bepalen van de relaties. Bronnen: Schekkerman 1997, Schekkerman et al. 1998, Schekkerman et al. 2005.

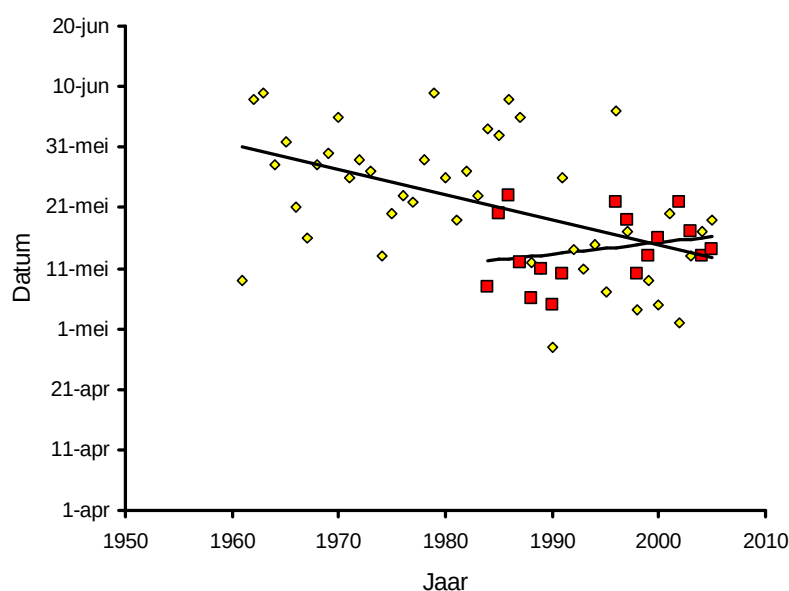
6.3 Het effect van veranderende weersomstandigheden op de uitkomst van gruttokuikens

Niet alleen het tijdstip van maaien of weiden wordt beïnvloed door de temperatuursom, ook het moment van eileg van veel weidevogels is daarvan afhankelijk. Kruk *et al.* (1996) vonden een positieve relatie tussen de mediane uitkomstdatum van gruttokuikens en de dag waarop een temperatuursom van 180°C werd bereikt: voor elke 5 dagen dat een temperatuursom van 180°C vroeger of later werd bereikt, schoof de mediane uitkomstdatum van gruttokuikens één dag mee. Deze relatie was gebaseerd op een beperkte dataset verzameld in de periode 1984-1990. We hebben deze analyse herhaald waarbij de data van Kruk *et al.* (1996) werden

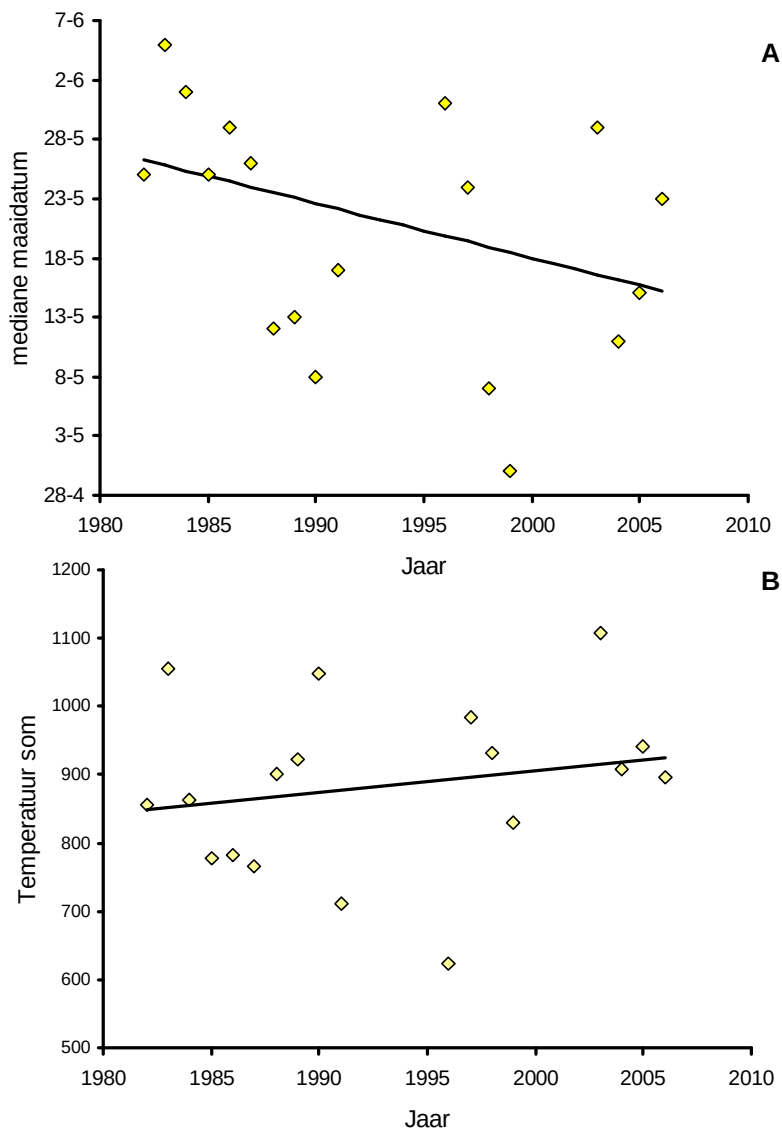
aangevuld met eigen data uit de periode 1996-2000 en 2002-2005. Ook dan blijkt er sprake te zijn van een statistisch significant verband, zij het minder sterk (fig. 6.2): voor elke 7 dagen dat een temperatuursom van 180°C vroeger of later werd bereikt, schoof de mediane uitkomstdatum van gruttkuikens één dag mee. Het geringe percentage verklaarde variatie duidt erop dat andere factoren mede het moment van uitkomen van gruttkuikens bepalen en mogelijk van groter belang zijn.



Figuur 6.2. De relatie tussen de dag waarop een Temperatuursom van 180°C bereikt wordt en de mediane uitkomstdatum van gruttkuikens in de periode 1984-2005. $\text{Mediane uitkomstdag} = 0.1404 \cdot \text{Dag Tsom180} + 128.03$, $F = 6.24$, $P = 0.025$, $R^2 = 24.7$.



Figuur 6.3. Trends in de datum waarop een temperatuursom van 890°C werd bereikt (ruiten, $F = 13.75$, $P < 0.001$, $R^2 = 22.5$) en de mediane uitkomstdatum van gruttkuikens (vierkanten, $F = 0.97$, $P = 0.34$). Mediane uitkomstdatum in de periode 1984-1991 komen uit omgeving Leiden, de overige data uit gebieden verspreid over Nederland. Hierdoor is de uitkomstdatum na 1991 mogelijk wat overschat ten opzichte van voor 1991. Ter illustratie is de niet significante trend voor mediane uitkomstdata van gruttkuikens toch afgebeeld.

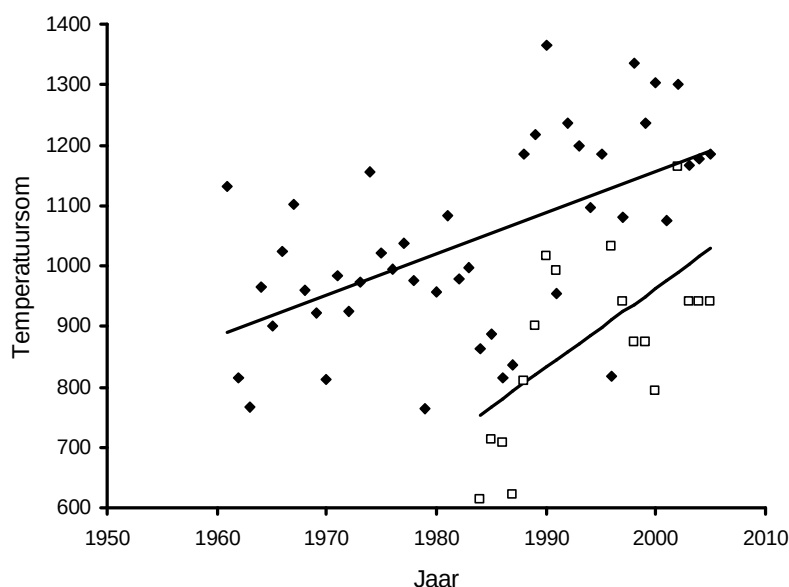


Figuur 6.4. De trend in (a) mediane maaidata en (b) de temperatuursom (berekend met data van Schiphol) ten tijde van de mediane maaidata in de periode 1982-2006.

6.4 Houden veranderingen in vegetatieontwikkeling en uitkomstdatum van gruttkuikens gelijke tred?

Het tijdstip waarop de vegetatie voldoende ontwikkeld is om gemaaid te worden en de uitkomstdatum van gruttkuikens zijn beide gerelateerd aan de temperatuursom. Dit wil echter niet zeggen dat gruttkuikens in de loop der jaren niet in toenemende mate werden geconfronteerd met agrarische activiteiten. Figuur 6.3 toont dat tussen 1960 en 2005 de datum waarop een temperatuursom van 890°C werd bereikt (temperatuursom waarbij 50% van het oppervlak van goede weidevogelgebieden gemaaid of beweid was) sterk naar voren schoof. In 2005 werd deze temperatuursom zo'n 9 dagen eerder bereikt dan in 1984. Over de zelfde periode kwamen gruttkuikens niet eerder uit het ei. De (niet significante) trend van een verlating van de mediane uitkomstdata (zo'n vier dagen in de periode 1984-2005) werd mogelijk veroorzaakt doordat data van de periode 1996-2005 uit het gehele land komen terwijl die van de periode 1984-1991 uit een tweetal relatief zuidelijk gelegen gebieden rond

Leiden komen. Een analyse van de gemiddelde datums waarop gruttokuikens in geheel Nederland geringd zijn toont eveneens geen verdere vervroeging van de 'uitkomst'datum van kuikens tussen 1980 en nu (gegevens Vogeltrekstation, H. Schekkerman ongepubl.). Figuur 6.4a suggereert dat boeren ook inderdaad steeds vroeger zijn gaan maaien hoewel de trend niet statistisch significant was door de grote variatie tussen jaren ($F_{1,16} = 2,55$, $P = 0,13$), en ook hier een ruimtelijk effect kan meespelen. Figuur 6.4b toont echter dat gedurende deze periode boeren bij dezelfde temperatuursom zijn blijven maaien. Dit suggereert dat boeren in staat zijn geweest maatregelen te nemen die ze in staat stelden de klimaatgestuurde snellere vegetatieontwikkeling te volgen. Grutto's konden dat om onduidelijke redenen de afgelopen decennia niet wat resulteerde in een toegenomen blootstelling van gruttokuikens aan agrarische activiteiten en ertoe heeft geleid dat ze tegenwoordig pas uit het ei komen als een groot deel van hun habitat gemaaid, en dus kwalitatief minderwaardig is.



Figuur 6.5. Trends in de tijd in de temperatuursom die op 1 juni bereikt werd (ruiten; $F = 19,56$, $P < 0,001$, $R^2 = 29,7$) en de temperatuursom ten tijde van de mediane uitkomstdatum van gruttokuikens (vierkanten; $F = 9,75$, $P = 0,007$, $R^2 = 35,4$).

6.5 Effecten van weersomstandigheden op vegetatiekwaliteit

De klimaatveranderingen hebben niet alleen tot gevolg dat percelen eerder gemaaid kunnen worden. Ze hebben ook tot gevolg dat op het moment van uitkomst van gruttokuikens de vegetatie van die percelen die nog niet gemaaid zijn zich in een ander ontwikkelingsstadium bevindt dan 30 of 40 jaar geleden (fig. 6.5). Vergeleken met midden jaren '80 van de vorige eeuw is de temperatuursom op het moment dat gruttokuikens uit het ei komen zo'n 250°C groter, wat betekent dat de vegetatie veel verder ontwikkeld (hoger, dichter, zwaarder) is. De temperatuursom op 1 juni is in dezelfde periode toegenomen met ongeveer 140°C.

6.6 Conclusies en discussie

De ontwikkelingen in landgebruik in het kuikenseizoen van de Grutto blijkt redelijk goed voorspelbaar te zijn aan de hand van de temperatuursom. Desondanks kan landgebruik in individuele gebieden en jaren sterk afwijken van de gemiddelde trend door factoren, zoals regenval, die moeilijk vatbaar zijn in statistische analyses. Mogelijk kunnen de effecten van deze factoren wel ingebouwd worden in simulatiemodellen.

De temperatuursom waarop gemiddeld 50% van het oppervlak van goede weidevogelgebieden in Nederland gemaaid/beweid was werd in de loop van de periode 1960-2005 steeds vroeger in het seizoen bereikt. Agrarische werkzaamheden, en vooral het moment waarop voor het eerst gemaaid of beweid wordt, kunnen dus steeds eerder in het seizoen plaatsvinden. Dit lijkt gestaafd te worden door trends in mediane maaidata van weidevogelgebieden in de periode 1982-2006.

De mediane uitkomstdatum van gruttokuikens is positief gerelateerd aan de datum waarop een temperatuursom van 180°C wordt bereikt. Desondanks zijn er geen aanwijzingen dat gruttokuikens in de periode 1984-2005 vroeger uit het ei gekropen zijn, ondanks een sterke toename van de winter- en voorjaarstemperaturen in die periode. Daar waar de agrarische sector, middels landbouwkundige aanpassingen, schijnbaar moeiteloos gelijke tred heeft kunnen houden met de veranderende weersomstandigheden is dat dus niet het geval geweest voor de Grutto.

De gevonden positieve relatie tussen uitkomstdatum en datum waarop een temperatuursom van 180°C werd bereikt werd mogelijk sterk bepaald door een paar bijzonder koude jaren (de jaren 1985, 1986 en 1996). Als dergelijke extreme jaren buiten beschouwing worden gelaten is het belang van de temperatuursom in de eerste maanden van het jaar vermoedelijk veel minder sterk.

De hogere temperatuur voorafgaande aan het uitkomen van de eieren van de Grutto's gecombineerd met het feit dat Grutto's de laatste decennia niet vroeger zijn gaan broeden leidt tot een drietal belangrijke problemen.

- Een groter deel van de kuikens wordt geconfronteerd met maaiactiviteiten. Dit wordt gestaafd door waarnemingen in het veld. Kruk *et al.* (1997) vonden dat op 65% van de percelen die gemaaid werden gruttoparen met kuikens aanwezig waren. De sterftekans was afhankelijk van de ouderdom van de kuikens: 38-95% van de pas uitgekomen kuikens (0 dagen oud) overleefde de maaiwerkzaamheden niet tegen 5-45% van de kuikens van 1 dag en ouder. Schekkerman *et al.* (2008^b) vonden dat maaien de primaire doodsoorzaak is van minstens 7% van alle omgekomen gruttokuikens, maar vermeldde dat dit een onderschatting was.
- Het door gruttokuikens geprefereerde vegetatietype, ongemaaid gras, maakt in de loop der jaren tijdens de kuikenperiode een steeds kleiner deel van het leefgebied uit. Het percentage ongemaaid grasland vormt de laatste decennia dan ook een beperkende factor voor de kuikenoverleving (Schekkerman & Müskens 2000, Schekkerman *et al.* 2005, 2008^a).
- Ten tijde van de uitkomst van gruttokuikens is de vegetatie veel verder ontwikkeld dan vroeger waardoor deze minder goed toegankelijk is voor gruttokuikens. De kwaliteit van de vegetatie als foerageerhabitat wordt bepaald door een combinatie van de totale dichtheid aan prooidieren en de structuur van die vegetatie die bepaalt in hoeverre aanwezige insecten ook bereikt en gevonden kunnen worden en hoeveel energie dat kost (Kleijn *et al.* 2007). Het is zeer de vraag of de toename van het gewasgroeistadium op de gemiddelde uitkomstdatum van gruttokuikens gepaard is gegaan met een gelijkwaardige toename in de hoeveelheid ongewervelde fauna. Los van het beheer of de grondwaterstand lijkt de kwaliteit van lang gras voor gruttokuikens de afgelopen decennia gestaag achteruitgegaan te zijn. Dit houdt mogelijk in dat weidevogelpakketten met uitgestelde maai/weidedatum tegenwoordig een minder grote draagkracht hebben dan diezelfde pakketten in de jaren '80 van de vorige eeuw, uitsluitend al vanwege de veranderingen in het klimaat.

7 Verplaatsingen van families en de overleving van kuikens

7.1 Inleiding

Landbewerkingen kunnen van invloed zijn op de overleving van kuikens. Zo hebben gruttokuikens een significant grotere kans om dood te gaan in percelen met kort of recent gemaaid gras dan in ongemaaid land (Teunissen *et al.* 2005, Schekkerman *et al.* 2008^b). In de meeste gevallen was de doodsoorzaak predatie. Verlies van het geprefereerd opgroeihabitat van kuikens leidt tot een vermindering van het voedselaanbod en daarmee tot een verlaging van de conditie van de kuikens. Kuikens in slechte conditie hebben een grotere kans dood te gaan dan kuikens in een goede conditie (Schekkerman *et al.* 2005, hoofdstuk 2).

In het huidige weidevogelbeheer wordt gestreefd naar een mozaïek van percelen met verschillende typen grasland, zoals ongemaaid, beweide, kort en hergroeit.

Gruttokuikens die ongemaaide graslanden prefereren moeten in die mozaïekgebieden andere perceeltypen doorkruisen als ze van het ene naar het andere ongemaaide perceel willen trekken. De noodzaak om te verhuizen naar een ander perceel kan bijvoorbeeld worden ingegeven door het feit dat het perceel waarop zij zich bevinden wordt gemaaid. Vluchtstroken kunnen helpen om een soort corridor voor de kuikens te creëren waardoor ze van het ene naar het andere perceel met ongemaaid gras kunnen trekken, onder dekking van het langere gras in de vluchtstroken.

Dit betekent dat het verhuizen door kuikens/families van het ene naar het andere perceel niet zonder risico is en dat werpt de vraag op: Waarom verhuizen families/kuikens naar een ander perceel en wat is het effect van een verhuizing op de overleving van de kuikens?

7.2 Oorzaak van verplaatsingen

Als basisdata voor de analyse zijn de gezenderde kuikens uit de studies van het project Nederland-Gruttoland en het Predatieonderzoek gebruikt. In deze studies is tijdens elke peilronde niet alleen vastgesteld welke jongen nog wel en niet in leven waren, maar ook is genoteerd in welk en wat voor type perceel zij zich bevonden (zie ook Schekkerman *et al.* 2005, 2008^a). Met deze informatie kan worden vastgesteld of een kuiken naar een ander perceel is verhuisd en of daarbij een wisseling van gewas heeft plaatsgevonden. Doordat elke peiling in een GIS is gezet kan tevens de verplaatsingsafstand tussen de beide peillocaties worden berekend. Uiteraard betreft dit de hemelsbrede verplaatsing en niet de afstand die de kuikens in werkelijkheid hebben afgelegd; daarvoor zouden de kuikens continu gepeild moeten worden.

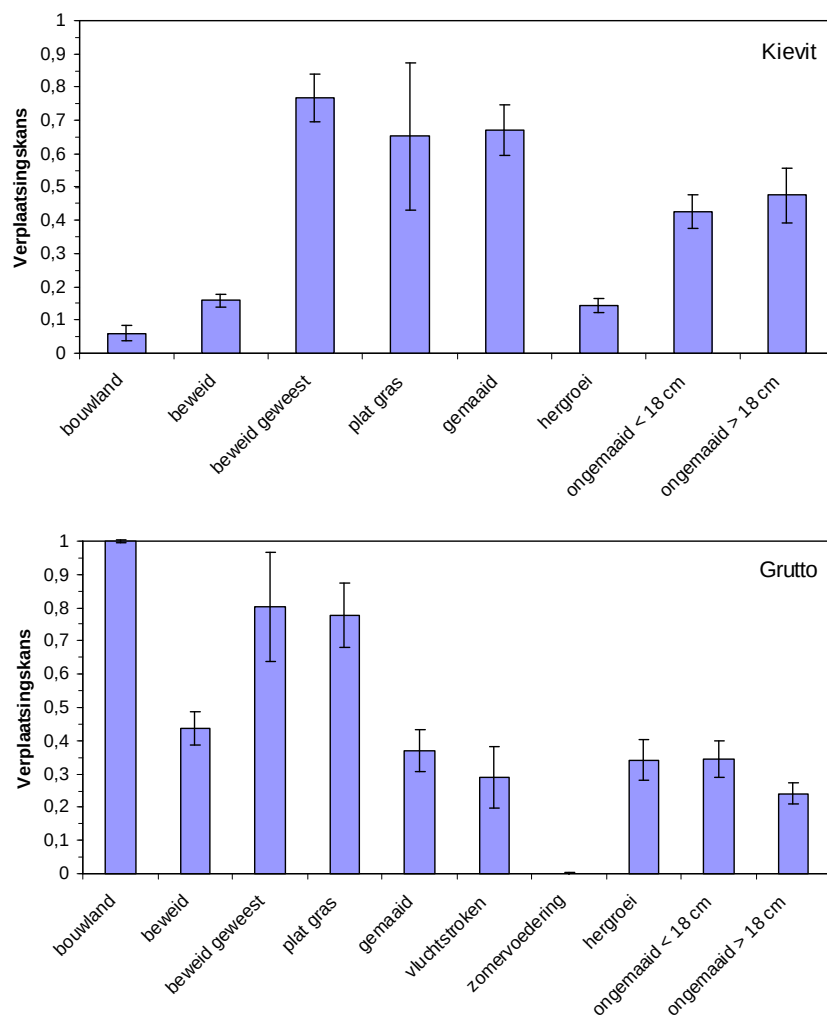
Allereerst is gekeken hoe vaak kuikens van perceel zijn veranderd. Hierin blijken grutto- en kievitkuikens behoorlijk van elkaar te verschillen. Gruttokuikens wisselden in 56,5% van de 945 peilintervallen van perceel, terwijl kievitkuikens dit slechts in 32,6% van de 959 peilintervallen deden. Maar als kuikens van perceel wisselen, wisselen ze dan ook van perceeltype en als dat zo is, zijn er dan verschillen tussen de perceeltypes?

Tabel 7.1 Overzicht van het totaal aantal malen dat grutto- of kievitkuikens van perceel veranderde (N). Per gewastype is vervolgens aangegeven in hoeveel van de gevallen dat van perceel werd veranderd dit ook leidde tot een verandering van gewastype (gewas gewisseld). In de laatste twee kolommen is tenslotte nog aangegeven hoeveel waarnemingen er per gewastype werden verzameld.

	Grutto		Kievit		Totaal aantal waarnemingen per gewastype	
	gewas gewisseld	N	gewas gewisseld	N	Grutto	Kievit
bouwland	100,0%	7	25,8%	31	7	80
beweid	76,1%	67	46,3%	82	104	409
beweid geweest	100,0%	8	75,0%	8	11	34
plat gras	100,0%	11	80,0%	5	26	5
gemaaid	62,2%	37	32,1%	28	58	54
vluchtstroken	80,0%	10		0	27	0
zomervoedering					4	0
hergroei	61,4%	44	43,2%	81	72	262
ongemaaid < 18 cm	23,7%	114	61,8%	55	225	140
ongemaaid > 18 cm	30,9%	236	52,2%	23	411	55
Totaal					945	959

Tabel 7.1 geeft per perceeltype een overzicht van het aantal malen dat een kuiken van perceel veranderde en in hoeveel procent van die gevallen dit ook leidde tot een verandering van perceeltype. Daarbij valt op dat in sommige perceeltypes een verandering van perceel ook bijna altijd leidde tot een verandering van perceeltype. Bij gruttokuikens is dat bijvoorbeeld het geval op elk type perceel, behalve als het kuiken op een perceel zat met type ongemaaid, waarbij de lengte van het gras kennelijk weinig uitmaakt. Kievitkuikens daarentegen veranderen vooral van perceel als het oorspronkelijke perceel van het type recent beweid geweest, 'plat gras' (als het gras nog op het land ligt na maaien) of ongemaaid is. Hierbij moet wel bedacht worden dat de kans dat een perceelwisseling leidt tot een verandering in perceeltype afhankelijk is van het aanbod van dat type. Zo komen bijvoorbeeld percelen met plat gras of vluchtstroken relatief weinig voor.

Vervolgens werd onderzocht of de kans dat door een kuiken van perceeltype werd gewisseld afhankelijk was van het perceeltype waarin het zich bevond. Daarbij kunnen alleen de peilintervallen worden gebruikt die het kuiken heeft overleefd. Immers verplaatsingen waarbij het kuiken aan het eind van het peilinterval dood is kunnen ook (en misschien wel meestal) komen doordat het kuiken is verplaatst, bijvoorbeeld door een predator of aaseter. De analyse is gedaan met behulp van een logistische regressie waarbij eerst werd gecorrigeerd voor gebiedseffecten, jaareffecten, tijdstip in het seizoen en leeftijd van het kuiken. Het perceeltype waarin het kuiken zich bij aanvang van het peilinterval bevond bleek zowel bij Kievit ($F_{11,948} = 10,6$, $p < 0,001$) als bij Grutto ($F_{15,856} = 5,55$, $p < 0,001$) van invloed op de kans dat het kuiken van perceeltype ging wisselen. Kievitkuikens wisselen vooral van perceeltype als ze op percelen verblijven van het type beweid geweest, plat gras, gemaaid en ongemaaid > 18 cm (fig. 7.1). De kans dat een gruttokuiken een perceel verlaat dat uit bouwland bestaat is bijna 100%, maar ook percelen van het type beweid geweest en plat gras hebben een relatief grote kans om te worden verwisseld voor een ander type perceel (fig. 7.1). Bij beide soorten bleek dat de kans dat er van perceeltype werd gewisseld veranderde in de loop van het seizoen. Bij gruttokuikens werd die kans groter in de loop van het seizoen ($F_{1,856} = 61,93$ $p < 0,001$), terwijl bij kievitkuikens er geen verandering in de loop van het seizoen optrad ($F_{1,948} = 0,74$, $p = 0,389$). Een mogelijke verklaring voor dit verschil is wellicht dat later in het seizoen het aanbod aan geprefereerd habitat voor de gruttokuikens afneemt, terwijl dit voor de kievitkuikens juist toeneemt.



Figuur 7.1. De kans (met standaardfout) dat een kuiken verhuisd naar een perceel met een ander gewas in relatie tot het type gewas waarin het zich bevond bij aanvang van een peilinterval.

7.3 Verplaatsingen en overleving

Kuikens wisselen dus regelmatig van perceel en perceeltype. Een proces waarbij vermoedelijk het landgebruik een belangrijke rol speelt en die relevant kan zijn voor de inrichting van mozaïekbeheer. Hebben verplaatsingen ook effect op de overleving en zo ja, hoe ver kunnen geprefereerde perceeltypen uit elkaar liggen zonder dat de overleving negatief wordt beïnvloed? In de vorige paragraaf werd al het probleem geschetst dat verplaatsingen van kuikens/families in het peilinterval waarin een kuiken dood gaat niet goed vastgesteld kunnen worden. Omdat die verplaatsing niet het gevolg hoeft te zijn van een verplaatsing door het individu zelf, maar bijv. door een predator. Het effect van verplaatsingen op de overleving van een kuiken zijn daardoor niet direct te analyseren. Wellicht de enige manier om dit te onderzoeken is het praktisch permanent volgen van families en/of kuikens (al dan niet individueel herkenbaar gemaakt). Alleen zo kan precies worden gereconstrueerd waar het kuiken zich bevond en wat het deed vlak voor dat het dood ging.

In deze analyse is daarom geprobeerd om op indirecte wijze het effect van verplaatsingen op de mogelijke overleving van kuikens vast te stellen. Allereerst is dat gedaan door het wisselen van perceel van het kuiken in een peilinterval te koppelen aan de overleving van dat kuiken in het daaropvolgende peilinterval waarbij werd

gecorrigeerd voor gebied-, seizoen- en leeftijdeffekten. Hierdoor kan het effect van een nieuwe plek op de overleving worden vastgesteld. Bij Kieviten bleek er geen effect te zijn van perceelwisseling in het voorafgaande peilinterval op de overleving van het kuiken ($F_{1,1008} = 0,02$, $p = 0,89$). De overleving van gruttokuikens daarentegen lijkt hier wel door te worden beïnvloed ($F_{1,807} = 3,34$, $p = 0,068$) want die nam met 5% toe als het kuiken in het voorafgaande peilinterval van perceel was gewisseld.

Overigens wees ook bij de Kievit de analyse op een positief effect van perceelwisseling in het voorafgaande peilinterval, zij het dus niet significant. Dit betekent dat de percelen waar kuikens naar toe verhuizen gemiddeld grotere overlevingskansen bieden dan de percelen die ze daarvoor verlaten.

In een tweede analyse is onderzocht in hoeverre de gemiddelde dagelijkse verplaatsing gerekend over de totale volgperiode en gecorrigeerd voor gebied- en leeftijdeffekten (gem. leeftijd tijdens de totale volgperiode) en het aantal peilintervallen tijdens de volgperiode, van invloed is op de overleving van het kuiken. Bij beide soorten werd er geen significant effect van de gemiddelde verplaatsing op de overleving gevonden (Kievit: $F_{1,255} = 2,33$, $p = 0,128$; Grutto: $F_{1,259} = 0,47$, $p = 0,494$). De analyse wees bij de Grutto op een positief effect van verplaatsing, maar bij de Kievit op een negatief effect.

Tot slot is geanalyseerd in hoeverre de proportie van het aantal peilintervallen waarin het kuiken van perceel is gewisseld van invloed is op de overleving. Na correctie voor gebied- en leeftijdeffekten bleek dat de proportie perceelwisselingen bij Kieviten niet van invloed was op de kans om te overleven ($F_{1,256} = 0,52$, $p = 0,473$). Gruttokuikens leken echter een grotere kans te hebben om te overleven als ze relatief vaker van perceel hadden gewisseld ($F_{1,273} = 3,66$, $p = 0,057$).

Uit de drie analyses ontstaat het beeld dat het wisselen van perceel en de mate van verplaatsing eerder een positief effect op de overleving van kuikens hebben dan een negatief effect. Bij kievitkuikens komt dit niet duidelijk tot uiting, maar bij gruttokuikens lijkt dit wel het geval te zijn. Dit sluit aan bij de resultaten uit de vorige paragraaf. Het aantal perceelwisselingen van kievitkuikens verandert niet in de loop van het broedseizoen, terwijl gruttokuikens dat juist steeds vaker gaan doen. Voor kievitkuikens is er geen noodzaak om zo vaak te verplaatsen omdat hun opgroeihabitat (korte vegetatie) in de loop van het broedseizoen niet sterk afneemt. Voor gruttokuikens ligt dit anders. Vooral door maaien verdwijnt in de loop van het broedseizoen snel het geprefereerde habitat. Om te kunnen overleven worden de kuikens gedwongen van perceel te wisselen. Niet wisselen leidt tot een lager voedselaanbod (Schekkerman & Beintema 2007) en een grotere kans om gepredeerd te worden (Teunissen *et al.* 2005). Deze uitkomst sluit echter niet uit dat het wisselen van perceel of het afleggen van grote afstanden voor kuikens risicovolle ondernemingen zijn. Om dit te onderzoeken zou een vergelijking gemaakt moeten worden tussen de overleving van kuikens, perceelwisselingen en afgelegde afstand door kuikens in gebieden met verspreid gelegen losse percelen met uitgesteld maaibeheer en gebieden waarin deze percelen meer gegroepeerd voorkomen.

7.4 Conclusies

Gruttokuikens wisselen in de helft van de peilintervallen (± 3 dagen) van perceel, terwijl kievitkuikens dat slechts in een derde van de intervallen doen. Niet altijd leidde dat tot een verandering van perceeltype. Kievitkuikens veranderden echter vooral van perceeltype als ze werden waargenomen op percelen die onlangs beweide of gemaaid waren, of die uit lang gras bestonden. Als een gruttokuiken werd waargenomen op een bouwlandperceel, werd die praktisch altijd de volgende keer op een ander perceeltype teruggevonden. Maar ook percelen die onlangs beweide waren of waarop nog gras lag van het maaien waren bij de volgende peiling bijna altijd verlaten. De kans dat een kuiken van perceeltype wisselt verandert in de loop van het broedseizoen. Gruttokuikens gaan steeds vaker van perceeltype wisselen, terwijl kievitkuikens dat juist steeds minder gaan doen. Ongetwijfeld heeft dit te maken met veranderingen in het aanbod van geprefereerd habitat voor beide soorten.

Directe effecten van het wisselen van perceel of de afgelegde afstand konden met bestaande datasets niet worden geanalyseerd. Een verkenning van de mogelijke effecten wees uit dat in ieder geval bij gruttokuikens de overleving juist toeneemt bij perceelwisselingen of een grotere afgelegde afstand. Bij kievitkuikens werden hier geen duidelijke aanwijzingen voor gevonden, hoewel de indruk was dat de effecten dezelfde kant op gingen als bij gruttokuikens. Vermoed wordt echter dat het gevonden positieve verband een reflectie is van de gedwongen verhuizingen door kuikens als gevolg van het landgebruik.

8 Discussie

8.1 Overleving kuikens

De huidige beschermingsmaatregelen in de vorm van agrarisch natuurbeheer en de verbeteringen daarin (project Nederland-Gruttoland, Verbeterd mozaïekbeheer) hebben de achteruitgang van het aantal in Nederland broedende weidevogels nog niet tot stilstand kunnen brengen. Sterker nog, de meeste weidevogels gaan de laatste jaren nog sterker in aantal achteruit dan aan het eind van de vorige eeuw (Teunissen & Soldaat 2006). Veldleeuwerik en de steltlopersoorten Tureluur, Scholekster, Grutto en Kievit gingen gerekend over de laatste vijf jaar jaarlijks met ruim 4% achteruit (Huijsmans *et al.* 2008). Algemeen wordt de huidige lagere overleving van de jongen in vergelijking met de jaren tachtig gezien als een van de belangrijke oorzaken (Schekkerman *et al.* 2008^b). Voor die verandering wordt onder meer de veranderde praktijk in de landbouw verantwoordelijk gehouden, maar ook klimatologische veranderingen kunnen hierin een rol spelen. Een andere mogelijkheid die wordt geopperd is dat de oudervogels al met een verlaagde conditie in ons land aankomen, waardoor ze niet meer goed in staat zijn om voldoende conditie op te bouwen voor een goede eiproduktie (Schekkerman 2008). Een dergelijk proces zou zich moeten vertalen in veranderingen in het geboortegewicht van de kuikens. De vraag of het geboortegewicht een positief effect heeft op de overleving van kuikens kan positief worden beantwoord (hfdstk 2), maar grotere kuikens hebben bij eenzelfde geboortegewicht geen grotere overleving. Op grond hiervan kan worden geconcludeerd dat vooral de aanvangsconditie (hoeveelheid reserves t.o.v. de structurele grootte) een positief effect heeft op de overleving. Er zijn aanwijzingen gevonden dat dit vooral het geval is bij kuikens die uit relatief grote eieren worden geboren en dat is een aanwijzing dat de conditie of de intrinsieke kwaliteit van de oudervogel hierin een rol spelen. Tevens blijkt dat de vroegst geboren kuikens ongeveer een drie maal zo grote overleving hebben als laat geboren kuikens (hfdstk. 3). Dit lijkt echter niet het gevolg te zijn van een gemiddeld groter geboortegewicht aan het begin van het broedseizoen.

8.2 Weerinvloeden

Effecten van weer op de overleving van kuikens zijn lastig te onderzoeken. Vaak is er sprake van indirecte effecten via voedselaanbod en landbewerkingen, maar ook is een probleem dat de effecten van weer vaak cumulatief zijn; pas na een paar dagen van regenval wordt de overleving van kuikens beïnvloed. Analyse van de overleving tijdens korte periodes van een tot enkele dagen wezen echter toch in de richting dat aanhoudende neerslag en veel wind een negatief effect op de overleving kunnen hebben.

Er is echter veel onderzoek gedaan naar de invloed van weersomstandigheden op de conditie van kuikens (Beintema, Visser en Schekkerman, zie hoofdstuk 5). De door deze auteurs gevonden relaties zijn in dit rapport samengevat in een kuikengroei-model waarmee, na verdere vervolmaking, scenario's van weersomstandigheden kunnen worden doorgerekend. Uit analyses met het kuikengroei model kwam naar voren dat hoge windsnelheden en regen een negatief effect hebben op de groei van vooral jonge kuikens. Dat komt onder andere doordat

jonge kuikens in dat soort omstandigheden afkoelen en dus bebroed moeten worden door de oudervogel en dat gaat ten koste van de beschikbare hoeveelheid tijd voor foerageren.

Ook het graslandgebruik wordt sterk door het weer bepaald en dan vooral de temperatuursom. Sinds 1960 wordt de temperatuursom waarop 50% is gemaaid of beweid steeds eerder bereikt. De landbouw lijkt de ontwikkelingen als gevolg van de veranderde klimatologische omstandigheden goed te kunnen volgen. Ook Grutto's blijken zich enigszins aan te passen want in vroege voorjaren is de mediane uitkomstdatum ook vroeger. Maar in tegenstelling tot de landbouw is die aanpassing niet één op één, en hebben Grutto's hun legdatum in de afgelopen decennia niet structureel vervroegd. Het gevolg is dat in warme voorjaren kuikens eerder worden geconfronteerd met maaien of moeten opgroeien in een agrarisch gebied waarin het grootste deel van de graslanden al is gemaaid. Daar bovenop is de temperatuursom op de mediane uitkomstdatum in vergelijking met de jaren tachtig tegenwoordig zo'n 250°C hoger. Als gevolg daarvan zal de vegetatie tegenwoordig veel verder ontwikkeld zijn (los van effecten door ontwatering of bemesting) en dus hoger, dichter en zwaarder zijn. Onduidelijk is in hoeverre het voedsel van de kuikens, de piek in insecten aanbod, samenvalt met de vervroeging in het gewas, maar aannemende dat die flexibeler zijn dan Grutto's is het goed mogelijk dat de timing van het voedselaanbod tegenwoordig wezenlijk anders is dan in de jaren tachtig. Dit zou mede kunnen verklaren waarom meer oppervlak ongemaaid grasland nodig lijkt te zijn voor een familie dan was aangenomen op grond van resultaten uit het verleden (Scheekerman *et al.* 2008^a).

Vroege kuikens hebben een betere overleving en dat kan niet verklaard worden door een groter geboortegewicht aan het begin van het seizoen. De betere overleving van vroege kuikens is waarschijnlijk het gevolg van een betere groei van die kuikens in vergelijking tot later geboren kuikens (een analyse die in het kader van dit onderzoek nog niet heeft plaatsgevonden). Vroeg geboren kuikens hebben het voordeel dat zij nog kunnen opgroeien in graslanden die nog niet volledig gemaaid zijn en die nog minder ver ontwikkeld zijn dan rond de mediane uitkomstdatum met een voor hen gunstig voedselaanbod. Kennelijk wegen de voordelen van die betere opgroeicondities op tegen het nadeel van iets lichter zijn.

Een andere mogelijke verklaring voor een in het seizoen afnemende kuikenoverleving is dat groeisnelheid en overleving van kuikens afhankelijk kunnen zijn van intrinsieke kwaliteiten van oudervogels die tot uitdrukking komen in de legdatum en in andere eigenschappen zoals efficiëntie van anti-predatorgedrag en/of functionele (bv. cognitieve) eigenschappen van de kuikens, anders dan hun gewicht en afmetingen bij geboorte. Het onderscheid tussen effecten van intrinsieke kwaliteit en van omgevingsvariabelen is van belang omdat het consequenties heeft voor de effectiviteit van beheermaatregelen. Dat onderscheid kan worden gemaakt door variatie in eigenschappen zoals legdatum en eigrootte te bestuderen tussen individuen en binnen individuen (in verschillende jaren), en door experimenten waarbij eieren tussen verschillende ouders worden uitgewisseld.

8.3 Weidevogelbeheer

Het feit dat de uitkomstdatum van weidevogellegfels niet meer in de pas lijkt te lopen met de ontwikkeling van het gras stelt extra eisen aan het uit te voeren beheer. Het aanbod aan geprefereerd habitat van weidevogels verandert in de loop van het seizoen. Voor gruttokuikens neemt dat af, terwijl het voor kievitkuikens juist toeneemt (wat betreft vegetatie; wat betreft bodemvochtigheid kan het seizoenseffect tegengesteld zijn). Het gevolg van die veranderingen is dat gruttokuikens steeds vaker van perceel wisselen en kievitkuikens steeds minder. De kans dat een kuiken van perceel wisselt is afhankelijk van het perceeltype waarin het zich bevindt. Directe effecten van verplaatsingen op de overleving zijn moeilijk te analyseren maar een eerste verkenning wees uit dat in ieder geval bij gruttokuikens de overleving lijkt toe te nemen als de kuikens vaker van perceel wisselen. Onduidelijk is echter of het

eventuele negatieve effect van verplaatsing niet wordt gemaskeerd door het positieve effect van opgroeien op een beter perceel. Dit zou onderwerp van nader onderzoek kunnen zijn.

In het weidevogelbeheer zou verder nagedacht moeten worden over de inrichting van het beheer. De mediane uitkomstdatum in West- en Noord-Nederland laat zien dat in West-Nederland de kuikenperiode (gedefinieerd als de periode vanaf het moment dat 25% van de legsels uit is tot het moment waarop 75% van de kuikens vliegvlug is) gemiddeld op 8 juni eindigt en in Noord-Nederland op 17 juni. Dat pleit voor een verschillende toepassing in datums voor uitgesteld maaibeheer, waarbij voornoemde datums als minimum kunnen worden beschouwd. Daarnaast zal gezocht moeten worden naar mogelijkheden om het uit de pas lopen van de mediane uitkomstdatum en de gewasontwikkeling als gevolg van klimatologische ontwikkelingen te beperken of weg te nemen. Uitgesteld maaibeheer zou in dat geval bijvoorbeeld vergezeld moeten worden van maatregelen die de gewasgroei afremmen. Gedacht kan worden aan een beperking van de bemesting of het verhogen van de grondwaterstand, iets waarop weidevogels sowieso positief reageren (Verhulst 2007). Onderzoek naar de effectiviteit van dit soort maatregelen voor foeragerende kuikens verdient daarom de komende tijd aandacht.

9 Verder onderzoek

In de oorspronkelijke vraagarticulatie waren nog een aantal extra vragen opgenomen die in dit rapport niet zijn behandeld. Het gaat om de volgende vragen:

- Voor de **relatie tussen de conditie van adulte vogels bij vestiging of het begin van de broedfase en het aanvangsgewicht van de kuikens** zijn drie parameters van belang: a) conditie ouder, b) eigrootte en c) kuikengrootte. Hiervoor zijn individueel herkenbare vogels nodig. Voorkeur gaat uit naar het vangen van vogels op pleisterplaatsen voor aanvang van het broedseizoen om ze te voorzien van kleurringen en/of zenders en de conditie te bepalen. Door weegschalen onder nesten in te graven kan de conditie bij aanvang en tijdens het broedseizoen worden vastgesteld. In aanvulling hierop zou de mogelijkheid kunnen worden onderzocht of conditie ook visueel te meten is via bijv. abdomenscores. Voor dit laatste onderdeel is een validatie nodig. Dit zou als een pilot kunnen worden uitgevoerd.
- **De relatie tussen voedselaanbod voor broedende adulten, de conditie van de adulten en hun broedsucces** vergt kennis over voedselaanbod, conditie adulten en broedsucces uit een en hetzelfde gebied en jaar. Die relatie zal per gebied sterk verschillen en kan daarom alleen meerjarig worden onderzocht in verschillende gebieden. Ook in dit geval zal de conditie moeten worden vastgesteld (bijv. via abdomenscores). Een andere mogelijkheid is conditie op basis van gewicht (via weegschalen) te koppelen aan het broedgedrag van de vogels via observaties of nestcamera's.

Op grond van de resultaten uit dit rapport zijn eveneens een aantal onderzoeksonderwerpen aan te dragen.

- Het effect van verplaatsingen van families/kuikens op de overleving van kuikens zou nader onderzocht moeten worden om de directe relatie tussen verplaatsing en de overleving tijdens een verplaatsing vast te stellen. Daarbij zal dan tevens de invloed van het landgebruik en beheer op die verplaatsing moeten worden meegenomen. Vergelijking tussen gebieden waarin geschikt habitat verspreid voorkomt in het gebied met gebieden waarin dit geclusterd voorkomt biedt dan de mogelijkheid om effecten van de ruimtelijke ligging van beheerpercelen op de overleving van kuikens te onderzoeken.
- Een belangrijke vraag is waarom kuikens in het begin van het broedseizoen een betere overleving hebben dan aan het eind. Aangezien dit niet door verschillen in geboortegewicht kan worden verklaard, lijkt de meest voor de hand liggende oorzaak dat kuikens in het begin van het broedseizoen harder groeien dan aan het einde. Onderzocht zou moeten worden of dit werkelijk zo is en zo ja, waarom dit dan zo is. Onderscheid tussen effecten van intrinsieke kwaliteit van de oudervogels en van omgevingsvariabelen is hierbij van belang.
- Het broedseizoen van Grutto's loopt niet meer in de pas met de ontwikkeling van het gewas onder druk van klimatologische veranderingen. Onderzoek naar vormen van beheer die er voor zorgen dat de gewasontwikkeling weer meer gaat aansluiten bij de behoeftes van gruttokuikens is noodzakelijk wil het weidevogelbeheer in de toekomst effectiever worden. Uitdaging daarbij is niet alleen de gewasgroei vertragen, maar ook tegelijk minimaal de kwaliteit te behouden of zelfs te verbeteren ten opzichte van de huidige situatie. Daarnaast dient onderzocht te worden of soortgelijke problemen spelen bij andere weidevogelsoorten dan Grutto's.

Het in dit rapport beschreven kuikengroeimodel is bij uitstek een instrument om de effectiviteit van tal van maatregelen op de overleving van weidevogels te analyseren. Daarvoor zou het model uitgebreid moeten worden met nog een aantal modules die het model versterken. Het gaat om de volgende uitbreidingen:

- **Een realistisch graslandmodel.** In het huidige model rekenen we met twee extremen van graslandbeheer, wel- niet maaien, waarbij maaien een onafhankelijke variabele is (dwz geen gevolg van de weerscondities). De situatie dat alle aanwezige grasland recent gemaaid is zal zich in de praktijk zelden voordoen, en het aandeel grasland dat nog niet is gemaaid zal sterk worden beïnvloed door de weersomstandigheden. Door gebruik te maken van relaties tussen temperatuursommen en in recente onderzoeken vastgelegde waarnemingen over graslandgebruik (zie volgende hoofdstuk) kan hierover een voorspellende module worden opgesteld. Vervolgens kunnen in het model de aanwezige kuikens volgens bepaalde beslisregels (op grond van kennis over habitatvoorkeur en dichtheden) over gemaaid en ongemaaid land worden verdeeld.
- **Een predatiemodule.** In het huidige model is uitputting door voedselgebrek de enige mogelijke sterfteoorzaak van kuikens. In de praktijk komen kuikens ook om door andere oorzaken. De belangrijkste daarvan is predatie. In onderzoek is vastgesteld dat predatiekansen gedeeltelijk afhankelijk zijn van het graslandbeheer en van de conditie van kuikens. Op gemaaide percelen is de predatiekans hoger en ook als de conditie daalt neemt de predatiekans toe (Teunissen *et al.* 2005, Schekkerman *et al.* 2008^b). In de predatiemodule zal dus een (leeftijdsafhankelijk) basisniveau van predatie moeten worden geformuleerd dat in combinatie met het type verblijfsperceel (gemaaid of niet) en de conditie van het kuiken leidt tot een dagelijkse predatiekans $P(a, \text{maaien}, ci)$. Dit zal er onder andere toe leiden dat een deel van de kuikens die in de huidige modelversie de vliegvlugleeftijd halen met een uitvlieggewicht tussen 100 en 200 g, in een uitgebreid model al voor de vliegvlugleeftijd door predatie worden geëlimineerd.
- **Een uitmaaimodule.** Directe sterfte door maai- en oogstwerkzaamheden is een andere doodsoorzaak die regelmatig voorkomt. Als het model is uitgebreid met een graslandgebruiksmodule, kan op basis hiervan voor kuikens die verblijven in nog niet gemaaid grasland de kans worden berekend dat dat grasland op dag t wordt gemaaid. Uit de literatuur kan een schatting worden ontleend voor de kans dat dit dan leidt tot sterfte van het kuiken.

Bovenstaande stappen zijn van groot belang om te komen tot een model dat de complexe interacties tussen weer, beheer, en kuikenoverleving integraal kan omvatten. Dat is belangrijk omdat de complexiteit van die interacties het weinig zinvol maakt om, bijvoorbeeld, een effect van klimaatverandering op kuikens te willen voorspellen aan de hand van voorspelde veranderingen in één factor, zoals een verschuiving in de *timing* van de insectenpiek in ongemaaid grasland. Het toevoegen van deze stappen lijkt goed mogelijk, maar maakt het model aanzienlijk complexer, zowel qua formulering als qua benodigde tijd om scenario's door te rekenen. Het lijkt echter zeer de moeite waard om deze vervolgstappen wel te implementeren.

Literatuur

- Beintema A.J. 1994. Condition indexes for wader chicks derived from body-weight and bill-length. *Bird Study* 41: 68-75.
- Beintema A.J. 1995. Fledging success of wader chicks, estimated from ringing data. *Ringing & Migration* 16: 129-139.
- Beintema A.J. & Visser, G.H. 1989. Growth parameters in chicks of charadriiform birds. *Ardea* 77:169-180.
- Both, C., Piersma, T. & Roodbergen, S.P. 2005. Climatic change explains much of the 20th century advance in laying date of Northern Lapwing *Vanellus vanellus* in The Netherlands. *Ardea*, 93, 79-88.
- Castro, G., Stoyan, N. & Myers, J.P. 1989. Assimilation efficiency in birds: a function of taxon or food type? *Comp. Biochem. Physiol.* 92A: 271-278.
- Cummins, K.W. & Wuycheck, J.C. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. Int. Ver. Limnologie* 18.
- Huijsmans, J.F.M., Schröder, J.J., Vermeulen, G.D., de Goede, R.G.M., Teunissen, W.A. & Kleijn, D. 2008. Emissiearme mesttoediening. Ammoniakemissie, mestbenutting en nevenaspecten. PRI-report 195. Plant Research International, Wageningen.
- Kleijn, D., Dimmers, W., van Kats, R., Melman, D. & Schekkerman, H. 2007. De voedselsituatie voor gruttkuikens bij agrarisch mozaïekbeheer. Alterra-rapport 1487, Alterra, Wageningen.
- KNMI, 2007. Informatie over het Weer in het Verleden, maand en seizoensoverzichten. [URL:http://www.knmi.nl/klimatologie/maand_en_seizoensoverzichten/](http://www.knmi.nl/klimatologie/maand_en_seizoensoverzichten/). Geraadpleegd 09-10-07.
- Kruk, M. 1993. Meadow bird conservation on modern commercial dairy farms in the western peat district of The Netherlands. Proefschrift, Rijksuniversiteit Leiden.
- Kruk, M., Noordervliet, M.A.W. & ter Keurs, W.J. 1996. Hatching dates of waders and mowing dates in intensively exploited grassland areas in different years. *Biological Conservation*, 77, 213-218.
- Kruk, M., Noordervliet, M.A.W. & Ter Keurs, W.J. 1997. Survival of Black-tailed Godwit chicks *Limosa limosa* in intensively exploited grassland areas in The Netherlands. *Biological Conservation*, 80, 127-133.
- Nijland, F. 2007. Een succesvol broedjaar voor weidevogels in 2006. *Limosa* 80:3, 96-101.
- Robel, R.J., Press, B.M., Hennings, B.L., Johnson, K.W., Blocker, H.D. & Kemp, K.E. 1995. Nutrient and energetic characteristics of sweepnet-collected invertebrates. *J. Field. Orn.* 66:44-53.
- Roodbergen, M. & Klok, C. 2008. Timing of breeding and reproductive output in two Black-tailed godwit *Limosa limosa* populations in the Netherlands. *Ardea* 96: 219-232.

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: 201-218.

Schekkerman, H. 1997 Graslandbeheer en groeimogelijkheden voor weidevogelkuikens. IBN-rapport 292/DLG-publicatie 102. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.

Schekkerman, H. 2008. Precocial problems. Shorebird chick performance in relation to weather, farming, and predation. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.

Schekkerman, H., Beintema, A.J., Bergh, L.M.J. van den 1997. Mobiliteit van Grutto's in de ruime jas. IBN-rapport 331, IBN-DLO, Wageningen.

Schekkerman, H., Teunissen, W.A. & Müskens, G.J.D.M. 1998. Terreingebruik, mobiliteit en metingen van Grutto's in de jongenperiode. IBN-rapport 403, DLG publicatie 105, SOVON-onderzoeksrapport 1998/12. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

Schekkerman, H. & Muskens, G. 2000. Produceren Grutto's *Limosa limosa* in agrarisch grasland voldoende jongen voor een duurzame populatie? *Limosa*, 73, 121-134.

Schekkerman, H. & Visser G.H. 2001. Prefledging energy requirements in shorebirds: energetic implications of self-feeding precocial development. *The Auk*, 118: 944-957.

Schekkerman, H., Teunissen, W.A. & Oosterveld, E. 2005. Broedsucces van Grutto's bij agrarisch mozaïekbeheer in Nederland Gruttoland. Alterra, Wageningen. Alterra-rapport 1291.

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., W. Teunissen & E. Oosterveld 2008^a. The effect of 'mosaic management' on the demography of black-tailed godwit *Limosa limosa* on farmland. *J. Appl. Ecol.* 45: 1067-1075.

Schekkerman, H., W. Teunissen & E. Oosterveld 2008^b. Mortality of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* and Northern Lapwing *Vanellus vanellus* chicks in wet grasslands: influence of predation and agriculture. *J. Orn.* DOI 10.1007/s10336-008-0328-4

Schekkerman H. & Boele, A. (subm.) Foraging in precocial chicks of the black-tailed godwit *Limosa limosa*: vulnerability to weather and prey size. *Journal of Avian Biology*.

Teunissen W.A. 1999. Evaluatie vrijwillige weidevogelbescherming. Onderzoek naar het effect van vrijwillige weidevogelbescherming op het reproductiesucces van weidevogels. SOVON-onderzoeksrapport 99/03. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

Teunissen, W.A. 2000. Vrijwillige weidevogelbescherming. Het effect van vrijwillige weidevogelbescherming op de aantalsontwikkeling en het reproductiesucces van weidevogels. SOVON-onderzoeksrapport 00/04. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen

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

Teunissen W.A., Soldaat L.L. 2006. Recente aantalsontwikkeling van weidevogels in Nederland. *De Levende Natuur*, 107, 70-74.

Teunissen, W.A., Willems, F. & Majoor, F. 2007. Broedsucces van de Grutto in drie gebieden met verbeterd mozaïekbeheer. SOVON-onderzoeksrapport 2007/06. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

Verhulst, J. 2007. Meadow bird ecology at different spatial scales : responses to environmental conditions and implications for management. Proefschrift, WUR Wageningen.

Visser, G. H., and R. E. Ricklefs. 1993^a. Temperature regulation in neonates of shorebirds. *Auk* 110:445-457.

Visser, G. H., and R. E. Ricklefs. 1993^b. Development of temperature regulation in shorebirds. *Physiological Zoology* 66:771-792.

Visser G.H. & Ricklefs R.E. 1995. Relationships between body composition and homeothermy in neonates of precocial and semiprecocial birds. *Auk* 112: 192-200.

Bijlage 1 Geboortegewicht en overleving

Output van de regressieanalyse (binomiaal) waarbij het effect van geboortegewicht is onderzocht op de kans dat een kuiken vliegvlug wordt na correctie voor gebiedseffecten en lichaamsgrootte (snavel). Tussen haakjes is achter de predictor aangegeven of die een positief (+) of negatief (-) effect heeft op de overleving. Dataset: gezenderde kuikens uit Nederland-Gruttoland en predatie-onderzoek.

Grutto

Accumulated analysis of deviance

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	Approx F pr.
+ GEBIED	9	10,53	1,17	5,48	<0,001
+ SNAVEL (+)	1	1,43	1,43	6,69	0,01
+ GEWICHT (+)	1	2,6556	3	12,44	<0,001
Residual	228	48,671	0		
Total	239	63,28	0		

Kievit

Accumulated analysis of deviance

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	approx F pr.
+ GEBIED	5	7,9674	1,5935	6,87	<0,001
+ SNAVEL (-)	1	1,7904	1,7904	7,72	0,007
+ GEWICHT (-)	1	0,0517	0,0517	0,22	0,638
Residual	66	15,2999	0,2318		
Total	73	25,1094	0,344		

Output van de regressieanalyse (poisson) waarbij het effect van geboortegewicht is onderzocht op de maximaal bereikte leeftijd van een kuiken na correctie voor gebiedseffecten en lichaamsgrootte (snavel). Tussen haakjes is achter de predictor aangegeven of die een positief (+) of negatief (-) effect heeft op de overleving. Dataset: gezenderde kuikens uit Nederland-Gruttoland en predatie-onderzoek

Grutto

Accumulated analysis of deviance

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	approx chi pr.
+ GEBIED	9	61,231	6,803	6,8	<0,001
+ SNAVEL (-)	1	0,001	0,001	0	0,979
+ GEWICHT (+)	1	28,122	28,122	28,12	<0,001
Residual	228	1434,244	6,291		
Total	239	1523,598	6,375		

Kievit**Accumulated analysis of deviance**

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	approx chi pr.
+ GEBIED	5	55,779	11,156	1,96	0,096
+ SNAVEL (-)	1	34,874	34,874	6,14	0,016
+ GEWICHT (+)	1	10,78	10,78	1,9	0,173
Residual	66	375,055	5,683		
Total	73	476,487	6,527		

Output van de regressieanalyse (binomiaal) waarbij het effect van lichaamsgrootte (snavel) is onderzocht op de kans dat een kuiken vliegvlug wordt na correctie voor gebiedseffecten en geboortegewicht. Tussen haakjes is achter de predictor aangegeven of die een positief (+) of negatief (-) effect heeft op de overleving. Dataset: gezenderde kuikens uit Nederland-Gruttoland en predatie-onderzoek

Grutto**Accumulated analysis of deviance**

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	approx F pr.
+ GEBIED	9	10,5255	1,1695	5,48	<0,001
+ SNAVEL (+)	1	3,8987	3,8987	18,26	<0,001
+ GEWICHT (+)	1	0,1848	0,1848	0,87	0,353
Residual	228	48,671	0,2135		
Total	239	63,28	0,2648		

Kievit**Accumulated analysis of deviance**

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	Approx F pr.
+ GEBIED	5	7,9674	1,5935	6,87	<0,001
+ SNAVEL (-)	1	0,2931	0,2931	1,26	0,265
+ GEWICHT (-)	1	1,5491	1,5491	6,68	0,012
Residual	66	15,2999	0,2318		
Total	73	25,1094	0,344		

Output van de regressieanalyse (poisson) waarbij het effect van lichaamsgrootte (snavel) is onderzocht op de maximaal bereikte leeftijd van een kuiken na correctie voor gebiedseffecten en geboortegewicht. Tussen haakjes is achter de predictor aangegeven of die een positief (+) of negatief (-) effect heeft op de overleving. Dataset: gezenderde kuikens uit Nederland-Gruttoland en predatie-onderzoek

Grutto

Accumulated analysis of deviance

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	approx chi pr.
+ GEBIED	9	61,231	6,803	6,8	<0,001
+ SNAVEL (+)	1	26,761	26,761	26,76	<0,001
+ GEWICHT (-)	1	1,362	1,362	1,36	0,243
Residual	228	1434,244	6,291		
Total	239	1523,598	6,375		

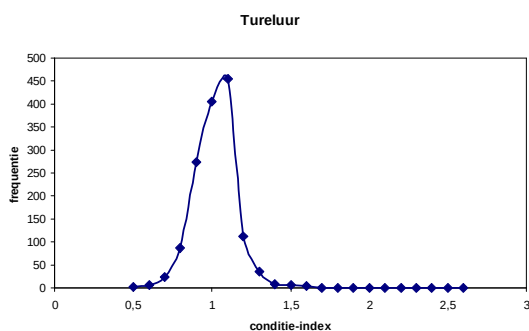
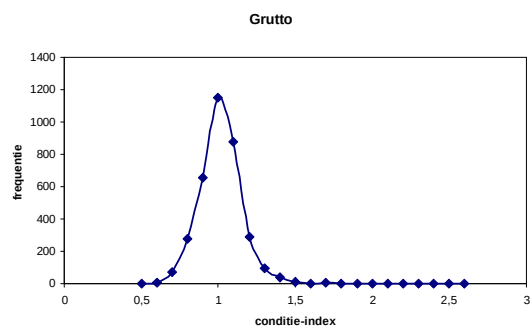
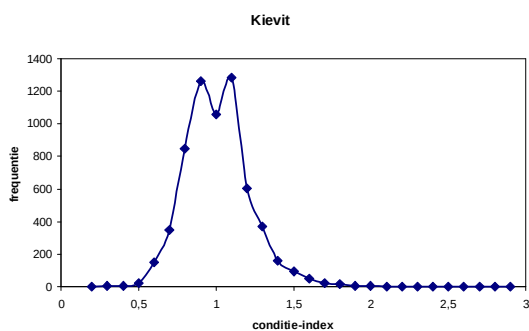
Kievit

Accumulated analysis of deviance

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	approx chi pr.
+ GEBIED	5	55,779	11,156	1,96	0,096
+ SNAVEL (+)	1	5,414	5,414	0,95	0,333
+ GEWICHT (-)	1	40,24	40,24	7,08	0,01
Residual	66	375,055	5,683		
Total	73	476,487	6,527		

Bijlage 2 Frequentieverdeling conditie-indexen

Frequentieverdeling van de conditie-indexen van vier weidevogelsoorten die in de periode 1976-1985 zijn geringd. Conditie-indexen zijn bepaald aan de hand van de door Albert Beintema (1991) gegeven relatie tussen snavellengte en gewicht, waarbij die relatie is gebruikt om het gemiddelde gewicht bij een gegeven snavellengte te bepalen en dat gewicht te delen door het gevonden gewicht. Op die wijze wordt een maat (conditie-index) verkregen waarmee kan worden aangegeven of een kuiken relatief zwaar of licht is voor zijn grootte. Veruit de meeste kuikens hadden een conditie-index die lag tussen 0,7 en 1,3. Bij Kievit, Grutto en Tureluur was dat resp. 92%, 98% en 98%.



Bijlage 3 Effecten conditie

Output van de regressieanalyse (binomiaal) waarbij wordt onderzocht wat het effect van conditie is op de kans dat een kuiken 30 dagen na de ringdatum wordt teruggemeld na correctie voor gebieds-, jaar-, seizoens- en leeftijdseffecten. Tussen haakjes is achter de predictor aangegeven of die een positief (+) of negatief (-) effect heeft op de overleving. Dataset: Ringgegevens Beintema (1976-85).

Kievit

Accumulated analysis of deviance

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	approx F pr.
+ Provincie	11	6,24	0,57	2,83	0,001
+ Jaar	9	19,78	2,20	10,94	<,001
+ Dagnr (+)	1	27,38	27,38	136,36	<,001
+ Leeftijd (+)	1	11,79	11,79	58,70	<,001
+ Conditie (+)	1	1,37	1,37	6,83	0,009
Residual	6280	1261,18	0,20		
Total	6303	1327,74	0,21		

Grutto

Accumulated analysis of deviance

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	approx F pr.
+ Provincie	8	22,79	2,85	10,93	<,001
+ Jaar	9	18,46	2,05	7,87	<,001
+ Dagnr (-)	1	0,47	0,47	1,80	0,18
+ Leeftijd (+)	1	8,98	8,98	34,46	<,001
+ Conditie (+)	1	1,95	1,95	7,47	0,006
Residual	3434	894,72	0,26		
Total	3454	947,35	0,27		

Tureluur

Accumulated analysis of deviance

Change	d.f.	deviance	mean deviance	deviance ratio	approx F pr.
+ Provincie	7	25,00	3,57	5,89	<,001
+ Jaar	9	20,64	2,29	3,78	<,001
+ Dagnr (+)	1	1,78	1,78	2,93	0,087
+ Leeftijd (+)	1	8,44	8,44	13,91	<,001
+ Conditie (+)	1	4,13	4,13	6,80	0,009
Residual	1412	856,91	0,61		
Total	1431	916,90	0,64		

Bijlage 4 Alternatieve parametrisatie van temperatuurgerelateerde dagelijkse energieuitgaven (DEE m,T).

Visser & Ricklefs (1993a,b) bepaalden de energieuitgaven van niet-actieve steltloperkuikens van verschillende leeftijden en bij verschillende omgevings-temperaturen door in het laboratorium hun zuurstofverbruik te bepalen. Dit energieverbruik vertoont bij toenemende temperatuur eerst een afname, die veroorzaakt wordt doordat steeds minder energie verbruikt wordt om warmteverlies van het kuikenlichaam naar de koele omgeving te compenseren en zo de lichaamstemperatuur op peil te houden. De hellingshoek van deze relatie wordt bepaald door de isolerende eigenschappen van (het verenkleed van) het kuiken, en wordt de *minimal thermal conductance* (K) genoemd. Boven een bepaalde temperatuur (de *lower critical temperature* LCT) nemen de energieuitgaven echter niet verder af, doordat de basale stofwisselingsprocessen in het lichaam al voldoende warmte genereren voor deze compensatie, zonder extra verbranding speciaal gericht op thermoregulatie. Het energieverbruik in deze *thermoneutrale zone* is dus onafhankelijk van de temperatuur, en wordt aangeduid als het rustmetabolisme.¹ De waarden van LCT en K zijn afhankelijk van de grootte (massa) van het kuiken. Visser & Ricklefs (1993a,b) geven deze waarden voor gruttokuikens van 0, 3, 6, 14, 21 en 28 dagen oud. Uit de meetgegevens kunnen de volgende relaties tussen K en LCT en het kuikengewicht (m) worden afgeleid:

$$K(m) = 1,1794 + 0,0693m - 0,0002m^2 \quad (R^2=0,97; \text{Fig. B1})$$

$$LCT(m) = 33,015 - 0,1156m + 0,0003m^2 \quad (R^2=0,70; \text{Fig. B1})$$

Hiermee kan een alternatieve benadering worden opgesteld voor de dagelijkse energieuitgaven in relatie tot kuikengewicht m en temperatuur T. De basis is de gemiddelde relatie tussen DEE en gewicht uit Schekkerman & Visser 2001, die is bepaald bij een gemiddelde temperatuur (T_{bs}) van 15,4°C:

$$DEE(m,15,4) = 10^{(0,19+1,092\log(m))}$$

Daaraan voegen we een temperatuurcorrectie toe, die gelijk is aan het verschil tussen de basistemperatuur en de actuele temperatuur (15,4-T_{bs}) vermenigvuldigd met K(m). De 'effectieve' temperatuur kan echter nooit verder oplopen dan tot de LCT (want daarboven neemt DEE niet meer af), dus als T groter is dan de LCT vermenigvuldigen we niet met (15,4-T_{bs}) maar met (15,4-LCT):

$$\begin{aligned} \text{als } T_{bs} < LCT(m) : DEE(m, T_{bs}) &= DEE(m) + (15,4 - T_{bs})K(m) \\ \text{als } T_{bs} > LCT(m) : DEE(m, T_{bs}) &= DEE(m) + (15,4 - LCT(m))K(m) \end{aligned}$$

¹ Als de temperatuur nog verder oploopt, tot boven de *upper critical temperature*, neemt het energieverbruik weer toe door aanpassingen die oververhitting moeten voorkomen, maar dat is voor kuikens in de praktijk van het veld niet zo belangrijk.

en geparametriseerd:

als $T_{bs} \leq (33,015 - 0,1156m + 0,0003m^2)$

$$DEE(m, T_{bs}) = 10^{(0,19 + 1,092 \log(m)) + (15,4 - T_{bs}) * (1,1794 + 0,0693m - 0,0002m^2)}$$

als $T_{bs} > (33,015 - 0,1156m + 0,0003m^2)$

$$DEE(m, T_{bs}) = 10^{(0,19 + 1,092 \log(m)) + (15,4 - (33,015 - 0,1156m + 0,0003m^2)) * (1,1794 + 0,0693m - 0,0002m^2)}$$

Met deze parametrisatie wordt DEE minder sterk beïnvloed door T_{bs} , vooral bij wat grotere kuikens vanaf 50g (Fig. B2). De overschatting van de *scope for growth* (SFG) bij hoge temperaturen, en de onderschatting bij lage temperaturen worden daardoor beperkt. Een nadeel van deze benadering is dat hij niet direct gebaseerd is op veldmetingen, maar op extrapolatie van metingen van het laboratorium naar het veld. Deze brengt aannamen met zich mee, o.a. dat T tijdens de lab-metingen direct vergelijkbaar is met T_{bs} gemeten in het veld. Bij kleine kuikens zal de benadering niet helemaal kloppen, omdat (1) wanneer jonge kuikens bebroed worden, hun (extra) thermoregulatiekosten door de ouders worden 'betaald', en de verhoging/verlaging van DEE door de temperatuur dus alleen optreedt in de fractie van de tijd waarin ze niet worden bebroed) en (2) als de lichaamstemperatuur tijdens het foerageren daalt ook het warmteverlies zal dalen. (1) valt te incorporeren door bij de temperatuurcorrectie K nog te vermenigvuldigen met $(1 - PBT(a, temp, rain, ci))$ (waarin $PBT = proportional\ brooding\ time$), maar (2) is lastiger, hoewel vermoedelijk ook kwantitatief minder belangrijk.

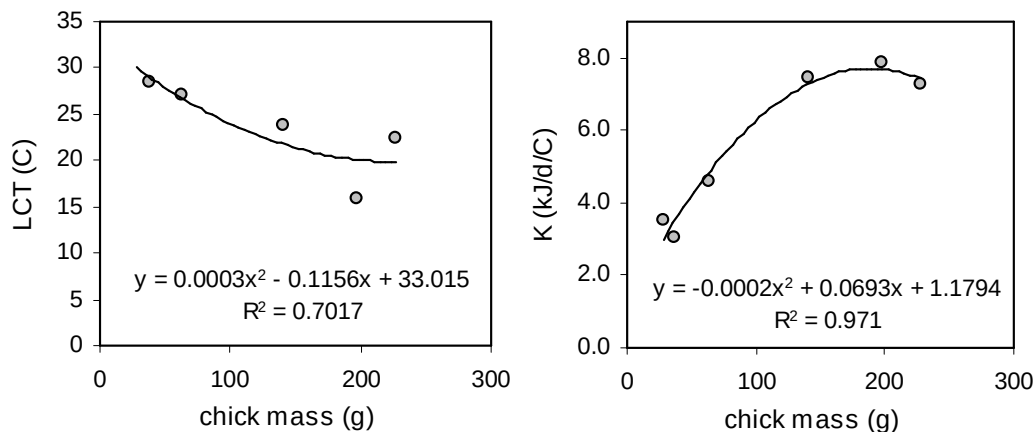


Fig. B1. Relaties tussen de lower critical temperature (LCT, links) en de minimal thermal conductance (K, rechts) en het lichaamsgewicht van gruttkuikens, gebaseerd op metingen door Visser & Ricklefs (1993a,b).

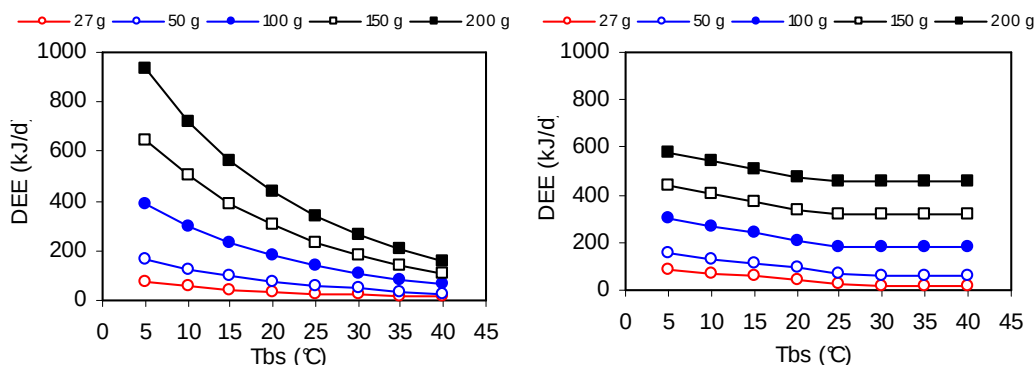


Fig. B2. Dagelijkse energiegaven (DEE) van gruttkuikens bij verschillende gewichten en temperaturen (zwarte bol, T_j), voorspeld volgens de parametrisatie in vergelijking 3 van het in de hoofdttekst gepresenteerde model (links), en volgens de in deze bijlage beschreven alternatieve parametrisatie (rechts).

