



Doorstart van het Nederlandse Korhoen?

Oorzaken van achteruitgang en mogelijkheden voor behoud

H.A.H. Jansman, R. Buij, G.A. de Groot en M. Hammers



ALTERRA
WAGENINGEN UR

Doorstart van het Nederlandse Korhoen?

Oorzaken van achteruitgang en mogelijkheden voor behoud

H.A.H. Jansman, R. Buij, G.A. de Groot en M. Hammers

Alterra-WUR, Dierecologie

Dit onderzoek is uitgevoerd door Alterra Wageningen UR in opdracht van en gefinancierd door het Ministerie van Economische Zaken, in het kader van het Beleidsondersteunend onderzoekthema 'Biodiversiteit (projectnummer BO-11-011.01-45)

Alterra Wageningen UR
Wageningen, januari 2014

Alterra-rapport 2498
ISSN 1566-7197

Jansman, H.A.H., R. Buij, G.A. de Groot en M. Hammers, 2014. *Doorstart van het Nederlandse Korhoen?; Oorzaken van achteruitgang en mogelijkheden voor behoud*. Wageningen, Alterra Wageningen UR (University & Research centre), Alterra-rapport 2498. 56 blz.; 9 fig.; 4 tab.; 147 ref.

De laatst overgebleven Nederlandse korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug bereikte in 2012 een historisch dieptepunt met slechts twee getelde hanen. Om het uitsterfrisico te verkleinen zijn in april 2012 en 2013 respectievelijk vier en 25 korhoenders uit Zweden bijgeplaatst. Parallel hieraan is aanvullend onderzoek uitgevoerd om de kansen voor duurzame overleving van de soort in Nederland te verkennen. Het voornaamste knelpunt voor de overleving van de Nederlandse populatie lijkt de geringe kuikenoverleving van de afgelopen jaren te zijn. Alterra is gevraagd om de beschikbare kennis te bundelen en integreren om een antwoord te krijgen op de vraag of het korhoen duurzaam voor Nederland behouden kan worden, en als dat het geval is, aan welke voorwaarden daarvoor moet worden voldaan. Dit is in het voorliggende rapport weergegeven. Als robuust wordt ingezet op verbetering en uitbreiding van het leefgebied zou het korhoen voor Nederland behouden kunnen blijven.

Trefwoorden: Korhoen, Sallandse Heuvelrug, uitsterven, duurzame overleving.

Dit rapport is gratis te downloaden van www.wageningenUR.nl/alterra (ga naar 'Alterra-rapporten' in de grijze balk onderaan). Alterra Wageningen UR verstrekt *geen* gedrukte exemplaren van rapporten.

© 2014 Alterra (instituut binnen de rechtspersoon Stichting Dienst Landbouwkundig Onderzoek), Postbus 47, 6700 AA Wageningen, T 0317 48 07 00, E info.alterra@wur.nl, www.wageningenUR.nl/alterra. Alterra is onderdeel van Wageningen UR (University & Research centre).

- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking van deze uitgave is toegestaan mits met duidelijke bronvermelding.
- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking is niet toegestaan voor commerciële doeleinden en/of geldelijk gewin.
- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking is niet toegestaan voor die gedeelten van deze uitgave waarvan duidelijk is dat de auteursrechten liggen bij derden en/of zijn voorbehouden.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Alterra-rapport 2498 | ISSN 1566-7197

Foto omslag: Korhaan (Hugh Jansman)

Inhoud

	Woord vooraf	5
	Samenvatting	7
1	Introductie	11
	1.1 Vraagstelling	11
	1.2 Plan van aanpak	11
2	Achtergrond	12
	2.1 Ecologische kenmerken van het korhoen	12
	2.2 Trend van het korhoen in Europa	12
	2.2.1 Beleidsstatus	12
	2.2.2 Europese trend	13
	2.3 Historische ontwikkeling van het korhoen in Nederland	14
	2.4 Trend van het korhoen op de Sallandse Heuvelrug	16
3	Oorzaken van achteruitgang	19
	3.1 Populatie-ontwikkeling: aanwas en verlies	19
	3.2 Oorzaken achteruitgang	21
	3.3 Habitat en voedselsituatie	21
	3.4 Klimaat	23
	3.5 Predatie	25
	3.6 Ziekten en parasieten	27
	3.7 Verstoring, barrières en obstakels	28
	3.8 Vergrijzing	29
	3.9 Stochastische processen in kleine en geïsoleerde populaties	30
	3.10 Genetische verarming en inteelt	32
	3.11 Synthese	38
	3.11.1 De multifactoriële oorzaak voor de populatieafname	38
	3.11.2 Herstel en mitigatie	39
4	Conclusies & aanbevelingen	41
	4.1 Populatieomvang	41
	4.2 Draagkracht	42
	4.3 Overige factoren	43
	4.4 Afwegingen	45
	4.5 Fasenplan	45
	Literatuur	48

Woord vooraf

In 1974 is het toenmalige Rijks Instituut voor Natuurbeheer (RIN), het huidige Alterra, begonnen met het organiseren van een gestructureerde landelijke telling van het aantal korhoenders in Nederland. De aanleiding daartoe was de sterke afname die de Nederlandse korhoenpopulatie vertoonde. Er werden toen nog ongeveer 450 baltsende hanen geteld, een fractie van wat er in de jaren '50 aanwezig was. Op het moment van schrijven, zo'n 40 jaar later, wordt het korhoen door bijplaatsing voor direct uitsterven behoord. Het korhoen is daarmee illustratief voor het verlies aan natuurwaarden in heide- en hoogveengebieden, die sterk worden bedreigd door intensivering van de landbouw en veranderingen in landgebruik. Dit rapport gaat in op de vraag of het korhoen duurzaam voor Nederland behouden kan worden en op welke manier behoud mogelijk is.

Veel mensen en organisaties zijn nauw betrokken bij het korhoen. We hebben dankbaar van hun deskundigheid gebruik gemaakt; zonder hen hadden we dit rapport dan ook niet kunnen schrijven. Paul ten Den (Ten Den Flora & Fauna) en Freek Niewold (Niewold Wildlife Infocentre) vormen gezamenlijk de grootste ervaringsdeskundigen op het gebied van korhoenders in Nederland. We zijn hen dan ook zeer dankbaar voor de grote mate van bereidheid om ons te adviseren en mee te denken bij de hypothesevorming en aanbevelingen. Ook Joost Vogels (Stichting Bargerveen), Henk Sierdsema, Loes van den Bremer en Maja Roodbergen (SOVON), Arnold van den Burg (Biosphere Science Productions) en Thijs Kuiken (Erasmus Universiteit) danken we voor hun specialistische deskundigheid. Een beoordeling van de onderzoeken is uitgevoerd door een onafhankelijke wetenschappelijke commissie genaamd 'commissie Eijsackers'. Internationaal is er vanuit de IUCN-Grouse Specialist Group belangstelling voor de Nederlandse situatie en veel bereidheid om mee te denken. In het bijzonder willen we Egbert Strauß (Lüneburger Heide), Thorsten Kirchner (Rhön) en Michelle Loneux (Hoge Venen) danken voor hun bijdrage. Marco Hassoldt was vanuit Ängra (Zweden) zeer behulpzaam bij het faciliteren van de vangst van korhoenders voor de bijplaatsing op de Sallandse Heuvelrug. Zonder Jacob Höglund (Universiteit Uppsala, Zweden) en Gernot Segelbacher (Universiteit Freiburg, Duitsland) was het niet mogelijk geweest de genetische data van de Nederlandse korhoenpopulatie in het juiste perspectief te zien.

Het ministerie van Economische Zaken, de provincie Overijssel en Nationaal park Sallandse Heuvelrug hebben het onderzoek mogelijk gemaakt middels financiële support en het afgeven van de vereiste vergunningen. Ten slotte willen we Staatsbosbeheer, Vereniging Natuurmonumenten en Vogelbescherming Nederland, de drie organisaties die de afgelopen jaren de schouders nog eens onder het korhoenproject hebben gezet, bedanken. Dit geldt in het bijzonder voor Corné Balemans als stuwende kracht achter het korhoenproject en de beheerders van de Sallandse Heuvelrug voor het specifieke terreinbeheer. We hopen dat het voorliggende rapport hen van inzichten kan voorzien hoe verder te gaan.

Samenvatting

Introductie en vraagstelling (zie hoofdstuk 1)

De laatst overgebleven Nederlandse korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug bereikte in 2012 een historisch dieptepunt met slechts twee getelde hanen. Om het uitsterfrisico te verkleinen zijn in april 2012 en 2013 respectievelijk vier en 25 korhoenders uit Zweden bijgeplaatst. Parallel hieraan is aanvullend onderzoek uitgevoerd om de kansen voor duurzame overleving van de soort in Nederland te verkennen. Het voornaamste knelpunt voor de overleving van de Nederlandse populatie lijkt de geringe kuikenoverleving van de afgelopen jaren te zijn. Alterra is gevraagd om de beschikbare kennis te bundelen en te integreren om een antwoord te krijgen op de vraag of het korhoen duurzaam voor Nederland behouden kan worden, en als dat het geval is, aan welke voorwaarden daarvoor moet worden voldaan.

Bedreigingen (zie hoofdstuk 3)

De belangrijkste bedreigingen voor het korhoen in het Europese verspreidingsgebied vormen de afname en versnippering van het habitat, de afname van de kwaliteit van het habitat, een te kleine populatieomvang, predatiedruk, menselijke verstoring, en klimaatverandering. Daarnaast spelen factoren zoals rasters en wegen een belangrijke rol in delen van het verspreidingsgebied. Kortom er zijn vele factoren van belang en veel van deze factoren zijn aan elkaar gerelateerd.

Leefgebied (zie hoofdstuk 3.3)

Er kan gesteld worden dat de lange-termijn populatieafname van het korhoen in Nederland en de Sallandse Heuvelrug voor een belangrijk deel het gevolg is van een verkleining van de habitatomvang, een afname van de kwaliteit van het habitat, en een toenemende fragmentatie van het leefgebied. Op de Sallandse Heuvelrug heeft een geleidelijk verminderde voedselkwaliteit van de heide mogelijk bijgedragen aan een lagere kuikenoverleving zoals waargenomen vanaf ca. het jaar 2000, waarbij een combinatie van factoren als verzuring, stikstofdepositie, en verandering van beheer of begrazingsdruk allemaal een rol kunnen hebben gespeeld. Het relatieve belang van deze factoren, welke deels te beïnvloeden zijn door beheermaatregelen op de korte termijn, voor de overleving van kuikens en daarmee de populatie-ontwikkeling, zijn onbekend. Het ligt niet voor de hand dat de verandering van nutriëntenratio's c.g. voedselkwaliteit, die waarschijnlijk geleidelijk heeft plaatsgevonden (periode van decennia), de enige reden is geweest voor zeer lage kuikenoverleving na 2008 (periode van enkele jaren).

Klimaat (zie hoofdstuk 3.4)

De gevolgen van klimaatverandering op de voedselsituatie voor kuikens zijn onvoldoende bekend en zeker niet eenduidig. Onduidelijk is daardoor in hoeverre het heeft bijgedragen aan de afname van korhoenders op de Sallandse heuvelrug.

Predatie (zie hoofdstuk 3.5)

Kwantitatieve gegevens en daarop gebaseerde analyses die inzicht geven in de gevolgen van predatiedruk en predatorcontrole voor de korhoenpopulatie ontbreken op dit moment grotendeels. Zodoende is niet vast te stellen wat het belang is (geweest) van natuurlijke predatoren en maatregelen gericht op het reduceren van hun impact voor de populatie-ontwikkeling van het korhoen. Wel bleek dat het korhoen sterk in aantal achteruit is gegaan in de periode dat afschot van vossen en kraaien relatief intensief was. Dit suggereert dat afschot van vossen en kraaien geen adequaat middel is geweest om de populatieafname te keren en ook dat predatie door vos en kraai zeker niet de belangrijkste oorzaak voor de achteruitgang is. "De invloed van de havik, als meest belangrijke predator van (sub-)adulte korhoenders, op de achteruitgang is mogelijk toegenomen na ca. 2000. Ook een hoge aanvangsterfte onder de uitgezette Zweedse korhoenders in 2012 en 2013 wijst op een hoge predatiedruk van haviken. Hoe zich dit verhoudt tot de verminderde kuikenoverleving is onduidelijk."

Parasieten (zie hoofdstuk 3.6)

Een eventuele toename van de parasietenlast, zoals veroorzaakt door een toename van het aantal teken, zou kunnen hebben bijgedragen aan een verminderde kuikenoverleving en daarmee aan het negatieve populatieverloop van het Sallands korhoen. Omdat kwantitatieve gegevens over de ontwikkeling in de tijd van de parasietenlast, en de precieze invloed daarvan op overleving en voortplanting van het korhoen ontbreken, is het niet mogelijk hier uitspraken over te doen.

Verstoring, barrières en obstakels (zie hoofdstuk 3.7)

Verstoring zou van invloed kunnen zijn op het terreingebruik en daarmee voedselbeschikbaarheid voor Sallandse korhoenders, maar er zijn geen aanwijzingen dat verstoring de populatieontwikkeling heeft beïnvloed. Autoverkeer en barrières als rasters en glaswanden hebben wel enig negatief effect op de overleving in het gebied gehad. De weg (Toeristenweg) die dwars door het leefgebied van de korhoenpopulatie loopt vormt waarschijnlijk de belangrijkste barrière voor foeragerende hennen met kuikens. Onduidelijk is of deze weg van significante invloed is geweest op de recente achteruitgang.

Vergrijzing (zie hoofdstuk 3.8)

Er is onvoldoende informatie beschikbaar om goed onderbouwde uitspraken te doen over de impact van eventuele vergrijzing op de korhoenpopulatie op de Sallandse heuvelrug. Mogelijk heeft vergrijzing in de laatste fase van de achteruitgang (periode na 2010) wel iets bijgedragen aan de geconstateerde lagere uitkomstpercentages van eieren en de hogere adultensterfte, aangezien alle korhoenders toen ten minste 5 tot 8 jaar oud waren. Echter, de effecten van vergrijzing op reproductie en overleving zijn bij de meeste vogelsoorten zeer beperkt.

Stochastische processen in kleine en geïsoleerde populaties (zie hoofdstuk 3.9)

Door de geringe populatieomvang is de Sallandse korhoenpopulatie zeer kwetsbaar geworden voor stochastische processen die tot uitsterven kunnen leiden. Het is aannemelijk dat de populatie na 2008, maar mogelijk al eerder, in een zogenaamde 'uitsterfspiraal' (figuur 8) terecht is gekomen.

Genetische verarming en inteelt (zie hoofdstuk 3.10)

De korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug is genetisch sterk verarmd als gevolg van de kleine populatieomvang, gebrek aan uitwisseling van genen met andere populaties en inteelt. Hoewel het moeilijk is aan te tonen, is het waarschijnlijk dat deze genetische verarming gevolgen heeft voor de vitaliteit van de dieren, in het bijzonder onder minder gunstige omstandigheden (bijvoorbeeld een periode met slecht weer of een tijdelijk zeer hoge parasietenlast). Het sterk afgenomen percentage uitkomende eieren, en mogelijk ook de lage kuikenoverleving, kunnen gevolgen van deze genetische verarming zijn.

Samenvattend (zie hoofdstuk 3.11) hebben habitatverandering en habitatfragmentatie geleid tot het verdwijnen van het korhoen uit vrijwel het gehele voormalige verspreidingsgebied in Nederland, waarbij de Sallandse populatie door relatief gunstige omstandigheden het langst stand heeft gehouden. De afgelopen decennia hebben verslechtering van de kwaliteit van het leefgebied als gevolg van hoge stikstofdepositie, verzuring, gewijzigd heidebeheer, klimaatverandering, predatiedruk, en/of antropogene verstoring mogelijk, in meer of mindere mate, bijgedragen aan de verdere afname van de aantallen korhoenders op de Sallandse heuvelrug. Door de sterke afname en de isolatie van de korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug is het relatieve belang van factoren die spelen bij kleine, geïsoleerde populaties verder toegenomen; de afgelopen jaren laat de populatie een afnemend reproductief succes zien, wat het gevolg kan zijn van genetische verarming. Daarnaast is het aannemelijk dat de rol van stochastische processen groter is geworden.

Mogelijkheden voor een duurzame populatie (zie hoofdstuk 4)

Vanwege de vele factoren die een rol spelen bij de achteruitgang van het korhoen kan alleen met een omvangrijk, multifactorieel programma met maatregelen het korhoen voor Nederland behouden worden. Het is dan ook van belang dat er voldoende draagvlak is voor deze maatregelen (zie hoofdstuk 4.4). Tevens kan niet gegarandeerd worden dat deze maatregelen zullen volstaan om de korhoenpopulatie duurzaam in stand te houden.

Het vereiste aantal individuen dat de populatie moet bevatten om voor de middellange termijn (50-100 jaar) levensvatbaar te zijn, komt redelijk overeen met de Natura 2000-doelstelling voor de Sallandse Heuvelrug van 40 hanen. Met de al beoogde areaaluitbreiding lijkt deze doelstelling al enigszins in zicht. De populatieomvang voor levensvatbaarheid voor de lange termijn (>100 jaar) komt overeen met het streefbeeld vanuit de Landelijke Instandhoudingsdoelen van ten minste 250 'broedparen' verdeeld over vijf sleutelpopulaties van ten minste 50 broedparen.

Om de aantallen te realiseren is succesvolle voortplanting en aanvullende bijplaatsing van belang (zie H4.1). De resultaten van 2013 geven aan dat bijplaatsing, ondanks hoge aanvangsverliezen, zeer succesvol kan zijn. Om een populatie korhoenders van die omvang te kunnen huisvesten is wel een aanzienlijke verbetering en uitbreiding van het huidige leefgebied noodzakelijk. Dit kan allereerst door beheer op de Sallandse Heuvelrug, maar moet in een latere fase worden aangevuld met verbinding en inrichting van omliggende heide- en hoogveenterreinen (zie hoofdstuk 4.2). Deze inrichting hangt sterk samen met realisatie van de doelen van Natura 2000 en de Ecologische Hoofdstructuur (EHS). Voor de gebieden waar het korhoen nog voorkomt en potentieel in de toekomst voor kan komen moet een beheerplan opgesteld worden, gericht op gunstige omstandigheden van het leefgebied om te foerageren en voortplanten (zie hoofdstuk 4.3). Omdat onduidelijk is of de te nemen maatregelen positief zullen uitwerken voor de korhoenpopulatie wordt aanbevolen om het project in twee fasen uit te voeren: fase 1: veiligstellen overleving korte termijn, vooral door areaaluitbreiding, robuust verjongingsbeheer en bijplaatsing op de Sallandse Heuvelrug; fase 2: waarborgen overleving lange termijn, door ontwikkeling andere leefgebieden. Hierbij moet worden benadrukt dat alleen aan fase 2 wordt begonnen als fase 1 een voldoende positieve invloed heeft gehad op de voortplanting en aantalsontwikkeling van het korhoen (zie 4.5).

1 Introductie

De Nederlandse korhoenpopulatie bereikte in 2012 een historisch dieptepunt met slechts twee getelde hanen en was daarmee vrijwel uitgestorven (Ten Den en Niewold, 2013). Om het acute uitsterfrisico te verkleinen hebben Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten, provincie Overijssel, Vogelbescherming Nederland en het Nationaal Park Sallandse Heuvelrug besloten om dieren bij te plaatsen. Parallel hieraan is door deze partijen aanvullend onderzoek geformuleerd om de kansen voor duurzame overleving van de soort in Nederland te onderzoeken. Dit onderzoek betrof een modelanalyse naar de levensvatbaarheid van de populatie (Roodbergen et al., 2013), een analyse van de relatie tussen karakteristieken van de bodem en voedselbeschikbaarheid (Vogels, 2013), een interpretatie van de sectierapporten aan dode volwassen en jonge korhoenders (Kuiken, 2013) en ecologisch veldonderzoek naar de overleving, voorplanting en voedsel生态学 van de korhoenders op de Sallandse Heuvelrug (Ten Den & Niewold 2011, 2013, 2014 in voorbereiding). Aanvullend hierop heeft Alterra in opdracht van het ministerie van Economische Zaken (EZ) onderzoek verricht naar de genetische vitaliteit van de populatie (De Groot et al., in voorbereiding).

1.1 Vraagstelling

Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten, Vogelbescherming Nederland en het Nationaal Park Sallandse Heuvelrug hebben Alterra gevraagd om de beschikbare kennis te bundelen en integreren om een antwoord te krijgen op de vraag of het korhoen duurzaam voor Nederland behouden kan worden, en als dat het geval is, aan welke voorwaarden daarvoor moet worden voldaan.

1.2 Plan van aanpak

Dit rapport is opgesteld op grond van de resultaten van de verrichte deelonderzoeken, aangevuld met bevindingen uit de al gepubliceerde internationale literatuur. Daarnaast zijn enkele Nederlandse en buitenlandse deskundigen geraadpleegd, onder andere op het georganiseerde korhoensymposium van 1 november 2013 op de Sallandse Heuvelrug. Uit deze bronnen zijn verschillende factoren naar voren gekomen die van invloed zijn op de overleving van de Sallandse korhoenpopulatie, en in sterke mate met elkaar samenhangen. Er lijkt dus sprake van een multifactoriële oorzaak voor de situatie waarin de populatie op dit moment verkeert. In hoofdstuk 3 wordt de invloed van elk van deze factoren afzonderlijk beschreven. In hoofdstuk 3.11 wordt nader ingegaan op de vele manieren waarop zij met elkaar samenhangen en elkaar versterken. In hoofdstuk 4 wordt geprobeerd zo goed mogelijk een prioritering van de verschillende factoren weer te geven, en er worden aanbevelingen gegeven voor maatregelen ter behoud van het Nederlandse korhoen onder andere in een twee fasen plan.

2 Achtergrond

2.1 Ecologische kenmerken van het korhoen

Korhoenders behoren tot de familie van de ruigpoothoenders *Tetraonidae*. Deze familie staat bekend om zijn specifieke aanpassing aan koude, Palearctische klimaten, zoals een sterk isolerend verenkleed en bevederde poten (Del Hoyo et al., 1994). Als gevolg van grote verschillen in de jaarlijkse voortplanting en sterfte worden de populatieaantallen van ruigpoothoenders gekenmerkt door fluctuaties, soms met een regelmatige cyclus (Moss en Watson, 2001). Korhanen zijn ongeveer 60 cm lang met een gewicht van 1100-1450 gram en korhennen ongeveer 45 cm lang met een gewicht van 750-1100 gram. Volwassen hanen hebben een karakteristiek zwartblauw verenkleed met opvallend witte onderstaartdekveren en rode rozetten boven de ogen, terwijl hennen een roestbruin gestreept en gevlekt verenkleed hebben (foto omslag). Korhoenders leven meest in en rond niet al te hoge bossen met een open structuur. Vooral open heiden en veengebieden zijn daarbij van betekenis, terwijl ook kapvlaktes en dikwijls aangrenzende extensief bewerkte cultuurgronden worden bewoond. Ze voeden zich vooral met zaden, bessen, naalden, katjes, stuifmeelkegels en verse takjes en knoppen van planten, bomen en coniferen (Del Hoyo et al., 1994). Daarnaast staan grassen, kruiden en de bloeiwijzen daarvan op het menu. Het spijsverteringskanaal is bijzonder voor vogels omdat het in staat is houtige gewassen te verteren. Jonge kuikens eten voornamelijk rupsen, larven en andere evertrebraten. Het korhoen is vooral bekend om zijn spectaculair baltsvertoon. De hanen verzamelen zich in het voorjaar 's ochtends vroeg op baltsplaatsen of arena's, waar ze met veel vertoon van hun verenpracht en verdragende koer- en kraaigeluiden proberen concurrenten te intimideren en hennen te verleiden tot een paring. Eind april-begin mei zoekt de hen een geschikte nestplaats op, goed verstopt onder minimaal 30 cm hoge planten. De eieren worden om de dag gelegd tot een legsel van gemiddeld ca. acht stuks is bereikt. Als dit legsel in een vroeg stadium verloren gaat kan een vervolglegsel worden geproduceerd. Na 25-27 dagen broeden komen de kuikens uit. De kuikens zijn nestvlinders, die alleen door de hen worden begeleid en verwarmd. Na 10-14 dagen kunnen de jongen al enigszins vliegen (Cramp en Simmons, 1982; Del Hoyo et al., 1994; Niewold, 2002). Slechts een klein aantal, veelal oudere hanen, krijgt de kans op de baltsplaatsen te paren en de hennen te bevruchten. In combinatie met de geringe dispersie kan dit in gefragmenteerde en geïsoleerde populaties mogelijk na enkele generaties al leiden tot verschillen in morfologie en gedrag van korhoenders tussen verschillende populaties (Höglund et al., 1999). Jonge hanen zijn zeer plaats trouw en vertonen een geringe mate van dispersie tot maximaal 5 km van de geboorteplaats, terwijl de hennen tot wel 30 km kunnen wegtrekken (Caizergues en Ellison, 2002). Van uitgezette korhoenders is bekend dat ze meer dan 50 km van de locatie van uitzetten kunnen wegtrekken (Nappée, 1982). Incidenteel vindt bij korhoenders migratie over grotere afstanden (>100 km) plaats (Cramp en Simmons, 1982).

2.2 Trend van het korhoen in Europa

2.2.1 Beleidsstatus

Het korhoender staat op de rode lijsten van verschillende Europese landen, waaronder Nederland, maar is internationaal gezien geen bedreigde soort (IUCN 2013). In het West-Europese deel van zijn verspreidingsgebied staat het korhoen echter op de rand van uitsterven. Het korhoen is vermeld in de Europese Vogelrichtlijn (Annex I, Annex II/2 en Annex III/2 (Storch 2007)). Mede op basis hiervan is de Sallandse Heuvelrug aangewezen als Natura 2000-gebied, waarbij het korhoen een prioritaire doelsoort is met uitbreidingsdoelstelling; dat wil zeggen er wordt gestreefd naar een levensvatbare populatie.

2.2.2 Europese trend

Vanaf de tweede helft van de vorige eeuw zijn de korhoenpopulaties in West- en Centraal-Europa sterk achteruit gegaan. Alleen in Fenno-Scandinavië en de Alpen worden nog relatief grote en vitale populaties aangetroffen. Net als in Nederland zijn ook in Duitsland de aantallen korhoenders sterk achteruitgegaan en veel lokale populaties uitgestorven. Alleen op en rond de Lüneburger heide komt nog een populatie voor van ca. 250 individuen in piekjaren. Hieronder wordt kort de trend van korhoenpopulaties in de ons omringende landen besproken.

Hoge Venen

In België schommelt de enige resterende populatie van de Hoge Venen al ruim een decennium rond ca. 10 hanen (Loneux, 2000). Het jaar 2010 bleek een goed voortplantingsjaar en het aantal hanen bleek het jaar daarop (2011) te zijn toegenomen tot 21, van 11 hanen in 2010. Inmiddels is de populatie echter weer afgenomen tot ca. 10 baltshanen en een onbekend aantal hennen (M. Loneux, persoonlijke observatie).

Rhön

Door de vele overeenkomsten met de situatie op de Sallandse Heuvelrug wordt in deze paragraaf specifiek aandacht besteed aan het korhoenproject in de Rhön. Daarvoor is gebruik gemaakt van de haalbaarheidsstudie (Storch et al., 2009), aangevuld met persoonlijke mededelingen van projectleider Torsten Kirchner.

Het korhoenleefgebied in de Rhön ligt op de grens van de Duitse deelstaten Hessen, Thüringen en Bayern, op ruim 300 km van de Sallandse Heuvelrug. Het habitat voor de korhoen in dit gebied is behoorlijk versnipperd geraakt. Eind jaren '70 bedroeg de populatie nog zo'n 100 hanen, maar sindsdien schommelt de populatie tussen de 20 en 40 hanen. De laatste jaren is de populatie met minder dan 10 hanen kwetsbaar voor uitsterven en tevens volledig geïsoleerd. Genetisch onderzoek toonde aan dat de variatie is afgenomen, waarschijnlijk door een te kleine populatie omvang en isolatie. Dit zou inteeltdepressie tot gevolg kunnen hebben en dat kan de vitaliteit en veerkracht van de populatie nadelig beïnvloeden. Vandaar dat overwogen is om de populatie genetisch te versterken. Om dat te kunnen doen is op basis van de IUCN richtlijnen (1996) voor herintroducties een haalbaarheidsstudie verricht.

In 2009 werd een haalbaarheidsonderzoek uitgevoerd, dat antwoord moest geven op vragen over habitatvoorkeur en -beschikbaarheid, draagkracht, levensvatbaarheid onder verschillende scenario's en aanbevelingen voor behoud. Hierbij werd onder andere gebruik gemaakt van modelanalyses. Op dit moment bedraagt de oppervlakte geschikt habitat voor korhoenders zo'n 1200 ha. Als het tussenliggend suboptimaal leefgebied meegenomen wordt is dat ca. 2300 ha. Als door bijgesteld beheer potentiële geschikte gebieden weer voor het korhoen worden ingericht kan het gebied vergroot worden tot 3.000 ha optimaal habitat (5.000 ha als ook secundair tussenliggend habitat wordt meegenomen). Gemiddeld bedraagt de dichtheid van korhoenders in Midden Europa ca. 2 dieren per 100 ha. Op grond van draagkrachtmodellen werd berekend dat het gebied tussen de 24 en 101 dieren kon herbergen, afhankelijk van de inrichting en beheer (Storch et al., 2009). Een model dat de levensvatbaarheid berekende, rekening houdende met verschillende scenario's als inteelt, voortplantingscapaciteit en sterfte, gaf aan dat een leefgebied met een capaciteit voor 100 dieren een goede overlevingskans zou hebben. Dit zou voor de Rhön betekenen dat het leefgebied ruim 5.000 ha groot moet worden. Op basis van de huidige oppervlakte geschikt leefgebied en het al aanwezige aantal dieren is het vanuit de IUCN-richtlijn niet verdedigbaar dieren uit te zetten. Wel werd aangegeven dat als er een managementplan komt waarin de betrokken partijen zich conformeren om die 5.000 ha optimaal habitat te gaan realiseren, het vanuit inteelttoegpunt verdedigbaar is om al te starten met het inbrengen van vers bloed. Zodoende kan de genetische verarming tegen worden gegaan en mogelijk de vitaliteit van de populatie worden bevorderd.

Op basis van bovenstaande overwegingen werd met succes ontheffing verkregen om door wildvang Zweedse dieren bij te plaatsen in de Rhön. In dezelfde periode werd in de Rhön gestart met een grootschalig habitattherstel-project en predatorbestrijding. De ontheffing voor wildvang en translocatie voorziet in maximaal 15 dieren per jaar met een duur van vijf jaar. In 2010 zijn de eerste dieren

gevangen in centraal Zweden, in de regio Ljusdal. Vervolgens zijn elk jaar tot op heden circa 10-15 korhoenders per jaar bijgeplaatst. Bij de telling van oktober 2013 werden zeven hanen en drie hennen waargenomen. Daarnaast is de verwachting dat er nog minstens drie extra hennen aanwezig zijn. Tevens is in 2013 de eerste voortplanting vastgesteld van een Zweedse hen. Door stakeholders en omwonenden wordt het project omarmd. Er is dus sprake van een aanzienlijk draagvlak voor het project. Hoopgevend is de constatering dat de getransloceerde dieren na uitzet relatief plaats trouw zijn en een hoge overleving hebben (T. Kirchner, persoonlijke mededeling). De translocatie is succesvol als er genen-uitwisseling heeft plaatsgevonden die de genetische variatie (en dus de vitaliteit en veerkracht) van de populatie moet versterken. De eerste voorplanting van een Zweedse hen in 2013 is dan ook hoopgevend. Daarnaast is de vergroting en verbinding van het leefgebied cruciaal voor de overlevingskansen van korhoenders op de langere termijn. Tot dan wordt predatorcontrole, in de Rhön vooral gericht op vos en wild zwijn, noodzakelijk geacht.

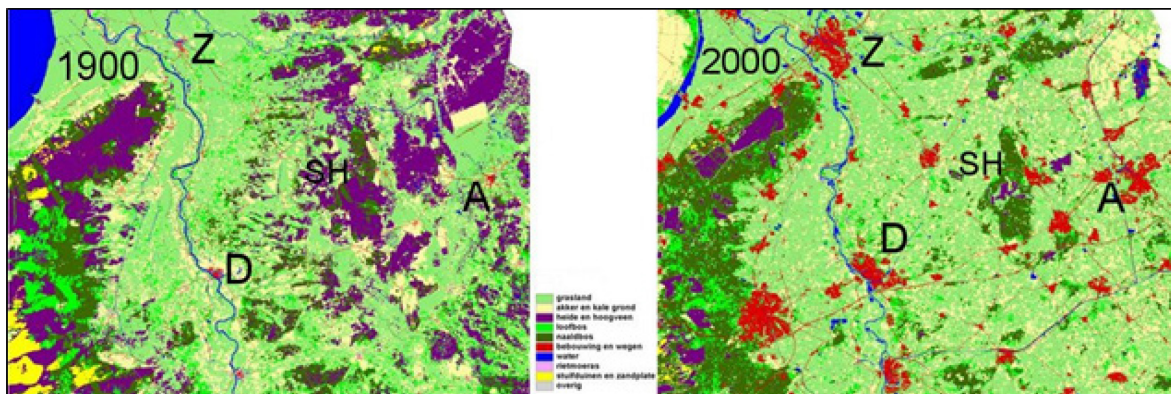
Lüneburger Heide

De grootste nabijgelegen korhoenpopulatie bevindt zich op en rond de Lüneburger heide nabij Lüneburg (Nedersaksen, Duitsland). Rond de jaren '50 was de populatie in geheel Nedersaksen nog ca. 6000-8000 individuen groot; in de jaren '80 was de populatiegrootte afgenomen tot ca. 200 dieren, ondanks meerdere bijplaatsingsprojecten, waarbij ruim 1600 fokdieren zijn losgelaten. Verlies van geschikt habitat bleek net als elders in West Europa de belangrijkste factor voor de afname. De huidige populatie bestaat uit verschillende subpopulaties op afstanden van 10-15 km van elkaar. Die subpopulaties bevinden zich in het natuurbeschermingsgebied de Lüneburger Heide (8000 ha), en de militaire oefenterreinen Münster Noord (1300 ha), Münster Zuid (2200 ha), Bergen (5900 ha) en het militair testgebied Rheinmetall (850 ha). In 2004 bedroeg de gemiddelde dichtheid 2,5 korhoenders per 100 ha, met uitschieters tot 4,8/100 ha in de meest geschikte deelgebieden (Wubbenhorst en Pruter, 2007). Het totaal aantal getelde hanen en hennen nam in de periode 1995-2011 echter toe van ca. 175 naar ca. 250. Deze toename was het sterkst op de Lüneburger heide (van 25 naar 65 individuen). De overige subpopulaties verschillen in omvang van ca. 25 tot 70 individuen. Het beheer op de Lüneburger heide (ca. 5220 ha heide, ca. 1420 ha akker en ca. 1200 ha grasland) bestaat voornamelijk uit beheer en behoud van het heidelandschap, sturing van toerisme en bescherming van het korhoen. Beheer van het landschap bestaat onder ander uit gecontroleerde begrazing met schapen en geiten, kappen en dunnen van bos (ca. 600 ha per jaar), branden van heide (ca. 30 ha per jaar), plaggen van heide inclusief het verwijderen van de top laag (ca. 25 ha per jaar), maaien van gras en heide (ca. 134 ha per jaar). Predatorcontrole omvat het vangen en afschieten van dieren door professionele jagers. Soorten die hierbij bestreden worden zijn waarbij vos, marterachtigen, kraai en wild zwijn. Na de start met orale vaccinatie van vossen tegen hondsdolheid in de jaren '90 is het aantal geschoten vossen in Nedersaksen verdubbeld.

In 2011 is een telemetriestudie gestart om het terreingebruik van korhoenders en sterfte te kunnen onderzoeken. Hierbij werden 15 dieren van een GPS en/of VHF zender voorzien. Dit zenderonderzoek loopt in 2013 nog door en de gegevens zijn nog niet uitgewerkt. De positieve trend voor het korhoen op de Lüneburger heide werd toegeschreven aan de grote omvang en goede verbondenheid van het gebied, het habitatbeheer en de predatorcontrole. De focus ligt nu vooral op het verder verbeteren van de verbindingszones tussen de subpopulaties binnen de metapopulatie.

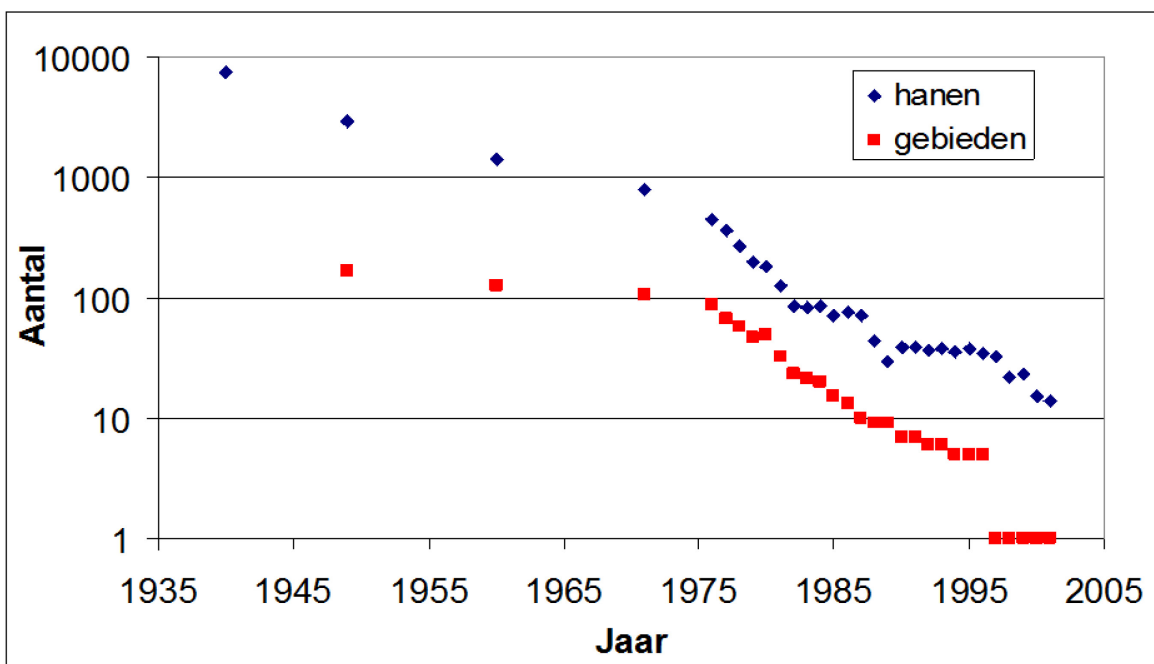
2.3 Historische ontwikkeling van het korhoen in Nederland

Het korhoen komt waarschijnlijk al vanaf het Mesolithicum (10.000 tot 5.000 jaar voor Christus) in Nederland voor, waarbij het onduidelijk is wat de historische status van de populatie is geweest (Niewold, 1994). Vanaf het einde van de 19^e eeuw heeft het korhoen zijn verspreidingsgebied aanmerkelijk uitgebreid, vooral door het in cultuur brengen van heide en veengebieden, bosaanplant en het bedrijven van kleinschalige extensieve landbouw. Toen echter grote delen van de heidevegetaties waren verdwenen, de intensivering in de landbouw vorm begon te krijgen en de bossen verouderden, namen de aantallen weer af (figuur 1).



Figuur 1 Vegetatiekaart van Salland en de Noord-Veluwe in 1900 (links) en 2000 (rechts). Heide en hoogveen in paars; bebouwing in rood. Z = Zwolle, D = Deventer, A = Almelo en SH = Sallandse Heuvelrug.

Rond 1940 zouden er verspreid over bijna alle heide- en hoogveen gebieden van ons land nog ruim 5000 hanen aanwezig zijn geweest (Niewold, 1994; figuur 2). Vervolgens werd een daling ingezet, waarbij rond 1950-1960 het aantal korhoenders nog op ca. 3000 werd geschat. In 1976 werden er nog maar 456 baltsende hanen in het voorjaar geteld in ca. 150 atlasblokken (Teixeira, 1979). Twee jaar later was de stand al teruggelopen tot ongeveer 225 hanen. Hoewel vanaf 1947 een algemeen jachtverbod op het korhoen van kracht was, werd pas in 1974 de laatste afschotonthefving afgegeven (korhoenders veroorzaakten schade aan jonge aanplanten). Vervolgens verdwenen de korhoenders in snel tempo van bijna alle Nederlandse heidevelden.

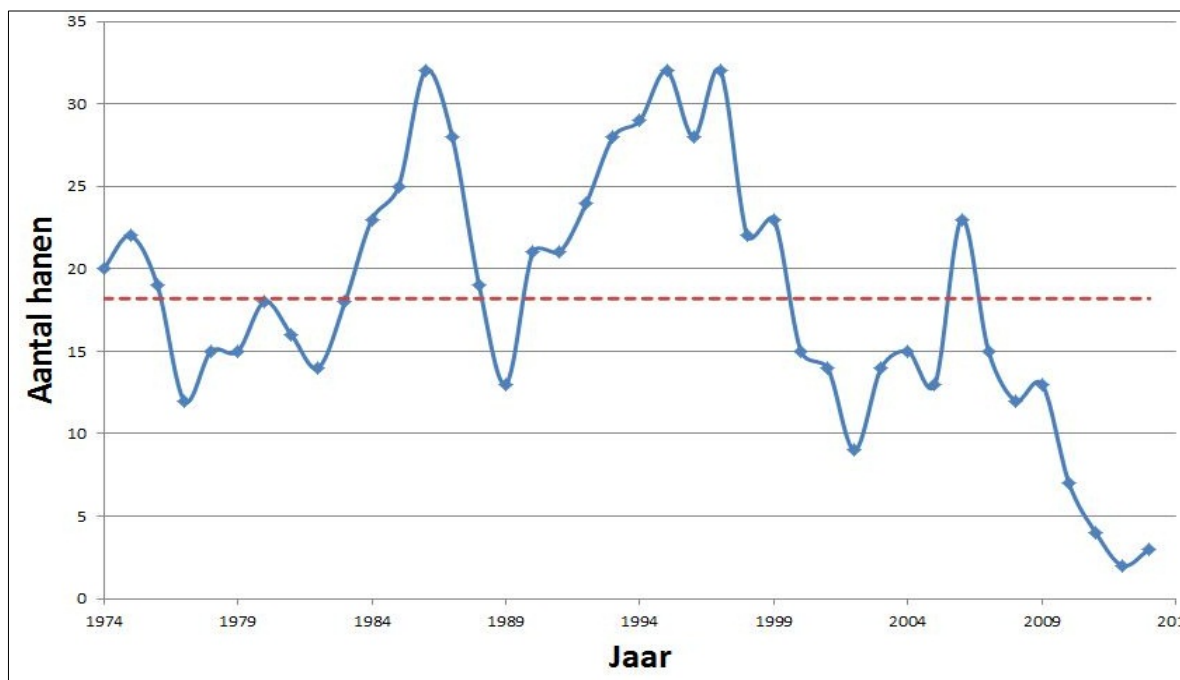


Figuur 2 Afname van het aantal hanen en gebieden waar het korhoen werd waargenomen in de periode 1940-2004.

Sinds begin jaren '90 de laatste korhoenders van het nabijgelegen Wierdense Veld zijn verdwenen, is de populatie van de Sallandse Heuvelrug volledig geïsoleerd geraakt. Deze laatste Nederlandse populatie houdt vooralsnog stand op de centrale heide van de Sallandse Heuvelrug in Overijssel (Niewold, 1987, 2002; Groot Bruinderink et al., 2002). Naast deze populatie op de Sallandse heuvelrug worden er pogingen ondernomen om met het uitzetten van gefokte individuen, een populatie te vestigen in Nationaal Park De Hoge Veluwe. Vooralsnog lijkt dit nog niet te hebben geresulteerd in structurele korhoenactiviteit en voortplanting (www.hogeveluwe.nl, pagina onderzoek; Bos et al., 2010; Smit en Koopman, 2009; Smit en Bos, 2008; Van Kleunen et al., 2011).

2.4 Trend van het korhoen op de Sallandse Heuvelrug

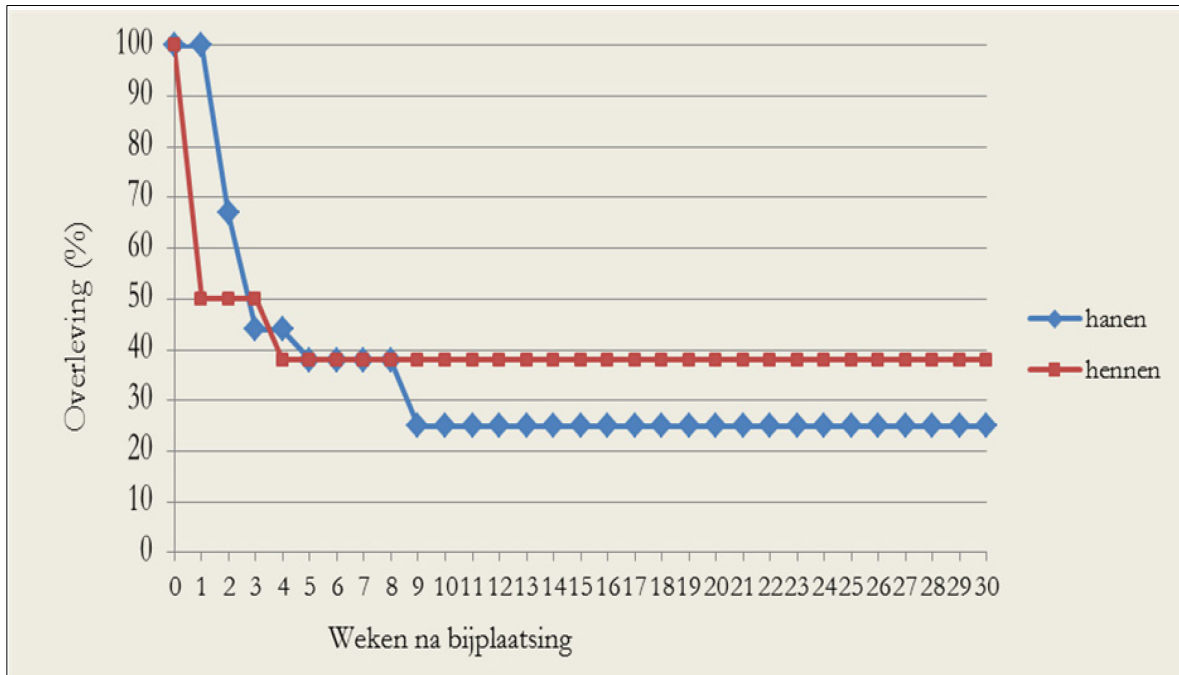
In de jaren vijftig en zestig van de vorige eeuw was het aantal korhoenders op en nabij de Sallandse Heuvelrug veel hoger dan de afgelopen decennia. Er zouden meer dan 100 hanen aanwezig geweest zijn die in grote vluchten jonge bosaanplant en aangrenzende cultuurgronden bezochten (De Bruijn et al., 2005). Er vond geregeld uitwisseling van individuen plaats met het Wierdense veld en de Borkeld, waar toen nog tientallen korhoenders huisden. In de tussengelegen Zunasche Heide en Middelveen waren 's winters soms tientallen korhoenders in de ontginningsgraslanden en in de berken en elzen aanwezig. Deze gebieden vormden dus een metapopulatie. Door aanleg van de A1 (Borkeld) en intensivering van de landbouw (Borkeld en Wierdense veld) verdwenen de korhoenders in alle gebieden buiten de Sallandse Heuvelrug (De Bruijn et al., 2005). Vanaf 1974 is op initiatief van het toenmalige RIN (Rijksinstituut voor Natuurbeheer, nu Alterra) gestart met een gedegen telling van de populatieomvang (zie figuur 3). In de jaren zeventig schommelde de stand rond 15-20 hanen. Onder andere door uitbreiding van het areaal heide door stormen in de jaren zeventig, van 500 hectare (ha) naar 700 ha, nam de populatie toe tot ca. 33 hanen in 1986 (dichtheid 4-5 hanen/100 ha). In de daaropvolgende decennia werd het areaal aan heide vergroot tot op dit moment ruim 1200 ha. De populatie heeft tot ca. 2002 geschommeld rond de 20 baltshanen met wederom meer dan 30 hanen in goede jaren in het midden van de jaren negentig (> 3 hanen/100 ha) en vertoonde daarbij de voor ruigpoothoenders karakteristieke pieken en dalen (fluctuaties) in populatieomvang. Vanaf ca. 2000 is de populatie echter op een lager aantalniveau beland (1-2 hanen/100 ha), met korte oplevingen in 2006 en in 2009 (goede voortplanting in 2005 en 2008). De overige jaren werden echter gekenmerkt door een beperkte verjonging en een toegenomen sterfte onder de volwassen dieren. Na 2009 is de populatie in een vrije val geraakt door vrijwel het volledig ontbreken van aanwas, gecombineerd met een relatief hoge sterfte onder de resterende dieren (Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding).



Figuur 3 Trend van het aantal waargenomen hanen op de Sallandse Heuvelrug (periode 1974-2013) waarin het fluctueren van het aantal dieren als gevolg van goede en slechte voortplantingsjaren goed zichtbaar is.

In het voorjaar van 2012 werden nog maar twee hanen waargenomen (naast minimaal zeven hennen). Op dat moment is geadviseerd om korhoenders, in eerste instantie vooral hanen, bij te plaatsen om het korhoen voor uitsterven te behoeden (Jansman en Lammertsma, 2012). Er is in april 2012 een vangactie in Zweden ondernomen waarna drie hanen en een hen zijn bijgeplaatst. Van deze

vier dieren hebben één haan en één hen een zender gekregen. Deze gezenderde hoenders zijn na enkele weken door predatie gesneuveld. In april 2013 werd ten minste één van de twee bijgeplaatste Zweedse hanen zonder zender baltzend waargenomen, samen met nog twee Nederlandse hanen en circa vijf Nederlandse hennen, waarvan drie met een zender. In 2013 zijn aanvullend zestien hanen en negen hennen vanuit Zweden bijgeplaatst, waarvan bijna de helft met een zender werd uitgerust. Ook deze dieren vertoonden een hoog aanvangsverlies van ca. 60%, maar een zeer geringe sterfte in de zeven maanden erna (< 20%, zie figuur 4). Deze hoge sterfte in de eerste maand na uitzet is vrijwel zeker het gevolg van de translocatie, waardoor de verplaatste dieren het gebied moeten verkennen en daarbij kwetsbaarder zijn (zie ook 3.11).



Figuur 4 Het percentage van de gezenderde Zweedse korhoenders (2012 en 2013 samengenomen) dat na elke week vanaf hun vrijlating nog aanwezig was (Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding).

In 2011 - 2013 is, onder andere met telemetrie (zenders), gericht onderzoek naar de kuikenoverleving verricht. Daaruit bleek dat in die jaren het aantal niet-uitkomende eieren toenam van ca. 5% tot ca. 50%; zie tabel 1.

Tabel 1
Broedresultaten Sallandse Heuvelrug periode 1981-heden (bron: Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding).

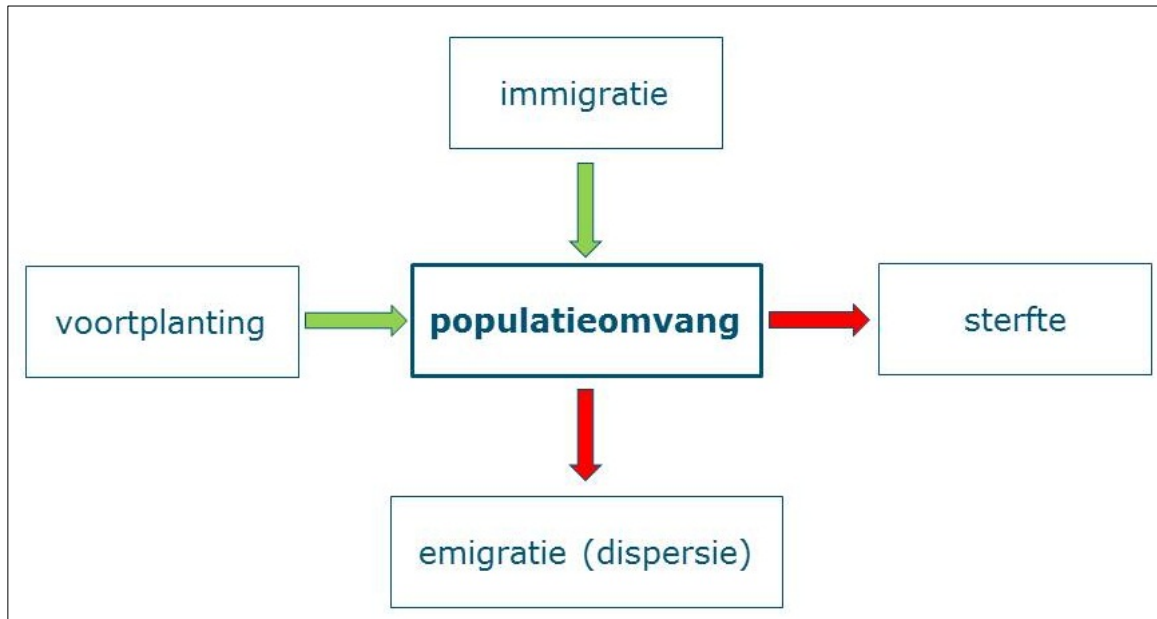
Jaar	2013	2011-2012	2007-2010	2002-2006	1981-1985
Aantal legfels	5	10	26	23	28
Uitgekomen legfels	20%	70%	96%	65%	50%
Nestverlies door nestpredatie	40%		4%	30%	7%
Nestverlies door henpredatie	40%				14%
Nestverlies overig		30%		4%	29%
Uitgekomen voltijds bebroedde eieren	100%	51%	94%	95%	91%
Legselgrootte 1e legfels	6 (n=1)	7,9	7,3	7,3	7,3
Omvang ei l*b2 (cm)	60,0	68,6	69,1	68,6	70,4
Gem. uitkomstdatum	18 juni	14 juni	8 juni	12 juni	13 juni

Van acht legfels kon worden vastgesteld dat alle of enkele van de eieren waren uitgekomen. Hiervan konden zes tomen met kuikens worden gevolgd (Ten Den en Niewold, 2011 en 2013 en 2014 in voorbereiding). Deze kuikens bleken allen binnen twaalf dagen te sterven. Pathologisch onderzoek toonde aan dat deze sterfte het gevolg was van ondervoeding en/of bloedarmoede (Kuiken, 2013). In 2013 kwamen slechts twee legfels uit, hoogstwaarschijnlijk beide van Zweedse ouders (De Groot et al., in voorbereiding). De kuikens van een gezenderde hen werden op dag 5 dood gevonden op en rond de nachtrustplaats en bleken bij sectie mager en sterk door teken geparasiteerd te zijn. Gezien de koude en vochtige omstandigheden van die periode en de matige insectenrijkdom in dat deel van het gebied is het niet uit te sluiten dat een combinatie van slecht weer en een matige voedselbeschikbaarheid hierbij een grote rol hebben gespeeld (Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding). Het tweede legsel is wel succesvol grootgebracht en indirect vastgesteld. Op basis van waarnemingen en veren in het veld kon met DNA onderzoek worden vastgesteld dat het om een toom kuikens (waarschijnlijk vijf) gaat van ca. drie maanden oud van Zweedse ouders (Ten Den en Niewold 2014 in voorbereiding; De Groot et al. in voorbereiding). Verwacht wordt dat de huidige populatie op het moment van schrijven nog bestaat uit acht tot tien hanen, vijf tot zeven hennen en vijf halfwas vogels. Het merendeel van de populatie is nu van Zweedse herkomst; slechts één tot twee hanen en één tot drie hennen zullen nog van de oorspronkelijke Nederlandse populatie zijn (Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding). Het is waarschijnlijk dat er in de winterperiode nog enkele dieren zullen sneuvelen, zodat de verwachte voorjaarsstand in 2014 wederom klein is met ca. acht hanen en zes hennen (Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding), met de kanttekening dat de huidige populatie wel genetisch diverser is dan enkele jaren geleden (De Groot et al. in voorbereiding) en waarschijnlijk ook een meer evenwichtige leeftijdsopbouw heeft.

3 Oorzaken van achteruitgang

3.1 Populatie-ontwikkeling: aanwas en verlies

De grootste bedreiging voor de huidige populatie vormt het geringe aantal dieren. In gezonde populaties schommelt het aantal individuen rond een bepaald aantal en wordt het aantal bepaald door aanwas (voortplanting en immigratie) en verlies (sterfte en emigratie; figuur 5). De risico's van een te kleine populatieomvang worden verder uitgewerkt in de paragrafen 3.8 en 3.9.

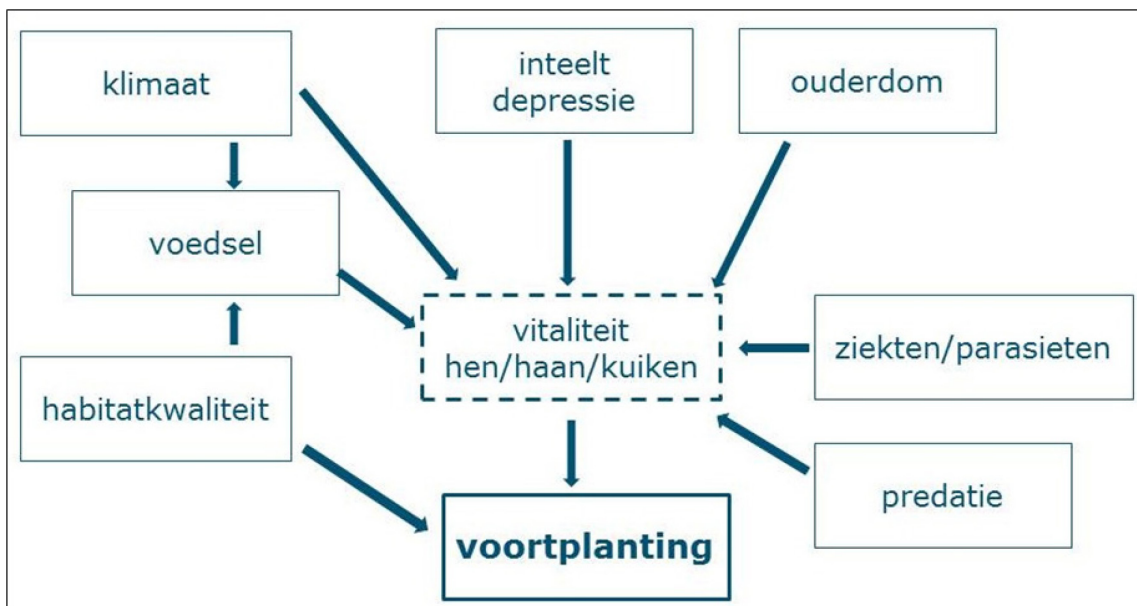


Figuur 5 Factoren die populatieomvang bepalen.

De Nederlandse populatie van korhoenders op de Sallandse heuvelrug is al geruime tijd geïsoleerd en klein van omvang (figuur 3). Aangezien korhoenders zelden verder dan tien0 km vliegen en de meest nabije populatie van betekenis zich op >200 km bevindt, is immigratie geen factor van betekenis. Immigratie is op dit moment alleen mogelijk via het bijplaatsen van individuen. De rol van emigratie is onduidelijk; het is niet bekend hoeveel individuen uit de populatie wegtrekken. Korhoenders kennen een natuurlijk inteelt-vermijdend gedrag waarbij hennen in hun eerste levensjaar wegtrekken uit het geboortegebied (Del Hoyo et al., 1994). Voor de Sallandse heuvelrug zou dit betekenen dat deze hennen in het ongeschikte agrarische buitengebied terecht komen, of in het beste geval in een omliggend heide of hoogveen gebied. Beide typen habitat herbergen geen korhoenders, waardoor de mogelijkheid tot voortplanting nihil is, en waarschijnlijk is alleen in het omliggende heide- en hoogveengebieden voldoende dekking en voedsel. Het is dan ook waarschijnlijk dat jonge hennen of niet meer wegtrekken, of snel terugkeren. Als dit niet het geval zou zijn, zou de populatie mogelijk al eerder uitgestorven zijn.

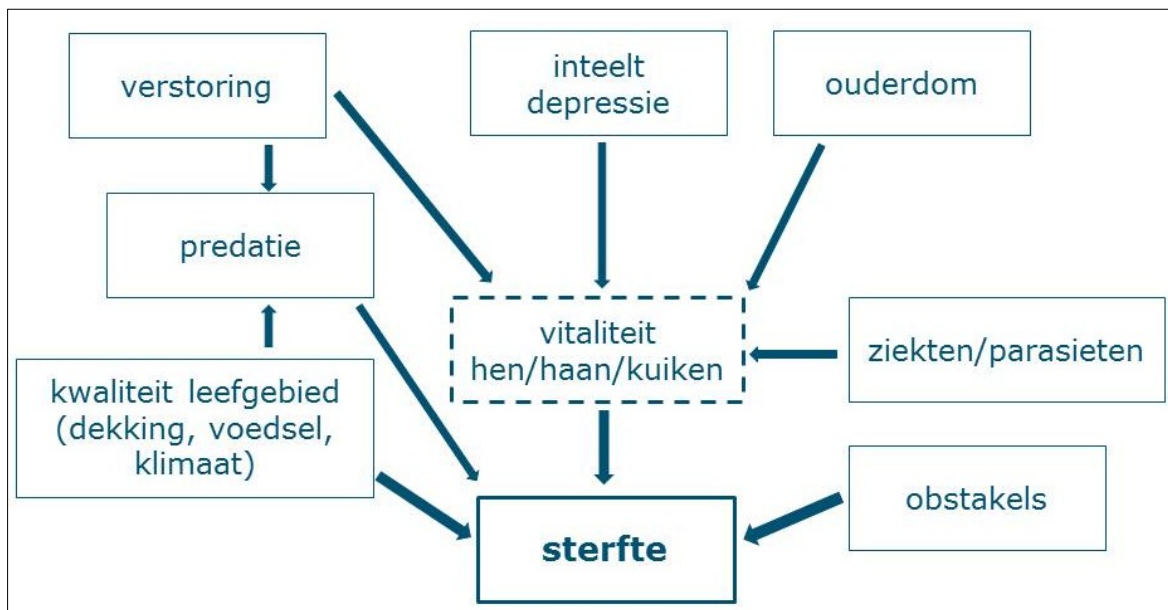
De belangrijkste factoren van invloed op het populatieaantal zijn voortplanting en sterfte. Beide zijn complex en van vele factoren afhankelijk. De huidige geringe populatieomvang is het gevolg van een toegenomen sterfte onder volwassen dieren in samenhang met het uitblijven van succesvolle voortplanting in de laatste vier jaren (Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding). In figuur 6 en 7 zijn deze factoren schematisch uitgewerkt om de samenhang en complexiteit te illustreren.

Voortplanting (figuur 6) is afhankelijk van de mate waarin habitat van hoge kwaliteit aanwezig is; habitat dat geschikt is als balts-, broed- en foerageergebied. Een goed gevoede en zware hen kan meer eieren van goede kwaliteit produceren (Del Hoyo et al., 1994). Daarnaast is de kuikenoverleving sterk afhankelijk van een hoge voedselbeschikbaarheid in de juiste periode (Del Hoyo et al., 1994). Voedsel(beschikbaarheid) is dus van belang voor de voortplanting. Voedselbeschikbaarheid is weer gerelateerd aan het habitat, maar ook aan de weersomstandigheden (klimaat). Als gevolg van inteeltdepressie zouden minder eieren uit kunnen komen en zijn de kuikens en volwassen korhoenders mogelijk minder vitaal en ook minder goed in staat zich aan te passen aan veranderende omstandigheden. In een vergrijzende populatie kan ouderdom leiden tot een lager voortplantingssucces en een hogere sterftkans. Ziektes kunnen ook een rol spelen en de effecten van ziektes kunnen toenemen als individuen al in een slechte conditie zijn, bijvoorbeeld door matige voedselbeschikbaarheid, slecht weer, inteeltdepressie of ouderdom. Ook predatie kan toenemen als dieren minder weerbaar worden of wanneer het gebied onvoldoende dekking biedt.



Figuur 6 Factoren die van invloed zijn op de voortplanting. De pijlen zijn indicatief. Relaties tussen de verschillende factoren zijn niet allemaal weergegeven om de figuur leesbaar te houden.

Net als bij voortplanting zijn bij sterfte vele factoren van belang. Deze factoren zijn veelal dezelfde als die voortplantingssucces kunnen beïnvloeden (figuur 7). Sterfte in korhoenpopulaties is hoog; de jaarlijkse mortaliteit varieert van 28% (Warren en Baines, 2002) tot 49% (adulte hennen; Picozzi, 1986). Een leefgebied dat onvoldoende voedsel biedt, kan direct tot sterfte leiden. Indirect kan een ongeschikt leefgebied de kans op predatie beïnvloeden als het onvoldoende dekking biedt of de foerageertijd onevenredig groot is. Verstoring door bijvoorbeeld recreatie kan de vitaliteit negatief beïnvloeden doordat de dieren minder tijd hebben om te foerageren of zelfs meer voedsel nodig hebben om te compenseren voor de extra energiekosten van het vluchten. Daarnaast kan verstoring resulteren in vluchtgedrag wat vervolgens kan leiden tot een verhoogde kans om gepeperd te worden. Inteeltdepressie kan de levensvatbaarheid van dieren negatief beïnvloeden. In een vergrijzende populatie zal ouderdom leiden tot verhoogde kans op sterfte. Ten slotte speelt ziekte, en daarnaast het aantal obstakels als rasters en autobewegingen die in het leefgebied aanwezig zijn een rol in de sterfte kansen.



Figuur 7 Factoren die van invloed zijn op de sterfte. De pijlen zijn indicatief. Relaties tussen de verschillende factoren zijn niet allemaal weergegeven om de figuur leesbaar te houden.

Kortom er zijn vele factoren die een rol spelen bij de sterfte en voorplanting en veel van deze factoren zijn aan elkaar gerelateerd. In de volgende paragrafen zijn deze factoren nader uitgewerkt.

3.2 Oorzaken achteruitgang

De belangrijkste bedreigingen voor het korhoen in het Europese verspreidingsgebied vormen afname en versnippering van het habitat, afname van de kwaliteit van het habitat, kleine populatieomvang, predatie, menselijke verstoring, overbejaging, klimaatverandering en obstakels zoals rasters en wegen (Storch, 2007). Voor de Nederlandse populatie zijn niet alle factoren in gelijke mate van belang. De belangrijkste voor Nederland relevante factoren worden in de volgende paragrafen behandeld en ook zo goed mogelijk met elkaar geïntegreerd, aangezien ze elkaar veelal versterken.

3.3 Habitat en voedselsituatie

Lange-termijn veranderingen van habitatgrootte, -kwaliteit en -fragmentatie zijn de belangrijkste redenen van de achteruitgang van het korhoen in het hele verspreidingsgebied, waarbij vooral de intensivering van de landbouw een belangrijke reden is geweest voor de achteruitgang in Centraal- en West-Europa (Ludwig et al., 2009). Ook drooglegging en verlies van venen, overbegrazing, fertilisatie, vergrassing en verbossing van heiden en schapenweiden hebben aan de achteruitgang bijgedragen (Baines, 1994, 1996; Baines et al., 2002; Calladine et al., 2002; Pearce-Higgins et al., 2007; Ludwig et al., 2008). In Nederland is het areaal aan heide en hoogveen, het belangrijkste leefgebied van korhoenders in Nederland, sterk achteruit gegaan en ook erg versnipperd geraakt (zie ook figuur 1; Jansman et al., 2004). Zoals elders in het verspreidingsgebied, was op de Sallandse heuvelrug sprake van be- en verbossing van de heide, (over)begrazing met schapen op de hei, verdroging en een toenemende intensivering van de agrarische bedrijfsvoering in het omliggende gebied. Habitatverandering en -verlies leiden tot een scala aan problemen voor korhoenders, waarbij verlies van hoogkwalitatief foerageergebied, dekking en baltsplaatsen allemaal een rol spelen. De effecten van kwalitatieve achteruitgang en isolatie van broed- en foerageerhabitat door het verdwijnen van kleinschalige akkerbouwsystemen kunnen mogelijk versterkt zijn door andere factoren, zoals een toegenomen predatiedruk (Niewold, 1990).

Een afname van de voedselkwaliteit en -kwantiteit kan negatieve gevolgen hebben voor overleving van adulte vogels en kuikens. De belangrijkste voedselbron voor het korhoen zijn dwergstruiken. Vooral de knoppen, bloeiwijze, stengels en vruchten van de struikheide zijn belangrijk voedsel, maar blauwe bosbes, lijsterbes, en grassen worden ook veel gegeten (Niewold, 1993; Baines, 1994). Het veelvuldig eten en kunnen verteren van naalden van o.a. dennen en sparren is een typische eigenschap van korhoenders om de winterse perioden in koude streken te kunnen doorstaan.

Kuikens zijn gedurende hun eerste levensfase vooral aangewezen op dierlijk voedsel, zoals rupsen, bladwesplarven en heidekevers. De overleving van kuikens hangt samen met de beschikbaarheid van geschikte insecten tijdens de eerste twee weken (Niewold, 1996; Baines, 1996).

Kunstmatig bijvoeren van korhoenders in de winter had geen positief effect op populatie-ontwikkeling in Finland (Marjakangas and Puhto, 1999). Daarnaast werd er geen significant verschil in lichaamsgewicht en overleving gevonden tussen vogels op plekken waar wel en niet werd bijgevoerd in Zweden (Willebrand, 1988). Deze studies suggereren dat korhoenders niet gelimiteerd worden door voedsel in de winter, maar dat vooral een afname van insecten in de zomer (het voedsel voor kuikens), een effect kan hebben op lange-termijn populatietrends (Baines, 1996). Volgens P. ten Den zijn er voor de Sallandse Heuvelrug geen aanwijzingen gevonden dat voedsel-limitatie voor volwassen vogels een rol speelt bij de recente populatie-ontwikkeling. Door een toename van de dichtheid van Vossenbes lijkt de voedselsituatie voor de volgroeide dieren er de laatste decennia in ieder geval niet slechter op te zijn geworden (persoonlijke mededeling P. ten Den).

Het ontbreken van waarnemingen van eerstejaars hanen op de Sallandse Heuvelrug na 2009 wijst erop dat de mogelijk al lage kuikenoverleving de afgelopen jaren nog verder gereduceerd is (Ten Den en Niewold, 2013). Deze recente afname in kuikenoverleving lijkt veroorzaakt door een gebrek aan voedsel tijdens de kuikenfase, zoals een lage biomassa rupsen en overige insecten op de heide (Vogels, 2013), maar mogelijk ook door andere factoren (of in combinatie) als weer en inteeltdepressie. In dit kader is onderzoek gedaan naar de doodsoorzaak van vijf korhoenkuikens die in juni 2013 op de hei werden gevonden (Kuiken, 2013). Dit onderzoek vond aanwijzingen voor vermagering, namelijk afwezigheid van vet bij het hart en weinig tot matige ontwikkeling van de borstspieren bij alle kuikens. Macroscopische aanwijzingen voor verhongering waren het volledig of grotendeels afwezig zijn van voedselresten in het maagdarmkanaal bij alle kuikens en afwezigheid van een dooierzakrest bij vier van de vijf kuikens. Daarnaast waren er aanwijzingen voor een ernstige tekeninfectie bij de meerderheid. Tot slot waren er aanwijzingen die passen bij bloedarmoede, namelijk bleke bespiering en een bleke lever bij alle kuikens. Op grond van de resultaten van pathologisch onderzoek is de vermoedelijke doodsoorzaak verhongering door een kwantitatief en/of kwalitatief gebrek aan voedsel, een ernstige tekeninfectie, of een combinatie van beide oorzaken. Deze bevindingen waren consistent met bevindingen in 2011 en 2012 (sectie op negen dode kuikens), wat erop lijkt te duiden dat er de afgelopen jaren sprake is van een intrinsieke factor of omgevingsfactor die de kuikenoverleving consistent negatief beïnvloedt via een gereduceerde voedselopname. Dit kan mede veroorzaakt of versterkt zijn door factoren als ongunstig klimaat, slechte vitaliteit van de kuikens door inteeltdepressie en/of verstoring. Predatie lijkt geen wezenlijke rol te spelen bij de huidige lage kuikenoverleving (Ten Den en Niewold, 2013).

Om inzicht te krijgen in de factoren die voedselbeschikbaarheid op de heide bepalen, is de relatie tussen biomassa van ongewervelde fauna en bodem- en plantkwaliteit onderzocht door Stichting Bargerveen (Vogels, 2013). Vogels suggereert dat de (heide)planten in Nederlandse heidegebieden te maken hebben met een toenemende fosfaat (P) limitatie doordat, waarschijnlijk als gevolg van verzuring, de beschikbaarheid van fosfaat is afgenomen. Tegelijkertijd zou door de toegenomen atmosferische depositie de beschikbaarheid van stikstof (N) zijn toegenomen. Ook op de Sallandse Heuvelrug is toegenomen van 5-10 kg/ha/jaar in 1900 tot 40 kg/ha/jaar in 2000 (Heringa, 2001) en is dus sterk verhoogd. Dit heeft mogelijk geleid tot een toename van de N:P ratio in struikheide. Omdat veel herbivore insecten hun voedselinname afstemmen op de hoeveelheid geconsumeerd stikstof in hun voedsel, leidt een toenemende N-concentratie in planten tot een limitatie van voedselkwaliteit, -opname en biomassa insecten. Vogels (2013) vond dat de biomassa rupsen (belangrijk voedsel voor kuikens) en 'restfauna' (overige insecten) erg laag was op de centrale heide. Bovendien bleek de dichtheid van insecten negatief gerelateerd aan de N:P ratio van de vegetatie, waarbij de dichtheid bij

lage N-gehalten hoger was dan bij hoge N-gehalten. De gemiddelde voedselbeschikbaarheid voor kuikens op de hei zou dus achteruit kunnen zijn gegaan als gevolg van verzuring en N-depositie. De buffercapaciteit van een bodem kan bij toenemende verzuring een omslagpunt bereiken waardoor het systeem kan omslaan. Dit zou een versnelde achteruitgang van de vegetatie- en bijbehorende insectendiversiteit tot gevolg kunnen hebben gehad (H. Siepel, persoonlijke mededeling). Op dit moment is echter nog onduidelijk of een dergelijke omslag heeft plaatsgevonden en hoe dit heeft bijgedragen aan de sterke daling van de kuikenoverleving in het laatste decennium.

Uit het onderzoek van Vogels komt naar naar voren dat het successiestadium van de heide (dat wil zeggen de leeftijd) van grote invloed kan zijn op de insectendichtheid en vooral op de voor korhoenkuikens belangrijke herbivore insecten. Heide in de opbouwfase had een hoger dan gemiddelde insectendichtheid dan heide in andere fasen en vooral heide in de pionier- en degeneratiefase. Resultaten van bemonsteringen in 2013 op de Sallandse Heuvelrug bevestigen dit beeld eveneens (Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding). Vooral voor korhoenkuikens belangrijke, in de vegetatie levende herbivore ongewervelden, als rupsen en snuitkevers behalen hun hoogste biomassa in heide in de opbouwfase (Gimingham, 1985; Haysom en Coulson, 1998). Het beperkte verjongingsbeheer van de afgelopen decennia op de Sallandse Heuvelrug, resulterende in een heide die merendeels in de degeneratiefase verkeert en waarin bovendien het aandeel Vossenbes is toegenomen, heeft mogelijk ook een groot negatief effect gehad op de voedselkwaliteit van de heide voor kuikens.

Naast andere vormen van heidebeheer kan de voedselbeschikbaarheid voor kuikens ook beïnvloed worden door de begrazingsdruk. Op de Sallandse Heuvelrug is de schapenbegrazing beëindigd in de jaren tachtig. Recent worden op zeer beperkte schaal weer schapen en andere grazers ingezet. Intensieve begrazing door schapen kan leiden tot een afname van belangrijke voedselbronnen voor kuikens en daarmee hun overleving (Baines, 1994, 1996; Calladine et al., 2002; Ludwig et al., 2010). Aan de andere kant kan te weinig begrazing nadelige effecten hebben als de vegetatie te dicht wordt (Calladine et al., 2002); korte perioden met hoge begrazingsdruk zijn hierom waarschijnlijk optimaal (Warren et al., 2003). Het effect van zowel de beëindiging als hervatting op de kwaliteit van de heide van de Sallandse Heuvelrug is vooralsnog onbekend.

Samenvattend kan gesteld worden dat de lange-termijn populatieafname van het korhoen in Nederland en de Sallandse Heuvelrug voor een zeer belangrijk deel het gevolg is van verlies van habitatomvang, -kwaliteit en -fragmentatie. Op de Sallandse Heuvelrug heeft een geleidelijk verminderde voedselkwaliteit van de heide mogelijk bijgedragen aan een lagere kuikenoverleving vanaf ca. 2000, waarbij een combinatie van factoren als verzuring, stikstofdepositie, en verandering van beheer of begrazingsdruk allemaal een rol kunnen hebben gespeeld. Het relatieve belang van deze factoren, die deels te beïnvloeden zijn door beheermaatregelen op de korte termijn, voor overleving van kuikens en daarmee de populatie-ontwikkeling, zijn onbekend. Het is verder ook nog onduidelijk hoe korhoenders, vooral hennen met kuikens, kunnen compenseren voor de afname van voedselkwaliteit door de selectie van voedselrijke plekken. Ook is niet duidelijk hoe zulk gedrag mogelijk bijdraagt aan energiekosten en daardoor overlevingskansen voor kuikens en hennen (Del Hoyo et al., 1994). Het ligt niet voor de hand dat de verandering van nutriëntenratio's c.q. voedselkwaliteit, die waarschijnlijk geleidelijk heeft plaatsgevonden (periode van decennia), de enige reden is geweest voor de recent (na 2008) zeer sterk gedaalde kuikenoverleving (periode van enkele jaren). Aannemelijk is dat ook factoren als weer, inteelt-depressie en risico's van te kleine populaties daarbij een rol hebben gespeeld.

3.4 Klimaat

Klimaatverandering kan de populatiedynamica, distributie en broedfenologie van vogels beïnvloeden (Parmesan en Yohe, 2003; Saether et al., 2004). Een veranderd klimaat kan leiden tot hogere kuikensterfte bij korhoenders, door hypothermie, gebrek aan voedsel, een hogere tekenlast, of een combinatie van deze factoren. Lange-termijn gegevens van korhoenders in Finland wijzen bijvoorbeeld op zowel een vroegere leg- als uitkomstdatum van de eieren als gevolg van hogere temperaturen in april (Ludwig et al., 2006). Echter, door variatie in patronen van klimaatverandering zijn de ideale

uitkomstcondities in de vroege zomer niet vervroegd, en ook de broedduur is hetzelfde gebleven, waardoor kuikens na uitkomst lagere temperaturen ervaren. Dit leidde tot een hogere mortaliteit, lager broedsucces en een afnemende korhoenpopulatie. De hogere kuikensterfte bij koudere omstandigheden tijdens de kuikenfase kan veroorzaakt worden door een combinatie van hypothermie, ondervoeding en mogelijk ook predatie (Erikstad en Andersen, 1983; Ludwig et al., 2006, 2010), waarbij grotere energiebehoeften en beweeglijkheid van kuikens gepaard gaan met een lagere beschikbaarheid van insecten en voedselname. Hoge kuikensterfte door lage temperaturen komt vaak voor bij ruigpoothoenders. Auerhoenkuikens zoeken bijvoorbeeld al na 5 minuten bij 12 °C al naar een warmtebron. Als deze warmtebron niet gevonden wordt binnen 45 minuten kan dit tot sterfte leiden (Del Hoyo et al., 1994). Dit geeft aan dat ook de interactie tussen verslechterde klimaat- en voedselcondities bij kan dragen aan hoge kuikenmortaliteit, wanneer hoge mobiliteit bij hennen met kuikens door voedselgebrek leidt tot snelle onderkoeling van kuikens.

Er zijn geen aanwijzingen dat de gemiddelde legdatum in Nederland vervroegd is (tabel 1), maar het valt niet uit te sluiten dat de hoge kuikensterfte op de Sallandse Heuvelrug (mede) een gevolg is van gebrek aan insecten en hypothermie door verslechterde weersomstandigheden in de kuikenperiode. De kuikensterfte in 2013 was mogelijk gerelateerd aan deze combinatie, in 2011 en 2012 vond de massale kuikensterfte echter plaats onder relatief goede weeromstandigheden. Aan de relatie tussen klimaatcondities en kuikenoverleving is op de Sallandse heuvelrug echter geen onderzoek gedaan. Het lage gewicht van de dode korhoenkuikens op de Sallandse heuvelrug in 2011-2012, in vergelijking met gekweekte korhoenkuikens, wijst in ieder geval op een sterke mate van ondervoeding (Ten Den en Niewold, 2013). Het veranderende klimaat in Nederland, met hogere regenval in het voorjaar en meer dagen met zware regenval (KNMI, 2011), zou van invloed kunnen zijn geweest bij kuikensterfte en de achteruitgang van de populatie. Daarnaast kunnen hogere temperaturen tijdens de zomer leiden tot verandering in de kwaliteit van belangrijke voedselplanten (bijvoorbeeld blauwe bosbes) voor insecten, waardoor de voedselbeschikbaarheid voor kuikens en daarmee hun overleving negatief beïnvloed worden (Selås et al., 2011). Een dergelijk effect zou ook het verminderd gebruik van de bosbesrijke gebieden op de heide sinds de jaren '80 kunnen verklaren. Voor vier van zes onderzochte Centraal- en West Europese korhoenpopulaties, waaronder de Sallandse Heuvelrug, werden op basis van regressie modellen significant negatieve relaties gevonden tussen het aantal hanen op baltsplaatsen tussen 1967 en 1999 en regenval tijdens de voorafgaande broed- en uitkomstfase. Daarnaast werd een positieve relatie tussen aantal het hanen en hoge temperaturen rond de uitkomstperiode gevonden (Loneux, 2000). Lokale fluctuaties in regenval en temperatuur verklaarden voor een deel de populatiefluctuaties tussen 1967 en 2003 in de Belgische Hoge Venen (Loneux et al., 2003). Echter, de sterkte van de relatie is sinds 1999 afgenomen, dat volgens de auteurs te verklaren was door de rol van andere factoren, zoals predatie, verstoring, en verlies van habitatkwaliteit. Milde winters kunnen van invloed zijn op de overleving van dieren en dus indirect op bijvoorbeeld prooidieren en parasieten van korhoenders. Zachtere winters zonder sneeuw zouden bijvoorbeeld de energiekosten en kwetsbaarheid voor predatoren verhogen in noordelijke streken (Marjakangas, 1990; Spidsø et al., 1997), omdat korhoenders voor thermoregulatie en ter bescherming tegen predatoren regelmatig gebruik maken van roestplekken in de sneeuw. Vanwege de geringe sneeuwval in Nederland is het onduidelijk in hoeverre korhoenders dit in Nederland ook doen.

Behalve veranderingen in de voedselbeschikbaarheid kunnen veranderende klimaatomstandigheden ook andere gevolgen hebben, zoals een verhoogde tekenlast (zie sectie 3.6). De aantallen teken in heidegebieden kunnen toenemen met een toename van de gemiddelde temperatuur (Gilbert, 2010), waardoor zowel de activiteit als de ontwikkeling van teken positief worden beïnvloed (Randolph, 2004). Hoewel de tekenlast bij Sallandse korhoenkuikens de afgelopen jaren hoog was (Kuikens, 2013), zijn er geen duidelijke aanwijzingen voor een toename van de ernst van de tekeninfectie de afgelopen decennia. Ook in de jaren tachtig van de vorige eeuw werden, ten tijde van een hoge kuikenoverleving, diverse teken gevonden op jonge korhoenkuikens (persoonlijke mededeling P. ten Den; F. Niewold). Helaas is dit niet gekwantificeerd zodat het onduidelijk is in hoeverre de belasting is toegenomen.

Samenvattend: de patronen van klimaatsverandering en de gevolgen daarvan op de voedselsituatie voor kuikens zijn onvoldoende bekend en zeker niet eenduidig. Onduidelijk is daardoor in hoeverre het heeft bijgedragen aan de afname van het aantal korhoenders op de Sallandse heuvelrug.

3.5 Predatie

Predatie is een natuurlijk proces dat zelden dramatische gevolgen heeft voor vitale populaties. Het kan de populatiedynamica van korhoenders op twee manieren beïnvloeden: door het verlagen van reproductief succes door predatie van jongen en verhoogde mortaliteit van adulten door predatie vóór het broedseizoen (Newton 1993). Verschillen in predatiedruk tussen jaren kunnen leiden tot veranderingen in voortplantingssucces die van invloed kunnen zijn op korte-termijn (jaarlijkse) populatie-fluctuaties bij korhoenders (Lindström et al., 1997; Marcström et al., 1988, Kurki et al., 1997). Lange-termijn populatie-afnames worden echter veelal bepaald door externe processen (habitatdegradatie, klimaatverandering), terwijl predatiedruk meestal van minder groot belang is (Baines, 1996; Kauhala et al., 2000; Ludwig et al., 2010). Het relatieve belang van predatiedruk kan toenemen door habitatveranderingen die gevoeligheid voor predatie kan vergroten (Storaas et al., 1999; Thirgood et al., 2002), of door een numerieke toename van predatoren in gefragmenteerde of verstoorde habitats; bijvoorbeeld als habitatfragmenten omgeven worden door een landschap van hoogproductief akkerland dat veel prooidieren herbergt (Kurki et al., 1998, 2000; Summers et al., 2004; Wegge en Rolstad, 2011). Predatoren kunnen de populatiedynamica van het korhoen ook beïnvloeden door niet-lethale effecten, waarbij er sprake is van gedrag dat predatierisico verlaagt, bijvoorbeeld omdat korhoenders gebieden waar een hoog predatierisico is vermijden (Cresswell, 2008). Deze niet-lethale effecten zijn vaak net zo groot of groter dan lethale effecten op gedrag, conditie, dichtheid en distributie van prooien (Cresswell, 2008). Zowel een toename van de lethale als niet-lethale effecten van predatie hebben mogelijk een rol gespeeld bij de afname van de korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug.

De belangrijkste predator van adulte korhoenders op de Sallandse Heuvelrug lijkt op dit moment de havik, hoewel de relatieve impact van havik en kraai-, vossen-, buizerd- en marterpopulatie (steen- en boommarter, wezel, bunzing) niet gekwantificeerd is. De veronderstelling dat havikpredatie belangrijk is berust op een tiental prooirestfondsten (Ten Den et al., 2010; Ten Den en Niewold, 2013) en daarbij waargenomen kenmerken van havikpredatie (ingehakt borstbeen, verslepen van prooi, poepstreep achter plukplek). Daarnaast zijn er visuele waarnemingen van in het korhoenkerngebied aanwezige en op korhoenders jagende haviken. Hoewel niet bekend is welk percentage korhoenders ten prooi is gevallen aan haviken, hebben studies in Noord-Europa aangetoond dat predatie door haviken een significante bijdrage kan leveren aan de sterfte onder adulte korhoenders (Valkama et al., 2005). In Zweden en Finland werden bijvoorbeeld 14-25% van de adulte korhoenhennen en 9-14% van de adulte hanen weggevangen door haviken tijdens het broedseizoen (Widen et al., 1987; Tornberg, 2001). Het op jaarbasis door haviken gevangen percentage korhoenders liep uiteen van 29-46%, een hoog percentage dat in één geval bijdroeg aan versterking van populatiefluctuaties bij korhoenders (Tornberg, 2001). De Havik was ook de belangrijkste predator van adulte korhoenders in Noorwegen, verantwoordelijk voor een mortaliteit van 50% binnen een jaar (n = 18 korhoenders; Spidsø et al., 1997). Ondanks het belang van korhoen en andere ruigpoothoenders in het dieet van vooral Noord-Europese haviken, bestaan er maar een paar studies die een limiterend effect van roofvogelpredatie op populatieaantallen van ruigpoothoenders aantonen (Valkama et al., 2005). De geografische beperking van de meeste studies tot Noord Europa suggereren bovendien dat extrapolatie naar complexere systemen in Centraal Europa niet vanzelfsprekend is, zeker omdat haviken in centraal Europa een divers dieet hebben, waarbij vooral duiven belangrijker zijn dan hoenders (Valkama et al., 2005).

Een toegenomen predatiedruk zou bijgedragen kunnen hebben aan negatieve populatie-ontwikkeling van het Sallands korhoen sinds de jaren '70. De mortaliteit van volwassen hanen lag eind jaren '70 en begin jaren '80 rond de 7-20% van de populatie (incidentele uitschieters tot 60%) en fluctueerde daarna rond de 30-40% en dit suggereert dat predatiedruk is toegenomen. Echter, een bijdrage van andere factoren (veranderingen in voedselopname, parasietenlast, en/of klimaatsverandering) kan hier niet worden uitgesloten. Het gewijzigde terreingebruik van volwassen korhoenders, voornamelijk het vermijden van voedselrijke bossen en bosranden die begin jaren '80 nog wel geëxploiteerd werden (Niewold, ongepubliceerd; Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding lijkt te wijzen op verhoogde predatiedruk door de havik die vooral in die gebieden jaagt (Kenward, 2006). Echter, veranderingen in terreingebruik kunnen ook gerelateerd zijn aan predatiedruk van marters en vossen aan de randen, of wijzigingen in de ruimtelijke distributie en kwaliteit van voedselbronnen. Het herstel van de havikstand

sinds de jaren '70 trad op nadat de afname van de korhoenachteruitgang was ingezet en dit suggereert dat de toename van de havik niet de reden van de afname van het korhoen is geweest. De broeddichtheid van haviken op de Sallandse Heuvelrug is bovendien sinds 1992 stabiel (Van Manen, 2008), terwijl het aantal korhanen juist in het midden van de jaren '90 op zijn hoogtepunt was en vanaf 1999 sterk afnam. Door een sterke afname van het prooiaanbod voor haviken op de heide (houtduif, konijn, zwarte kraai, fazant, wulp), zou gedurende deze periode wel het relatieve belang van korhoen als havikprooi kunnen zijn toegenomen (Alternatieve Prooidier Hypothese'; Lack, 1954), maar dat is door het ontbreken van langjarige dieetgegevens van haviken in Salland niet te bepalen. Het meest overtuigende indirecte bewijs van een gebrek van een significante impact van havikpredatie op de ontwikkeling van de korhoenpopulatie tussen de jaren '70 en '90 is het feit dat gedurende deze periode zowel de havik- als de korhoenpopulatie een positieve trend lieten zien. Concluderend lijkt het dus niet erg waarschijnlijk dat haviken een grote rol hebben gespeeld bij de populatieontwikkeling van het korhoen op de Sallandse Heuvelrug in de jaren '70 tot eind jaren '90.

Het valt echter niet uit te sluiten dat haviken een negatief effect hebben gehad op de populatieontwikkeling van het korhoen op de Sallandse Heuvelrug vanaf eind jaren '90, omdat de predatiedruk vaak relatief hoog is voor kleine en gefragmenteerde populaties (Kurki et al., 2000; Tornberg, 2001), dit kan een populatie-limiterend effect hebben (Thirgood et al., 2000). Het bijplaatsen van korhoenders is een mogelijke remedie om de verliezen van adulte vogels door predatie op te vangen. De kans bestaat echter dat de relatieve mortaliteit door havikpredatie verder zal toenemen met het uitzetten van korhoenders, omdat bekend is dat haviken kunnen omschakelen naar een specifieke prooi soort als die prooi soort in aantal toeneemt, zeker als eerder sprake was van lage dichtheden van de prooi (Kenward, 2006). De dichtheidsafhankelijke sterfte onder hanen, dus het positieve verband tussen het aantal hanen in het voorjaar en het verlies onder hanen in het aansluitende jaar (Niewold et al., 2003), zou ook op een dergelijke dichtheidsafhankelijke predatiedruk kunnen wijzen. Het voortplantingssucces en het aantal niet-territoriale haviken (surplus of 'floaters') in het gebied kan ook toenemen met een toenemend prooiaanbod, en daarmee de predatiedruk, wat kan bijdragen aan versnelde extinctie (Kenward, 2006). Net uitgezette korhoenders zijn mogelijk kwetsbaarder voor predatie door gebrek aan terreinkennis (Rödl et al., 2007). De gevonden plukresten en de hogere sterfte onder de bijgeplaatste korhoenders in 2012-2013 in vergelijking met de sterfte onder autochtone korhoenders, lijken inderdaad te wijzen op hoge predatiedruk door haviken.

De afgelopen jaren zijn havik, vos en zwarte kraai (de laatste twee stelselmatig) weggevangen of geschoten op de Sallandse Heuvelrug met als doel de predatiedruk te verminderen. Tot ca. 2007 werden jaarlijks enkele tientallen zwarte kraaien en 50 tot 60 vossen geschoten op de Heuvelrug, waaronder ook individuen met holen binnen het leefgebied van het korhoen (Ten Den et al., 2007; 2010). Dit afschot is vanaf 2008 lager door een ander manier van bestrijding, die is gericht op een lager aantal vossen tijdens het broedseizoen en niet op maximalisatie van het afschot (Ten Den, 2007; Mulder, 2011). In de afgelopen vijf jaar is twee maal een havik weggevangen en verplaatst die verantwoordelijk werd gehouden voor de dood van drie hanen en een hen (Bijlsma en Jansen, 2010). Er bestaan geen metingen aan de effectiviteit van de predatorbestrijding op de Sallandse Heuvelrug, hoewel wel een zeer lage mate van nestpredatie is geconstateerd na het inzetten van de meer effectieve vorm van vossenbestrijding (Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding). Wel zijn er aanwijzingen uit andere landen dat predatorcontrole lang niet altijd effectief is. In Denemarken bijvoorbeeld verdween het korhoen in 2000, na 18 jaar beheer en predatorcontrole (Holst-Jørgensen, 2000). De toename van kleinere predatoren met het wegvallen van een 'toppredator' is sinds eind jaren '80 op grote schaal aangetoond, net als de significante nadelige gevolgen op lagere trofische niveaus ('mesopredator-release hypothese'; Crooks en Soulé, 1999). Een toename van mesopredatoren door afname van vossen is een voor de Sallandse Heuvelrug onvoldoende bekend risico van vossenbeheer, vooral omdat kleinere carnivoren zowel direct als indirect sterk kunnen bijdragen aan predatiedruk voor korhoen (Tornberg et al., 2011). De afschot van territoriale kraaien zou bovendien bij kunnen dragen aan de geconstateerde toename van niet-territoriale kraaien (P. ten Den, persoonlijke mededeling). Ook is het nog maar de vraag of effectief ingegrepen kan worden in de eventuele niet-lethale effecten van predatie, zoals beperking van ruimtelijk foerageergedrag of gunstige nestplaatsen, omdat zelfs na predatorverwijdering de perceptie van een hoog predatierisico kan blijven bestaan (Cresswell, 2008).

Een aantal studies wijzen uit dat wegvangen van haviken in ieder geval weinig tot geen effect heeft om de volgende redenen:

- de kans is aanwezig dat een toename in de juveniele mortaliteit door toedoen van een andere predator (marter, buizerd, kraai) compenseert voor verlaagde adulte mortaliteit (Crooks en Soulé, 1999). Een daling van havik-aantallen zou bijvoorbeeld de nestpredatie door kraaien kunnen doen stijgen (Summers et al., 2004), aangezien een belangrijk deel van het dieet van Nederlandse haviken bestaat uit kraaien (Bijlsma, 1993).
- 30% van een havikpopulatie in de winter kan bestaan uit floaters, die normaal gesproken snel de opengevallen plek van weggevangen vogels innemen (Kenward, 2006).
- adulte haviken zijn zeer plaats trouw en keren in veel gevallen na verplaatsen van tientallen km terug naar hun territoria (Kenward, 2006), waarbij de terugkeer van 17% (n = 18; Schmidt-Koenig, 1982) tot 100% (n = 4; Kenward, 2006) van weggevangen adulten over afstanden van 30-170 km vastgesteld zijn.

Dat wegvangen van haviken weinig zinvol is blijkt uit een studie in twee hoogveengebieden in Sleeswijk-Holstein, waar in de jaren '80 tot 1993 meer dan 700 haviken werden gedood of bij valkeniers ondergebracht, en tegelijkertijd circa 430 korhoenders werden uitgezet. De havikstand bereikte hier zijn hoogtepunt in 1993, na jarenlang wegvangen, en nam pas af na 1993 toen met wegvangen was gestopt omdat het korhoen was uitgestorven (Busche en Looft, 2003).

Samenvattend kan gesteld worden dat kwantitatieve gegevens en daarop gebaseerde analyses die inzicht geven in de gevolgen van predatorcontrole voor de korhoenpopulatie op dit moment grotendeels ontbreken, zodat niet is vast te stellen wat het belang is (geweest) voor de populatie-ontwikkeling van het korhoen. Mogelijk heeft de havik-populatie in het gebied een negatief effect gehad op de populatie-ontwikkeling vanaf de eeuwwisseling, maar ook dit blijft speculatief door een gebrek aan kwantitatieve gegevens. Wel is duidelijk dat het korhoen sterk in aantal achteruit is gegaan in de periode dat afschot van vossen en kraaien relatief intensief was, dit suggereert dat het een onvoldoende adequaat middel is geweest om de populatieafname te keren.

3.6 Ziekten en parasieten

Parasieten gevonden bij korhoen zijn coccidia (protozoen), cestoden (lintwormen), nematoden (rondwormen), veermijten en teken. Prevalentie en de intensiteit van infectie kunnen sterk verschillen tussen geslachten, leeftijdsgroepen, jaren en seizoenen, o.a. door verschillen in dieet (Warren en Baines, 2002; Isomursu et al., 2006, 2008; Jankovska et al., 2012). Op de Sallandse Heuvelrug zijn teken en wormen vastgesteld bij de korhoenders en bij de doodgevonden kuikens in 2011-2013 was sprake van een grote tekenlast (Kuiken, 2013).

Parasieten kunnen direct of indirect (bij sub-lethale infecties) leiden tot verhoogde mortaliteit van ruigpoothoenders. Lichaamsgewicht, conditie, productiviteit en populatiegroei van ruigpoothoenders kunnen allemaal negatief beïnvloed worden door parasieten (Holmstad et al., 2005), hoewel andere studies aantonen dat negatieve effecten niet altijd zichtbaar zijn (Schei et al., 2005). Parasieten kunnen ook indirect de mortaliteit vergroten, door verhoogde kwetsbaarheid voor predatie (Hudson et al., 1992; Isomursu et al., 2008). Studies bij moerassneeuwhoenders vonden een negatieve relatie tussen broedsucces en de intensiteit van infectie door nematoden (Hudson et al., 1998) en populatietrends bij deze soort worden sterk bepaald door interacties tussen infectiegraad en dichtheidsafhankelijke gedragspatronen (Martinez-Padilla et al., 2013). Daarnaast kunnen klimaatcondities van invloed zijn op uitbraken van infectieuze ziekten en populatieprocessen op grote schaal. Cattadori et al. (2005) lieten bijvoorbeeld zien dat klimaatcondities gedurende mei en juni de ontwikkeling van moerassneeuwhoen populaties bepaalden op regionaal niveau, door de transmissie van de gastro-intestinale nematode *Trichostrongylus tenuis*.

Hoewel over infectie door nematoden niets bekend is (de onderzochte kuikens hadden geen wormen volgens de pathologische onderzoeken), zou de hoge tekenlast bij kuikens mogelijk een rol kunnen spelen bij hoge kuikenmortaliteit op de Sallandse Heuvelrug (Kuiken, 2013), vooral omdat teken de gevolgen van voedseltekort kunnen versterken. Hoge aantallen teken kunnen op zichzelf desastreuze

effecten hebben op kuikens (Duncan et al., 1978), onder andere door het veroorzaken van verlaagde immuniteit tegen ziekten, nutriënt-competitie met de gastheer en een verminderd zicht (door teken op de oogleden) en als gevolg daarvan lagere voedselopname. Daarnaast fungeren ze ook als vector voor een scala aan ziekteverwekkers die verhoogde mortaliteit kunnen veroorzaken (Reid et al., 1978). Schapen en andere herbivoren spelen een belangrijke rol bij de transmissie van virale ziekten via teken (Reid et al., 1978) en de bestrijding van teken door afschot en behandeling van herbivoren had een positief effect op aantallen bij het moerasneeuwhoen (Newborn en Baines, 2011; Porter et al., 2012). Vergrassing en een toename van vossenbes op de hei, waardoor muizenaantallen zijn toegenomen, zou ook een reden kunnen zijn voor hogere tekenaantallen sinds de jaren '80 (H. Siepel, persoonlijke communicatie). Daarnaast is gevonden dat de tekendichtheid op heidevelden in Schotland positief gerelateerd is aan temperatuur, ook als rekening gehouden werd met het sterke positieve effect van herten op tekenaantallen (Gilbert, 2010). Naast hogere aantallen grazers zou klimaatverandering dus ook een rol hebben kunnen spelen bij een verhoogde tekenlast en daarmee de blootstelling aan ziekteverwekkers bij kuikens (Kirby et al., 2004). Hoewel infectie door parasieten grote gevolgen zou kunnen hebben voor de kleine populatie korhoenders van de Sallandse Heuvelrug, is onbekend in hoeverre de parasietenlast veranderd is in de loop van de tijd en welke gevolgen dit heeft (gehad) voor het populatieverloop. Wel lijkt het erop dat de tekenlast in de jaren '80 ook hoog was (F. Niewold, persoonlijke communicatie), hoewel het destijds niet gekwantificeerd is. Van den Burg (2012) veronderstelt een infectieziekte bij de kuikens op de Sallandse Heuvelrug als mogelijk gevolg van besmetting van de eieren. Hij constateerde een sterke bacteriële infectie in langdurig bebroedde, niet-uitgekomen eieren en vond ook infecties in de dode kuikens. Deze infecties bij kuikens werden door andere pathogenen als secundair beschouwd. Deze hypothese is niet verder onderzocht.

Samenvattend: een eventuele toename van de parasietenlast c.q. tekenlast (door verandering van het klimaat en -begrazingbeheer) zou kunnen hebben bijgedragen aan het populatieverloop van het Sallands korhoen. Omdat kwantitatieve gegevens over de ontwikkeling in de tijd van de parasietenlast, en de invloed daarvan op overleving en voortplanting van het korhoen ontbreken, is hier geen eenduidige uitspraak over te doen.

3.7 Verstoring, barrières en obstakels

Het aantal recreanten op de Sallandse Heuvelrug is de laatste jaren toegenomen tot ruim 1 miljoen per jaar (Heringa, 2001). Dit heeft mogelijk geleid tot een aanzienlijke stijging van de verstoring in het gebied, ondanks het afsluiten van paden en wegen in de balts- en broedperiode. Naast de toegenomen aantallen recreanten lijkt het type recreatie op de heide, zoals mountainbiken, en (korhoen)fotografie, ook tot grotere verstoring te kunnen leiden dan voorheen het geval was. Er is de laatste jaren sprake van een groei van het aantal vogelfotografen en eventuele verstoring op en rond de baltsplaats heeft mogelijk nadelige effecten op voortplanting. Buiten de baltsplaatsen en -tijden, zou verstoring door recreanten een negatieve effect kunnen hebben op de totale hoeveelheid beschikbaar foerageergebied en zodoende kunnen bijdragen aan een vermindering van de voedselbeschikbaarheid. Naast predatiedruk en een verandering van de ruimtelijke verspreiding van belangrijke voedselbronnen, zou ook de aanwezigheid van toeristen op paden in de overgangszone tussen bos en hei bij hebben kunnen dragen aan verminderd gebruik van foerageergebieden in die overgangszone. Korhoenders kunnen ook gevoelig zijn voor recreatie buiten het broedseizoen; dichtheden van adulte korhoenders in winterfoerageergebieden in het Verenigd Koninkrijk waren hoger in voor toeristen gesloten gebieden dan in gebieden toegankelijk voor toeristen (Warren et al., 2009). Korhoenders vertonen een grotere vluchtafstand bij toenemende verstoringfrequentie (Baines en Richardson, 2007) en de distributie van korhoenders in de Alpen was negatief gerelateerd aan de aanwezigheid van wandelpaden (Immitzer et al., 2013). Vluchtgedrag wordt bij hoenders vooral in gebieden zonder dekking vertoont zoals weilanden. In de hei zal een korhoen zich primair verschuilen (drukken) om op het laatste moment met veel lawaai weg te vliegen. Ook een toegenomen frequentie van nestverstoring of een suboptimale nestplekkeuze, en hiermee een toename van onderkoeling of ondervoeding van kuikens of predatiedruk, zijn niet ondenkbaar. Korhoenders in gebieden in de Alpen met veel verstoring hadden hogere concentraties van metaboliëten van stress-hormoon (corticosteroiden) dan korhoenders in gebieden zonder verstoring, hoewel de effecten op overleving

en reproductie onbekend bleven (Arlettaz et al., 2007). Niewold (1994) vond dat hennen met tomen kuikens op de Sallandse Heuvelrug zich minder ophielden in percelen met een hoge padendichtheid. Verstoring lijkt echter niet altijd een probleem, een hen broedde in 2010 succesvol op drie meter van het drukbewandelde Pieterpad en ook worden de paden frequent gebruikt om langs te foerageren en dienen ze mogelijk ter oriëntatie (Ten Den, persoonlijke mededeling). Helaas is niet bekend of korhoenders de paden intensiever zouden benutten indien er minder recreatie zou zijn. Tenslotte kan recreatie ook leiden tot het aantrekken van predators als vossen en kraaiachtigen (Storch en Leidenberg, 2003), bijvoorbeeld als voedselresten worden achtergelaten op de heide.

Naast recreanten kunnen wegen en rasters van invloed zijn op bewegingen van korhoenders. Door de manier van vliegen, op lage hoge met grote snelheid en geringe wendbaarheid en soms in het schemerdonker, kunnen autoverkeer en barrières als rasters en glaswanden bovendien de overleving van adulten negatief beïnvloeden. Ten tijde van de ingebruikname van de autoweg A1 bij Borkeld sneuvelde menig korhoen tijdens de pendelvlucht van de Borkeld naar de agrarische foerageergebieden (De Bruin et al., 2005). Ook op de toeristenweg die door de Sallandse Heuvelrug loopt zijn enkele korhoenders gesneuveld. Daarnaast kan autoverkeer leiden tot het verliezen van kuikens als een hen aan de andere kant wil foerageren, maar niet alle kuikens meekrijgt. In de jaren tachtig van de vorige eeuw werd tijdens het toenmalige RIN-onderzoek tweemaal geconstateerd dat een hen werd doodgereden die niet snel genoeg haar kuikens aan de overkant kreeg (Niewold, persoonlijke mededeling). Ook drainagesloten van geringe breedte kunnen een barrière vormen voor kuikens zodat geschikte foerageergebieden mogelijk niet bereikbaar zijn voor een toom (Niewold, 1994).

Samenvattend zou verstoring van invloed kunnen zijn op het terreingebruik en daarmee voedselbeschikbaarheid voor Sallandse korhoenders, maar er zijn hier en elders geen aanwijzingen dat verstoring de populatieontwikkeling beïnvloedt. Autoverkeer en barrières als rasters en glaswanden hebben wel een negatief effect op overleving in het gebied. De toeristenweg, en in mindere mate drainagesloten, vormen waarschijnlijk belangrijke barrières voor foeragerende hennen met kuikens. Onduidelijk is of dit van invloed is geweest op de recente achteruitgang.

3.8 Vergrijzing

Reproductie en overleving, de belangrijkste factoren die de fitness van een individu bepalen, nemen in langlevende diersoorten over het algemeen eerst toe met leeftijd en kunnen op zeer late leeftijd afnemen (Martin, 1995). De redenen dat reproductie en overleving kunnen toenemen met leeftijd zijn onder andere een betere fysiologische conditie, een grotere lichaamsgrootte, het efficiënter kunnen vinden van voedsel en het hebben van meer ervaring met het opvoeden van jongen of het ontwijken van predators. Op latere leeftijd kan veroudering optreden; dit houdt in dat fysiologische veranderingen op hoge leeftijd kunnen leiden tot een lagere overlevingskans of reproductief succes.

Tot voor kort werd verondersteld dat veroudering niet of nauwelijks voorkwam in wilde dieren. De reden hiervoor is dat de meeste individuen doodgaan voordat de negatieve effecten van veroudering zichtbaar worden, bijvoorbeeld doordat individuen opgegeten worden door roofdieren voordat ze de leeftijd bereiken waarop veroudering optreedt. Daarnaast is veroudering moeilijk te onderzoeken in populaties van wilde dieren omdat van individuen de geboortedatum en sterfdatum bekend moet zijn en de individuen gedurende meerdere jaren gevolgd moeten worden.

Omdat de meeste individuen dood gaan voordat ze de leeftijd hebben bereikt waarop veroudering een grote rol gaat spelen zijn de fitnessconsequenties van veroudering zeer beperkt. Dergelijke negatieve effecten zullen vooral optreden in soorten die worden gekarakteriseerd door een lage mortaliteit door extrinsieke factoren (denk hierbij aan mortaliteit door predatie en ziekten), terwijl in kortlevende soorten met hoge extrinsieke mortaliteit niet of nauwelijks effecten van veroudering worden verwacht (Turbill en Ruf, 2010). Ook bij wilde populaties van hoendersoorten zijn dergelijke effecten van veroudering onderzocht. Bij het witstaartsneeuwhoen (*Lagopus leucurus*) hadden oudere individuen een hogere mortaliteit en werden negatieve effecten van veroudering geconstateerd op de legdatum en de legselgrootte (Wiebe en Martin, 1998). Echter, de latere legdatum en kleinere legselgrootte

werden gecompenseerd door een grotere kans op het produceren van een tweede legsel nadat het eerste legsel verloren was gegaan en een groter percentage uitgevlogen jongen (Wiebe en Martin, 1998). Alhoewel oude vrouwtjes (vrouwtjes van ≥ 4 jaar oud) slechts 11% van de populatie uitmaakten, waren zij verantwoordelijk voor 22% van alle uitgevlogen jongen in de populatie. Deze gegevens geven aan dat oudere hoenders niet noodzakelijkerwijs minder nakomelingen produceren, maar mogelijk door betere opvoedcapaciteiten meer nakomelingen kunnen produceren dan jongere individuen die nog geen tekenen van veroudering vertonen. Of dit ook geldt voor de korhoen is niet bekend.

Er is bij de korhoen is weinig bekend over de effecten van vergrijzing op reproductief succes en overleving. De maximale leeftijd van een korhoen in de AnAge database is 12.2 jaar (<http://genomics.senescence.info/species/>). Bij een lange-termijnstudie in Nederland werd gevonden dat zeer oude mannen (>6 jaar oud) niet de beste baltsplaatsen bezitten (Kruijt en De Vos, 1988). Het niet meer kunnen verdedigen van een baltsplaats zou een effect van veroudering kunnen zijn. In dezelfde studie werden mannetjes maximaal acht jaar oud (gemiddeld 4.1 jaar) en vrouwtjes zeven jaar (gemiddeld 2.5 jaar), maar het is onduidelijk vanaf welke leeftijd veroudering invloed heeft op reproductief succes en overleving.

Over de mate waarop vergrijzing van invloed is op de korhoenpopulatie op de Sallandse heuvelrug kan slechts gespeculeerd worden. Omdat vogels over het algemeen kunnen blijven reproduceren tot vlak voor hun dood, en gezien de gemiddelde levensverwachting van een korhoen ver onder de maximale geobserveerde levensverwachting ligt, zijn de verwachte effecten van vergrijzing bij de meeste individuen beperkt. Daarnaast is de mortaliteit in de populatie op de Sallandse heuvelrug vrij hoog (29-57% sterfte per jaar; referenties in Roodbergen et al., 2013), waardoor het aantal individuen dat van ouderdom sterft vermoedelijk beperkt is. Wel moet opgemerkt worden dat na enkele jaren zonder reproductie de overgebleven individuen op de Sallandse heuvelrug een leeftijd bereikt zouden kunnen hebben waarop de negatieve effecten van veroudering zichtbaar worden. Enkele jaren met een hoog reproductief succes of het bijplaatsen van jongere individuen zou ervoor kunnen zorgen dat de populatie in mindere mate is opgebouwd uit oudere individuen. Echter, er kan niet verwacht worden dat jonge individuen direct een grote bijdrage leveren aan het reproductief succes van de gehele populatie aangezien bij een studie in Frankrijk werd gevonden dat éénjarige vrouwtjes gemiddeld 0.25 jongen per jaar produceerden, terwijl dit voor oudere individuen 1.85 jongen waren (7.4 x zoveel) (Caizergues en Ellison, 2000). Dit kwam onder andere door een latere legdatum, een kleinere legselgrootte, een hogere kuikensterfte en een kleinere kans om een tweede^e nest te beginnen bij jonge hennen (Caizergues en Ellison, 2000).

Samenvattend: er is onvoldoende informatie beschikbaar om goed onderbouwde uitspraken te doen over de impact van eventuele vergrijzing op de korhoenpopulatie op de Sallandse heuvelrug. Mogelijk heeft vergrijzing in de laatste fase van de achteruitgang (periode na 2010) wel bijgedragen aan de lagere uitkomstpercentage van eieren en de hogere volwassen-sterfte aangezien alle korhoenders toen ten minste vijf tot acht jaar oud waren. Het is echter de verwachting dat andere factoren, zoals voedselbeschikbaarheid, habitatgrootte en -kwaliteit, inteelt en de kleine populatiegrootte een grotere impact hebben op het voortbestaan van de populatie dan vergrijzing.

3.9 Stochastische processen in kleine en geïsoleerde populaties

Het korhoen is, net als andere karakteristieke soorten van open droge heide en stuifzand in Nederland, zoals draaihals, duinpieper, tapuit en klapekster, zeer sterk in aantal achteruitgegaan en uit grote delen van zijn oorspronkelijke verspreidingsgebied verdwenen. De voornaamste oorzaken voor de achteruitgang zijn waarschijnlijk het structureel verslechteren en verdwijnen van geschikt habitat. Dergelijke deterministische factoren hebben zich vermoedelijk in alle Nederlandse populaties van de korhoen voorgedaan.

Naast factoren die van belang zijn voor de overleving van de Nederlandse korhoenpopulatie op de lange termijn, zijn er ook factoren die vooral voor de korte-termijn overleving van de populatie van belang zijn; dus om te zorgen dat de populatie niet op korte termijn uitsterft. Het is algemeen bekend dat een kleine populatie een grotere kans heeft om uit te sterven dan een grote populatie. Stochastische processen kunnen een grote rol spelen bij het uitsterven van kleine populaties. Stochastisch betekent dat de kans op uitsterven van een populatie berust op toevalsprocessen en dus dat de kans op uitsterven willekeurig en onvoorspelbaar is. Dergelijke stochastische processen kunnen ertoe leiden dat een kleine populatie uitsterft, zelfs wanneer een populatie op basis van het niveau van overleving en reproductie een positieve groeisnelheid heeft en dus, in theorie, zou moeten toenemen.

Over het algemeen kan gesteld worden dat stochastische factoren vooral van belang zijn nadat een populatie zeer klein geworden is, terwijl deterministische factoren de aanleiding zijn voor het klein worden van een populatie. De mogelijkheid van uitsterven op de zeer korte termijn zou vooral bepaald kunnen worden door stochastische factoren die zijn geassocieerd met zeer kleine populaties. Er worden verschillende soorten stochastische processen onderscheiden, zoals genetische stochasticiteit, demografische stochasticiteit, individuele heterogeniteit en milieu-stochasticiteit en catastrofes.

Genetische stochasticiteit heeft betrekking op de fluctuaties in de relatieve verhoudingen waarin genetische varianten in een populatie voorkomen, een proces dat ook wel genetische drift wordt genoemd. Met name in kleine populaties kunnen deze fluctuaties leiden tot een verlies aan variatie. Daarmee verhoogt ook de kans op inteelt, en de schadelijke effecten daarvan. In sectie 3.10 worden deze genetische risico's in kleine populaties in meer detail besproken.

Gebeurtenissen zoals de geboorte en de dood van een individu kunnen worden gezien als een toevalsproces. Dus zelfs wanneer alle individuen in theorie dezelfde kans hebben om nakomelingen te produceren of te overleven naar het volgende jaar, zal er variatie zijn in de reproductie en sterftekansen. De effecten van deze demografische toevalsprocessen op de kans op uitsterven zijn het grootst in kleine populaties en zeer klein in grote populaties. In populaties met meer dan 50-100 reproducerende individuen is het effect van demografische toevalsprocessen zeer klein.

Naast genetische en demografische toevalsprocessen die vooral van belang zijn nadat populaties zeer klein geworden zijn, is milieu-stochasticiteit ook belangrijk. Factoren als weer, temperatuur en ziektes kunnen een grote invloed hebben op de kans dat een populatie uitsterft, ongeacht de grootte van de populatie. Over het algemeen wordt gedacht dat milieu-stochasticiteit een belangrijkere predictor is van de uitsterfkans dan demografische of genetische stochasticiteit, echter in zeer kleine populaties zijn die factoren ook van groot belang. Een speciale vorm van milieu-stochasticiteit zijn catastrofes, waarbij een eenmalige gebeurtenis zoals een brand of een storm een groot deel van de populatie (of een gehele subpopulatie) kan uitroeien. In het geval van de korhoen in Nederland zou een catastrofe (bijvoorbeeld een grote heidebrand op de Sallandse heuvelrug) mogelijk het einde van de populatie kunnen betekenen. Maatregelen om de negatieve effecten van een eventuele catastrofe te voorkomen zijn het opzetten van meerdere (meta-)populaties of maatregelen die de populatiegrootte zeer veel doen toenemen.

Als laatste is demografische heterogeniteit van belang, dit houdt in dat individuen individueel verschillen in de kans om te overleven of te reproduceren (dit in tegenstelling tot demografische stochasticiteit waar alle individuen dezelfde kans hebben om te overleven en te reproduceren). Ook voor demografische heterogeniteit geldt dat dit minder effect heeft op grotere populaties dan op kleine populaties.

Stochastische processen, populatiegrootte en de extinctiekans staan op een complexe manier met elkaar in verband. Kleine populaties hebben een grote kans uit te sterven door genetische of demografische toevalsprocessen, zelfs wanneer de groeisnelheid van de populatie positief is. Genetische, demografische en omgevingsfactoren werken vaak samen, waarbij een afname in populatieomvang veroorzaakt door de ene factor de kwetsbaarheid van de populatie voor alle drie de factoren verder vergroot. Hierdoor neemt de populatieomvang steeds verder af, en kan de populatie uiteindelijk uitsterven. Deze trend staat bekend als de uitsterfspiraal (Blomqvist et al., 2010).

In grote populaties spelen dergelijke processen een veel kleinere rol en dit leidt tot een kleinere extinctiekans in grotere populaties. Voor de korte-termijn overleving van de populatie zou een vergroting van de populatie (bijvoorbeeld door bijplaatsen van individuen) kunnen helpen het effect van toevalsprocessen te verkleinen en het reproductieve potentieel te verhogen. Dit geldt zeker ook voor de korhoenpopulatie van de Sallandse heuvelrug, die zonder maatregelen een zeer groot risico loopt om uit te sterven in de nabije toekomst (Roodbergen et al., 2013). Uit het populatiemodel dat door SOVON werd ontwikkeld om de uitsterfkans te voorspellen bleek dat vooral een verhoging van het reproductief succes belangrijk is voor het voortbestaan van de korhoen op de Sallandse Heuvelrug (Roodbergen et al., 2013). Voor de overleving van de korhoenpopulatie op de lange termijn is het van belang dat de deterministische factoren die in de eerste plaats gezorgd hebben voor het bijna-uitsterven van de populatie in Nederland geadresseerd worden.

Samenvattend: door de geringe populatieomvang is de Sallandse korhoenpopulatie zeer kwetsbaar geworden voor stochastische processen die tot uitsterven kunnen leiden. Het is aannemelijk dat de populatie na 2008, maar mogelijk al eerder, in de genoemde uitsterfspiraal is terecht gekomen. Voor de korte-termijn overleving van de populatie is daarom een vergroting van de huidige populatie van groot belang, bijvoorbeeld door het bijplaatsen van individuen.

3.10 Genetische verarming en inteelt

3.10.1 Genetische risico's in kleine populaties

Voor het meten van de genetische diversiteit in een individu of populatie zijn diverse technieken ontwikkeld, die verschillende delen van het DNA bestuderen. Als stukjes van het DNA worden onderzocht die coderen voor een eiwit (functioneel DNA) spreekt men over onderzoek naar *genen*. Voor het schatten van de algehele genetische variatie en verwantschappen in populatie-genetisch onderzoek wordt meestal gebruik gemaakt van DNA-fragmenten zonder functie. In dit geval spreekt men van *markers of loci* (enkelvoud: *locus*). Twee standaardparameters voor het weergeven van genetische diversiteit zijn allelvariatie heterozygositeit. De *allelvariatie* geeft aan hoeveel varianten of *allelen* er per locus aanwezig zijn in een populatie. Voor vertebraten, zoals het korhoen, geldt dat een individu van elk chromosoom twee kopieën bezit, en dus twee allelen per locus. Alsdien een individu van de vader een andere allel heeft meegekregen dan van de moeder, is dit individu *heterozygoot* voor dit locus. Als het twee dezelfde allelen bezit is het *homozygoot*. Hoe groter het aantal verschillende allelen van een locus binnen een populatie, des te groter de genetische variatie van die populatie.

Het belang van genetische diversiteit in een populatie laat zich het beste verklaren door de aanwezige allelen als pakketjes informatie te beschouwen. Bij een grote variatie aan allelen is er dus veel informatie binnen het individu of populatie aanwezig. Deze informatie hoeft niet direct noodzakelijk te zijn voor de huidige overleving, maar kan bij veranderende omgevingsfactoren de overlevingskansen sterk verbeteren. Is ergens in de populatie de juiste informatie aanwezig die nodig is om de nieuwe omstandigheden te doorstaan, dan zou de populatie zich via natuurlijke selectie kunnen aanpassen. Bij gebrek aan variatie gaat dit aanpassingsvermogen verloren en zouden alle individuen getroffen kunnen worden door omstandigheden waar ze niet mee om kunnen gaan.

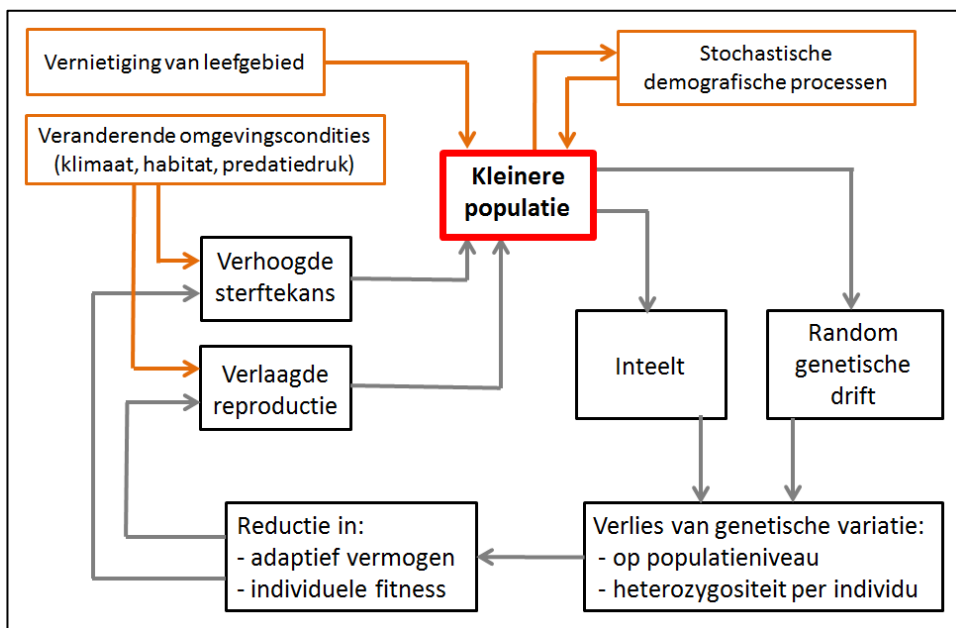
Een proces dat bij kleine populaties een belangrijke rol speelt is *genetische drift*. Bij het doorgeven van de genetische variatie van de ene generatie naar de volgende, kunnen de verhoudingen in het voorkomen van verschillende allelen verschuiven. Door willekeurige sterfte van individuen kan dan een verlies van bepaalde allelen optreden. In een kleinere populatie is de kans dat een bepaalde genetische variant door toeval verloren gaat vele malen groter dan in een kleine populatie.

Genetische verarming leidt tot een hogere kans op paring van individuen met een overeenkomst in genetische achtergrond, oftewel *inteelt* (Frankham et al., 2010). In een kleine populatie gaat dit proces sneller, omdat er ook nog eens minder potentiële partners zijn om uit te kiezen. Paring tussen individuen met een sterke genetische overeenkomst leidt tot een afname in de genetische variatie binnen individuen, oftewel een afgenomen heterozygositeit. Dit kan leiden tot problemen, doordat

schadelijke allelen, die normaal door een ander (dominant) allel worden onderdrukt, nu tot uiting komen (Charlesworth en Charlesworth, 1987). Dit kan resulteren in *inteeftdepressie*: een verminderde vitaliteit onder ingeteelde individuen.

Inmiddels is een aanzienlijke hoeveelheid bewijs geleverd dat inteeftdepressie regelmatig voorkomt in wilde dierlijke populaties (Keller en Waller, 2002; Frankham, 2010). Crnokrak en Rolf (1999) toonden inteeftdepressie aan in 90% van 157 datasets voor wilde populaties van 34 soorten, waaronder naast planten en zoogdieren ook verschillende vogelsoorten. Schadelijke effecten kunnen zich uiten in een breed scala aan factoren gerelateerd aan voortplantingssucces en overlevingskans. Bij extreem ingeteelde nakomelingen uiten de effecten zich vaak al in een vroeg stadium, in de vorm van sterfte van embryo's of pasgeboren juvenielen (Crnokrak en Rolf, 1999). Bij vogels grijpen inteefteffecten dan ook vaak aan op het broedsucces: het percentage uitgekomen eieren en/of de overleving van kuikens. In een uitgebreide studie naar inteeftdepressie bij vogels toonden Spottiswood en Moller (2004) voor 99 soorten een duidelijk verband aan tussen het uitkomstsucces van eieren en de mate van genetische verwantschap van de ouders: naar mate de ouders meer aan elkaar verwant waren, kwamen minder eieren uit. Ook dieren die overleven tot volwassenheid kunnen negatieve invloed ondervinden van inteeft, bijvoorbeeld bij het voortbrengen van nageslacht. Zo bleek onder zebrevinken in gevangenschap de heterozygositeit van mannetjes een positieve correlatie te vertonen met hun aantrekkelijkheid voor vrouwtjes en fertiliteit; bij vrouwtjes werd een positieve relatie gevonden tussen heterozygositeit en het aantal gelegde eieren.

Uit het bovenstaande kan worden geconcludeerd dat genetische verarming en inteeft gezamenlijk een aanzienlijk effect hebben op zowel de overlevingskans van individuen als het succes van reproductie. Figuur 8 toont hoe deze genetische risico's hiermee bijdragen aan de uitsterfspiraal, en dus mede verantwoordelijk kunnen zijn voor het steeds kleiner worden, en uiteindelijk uitsterven van een populatie (Krebs, 2001).



Figuur 8 De rol van genetische factoren binnen de extinctionspiraal. Naar Buiteveld en Koelewijn (2006).

3.10.2 Inteeft onder (kor)hoenders

Korhoenders kennen een complex paringsgedrag, waarbij hanen op een baltsplaats strijden om de gunst van de hennen. Dit gedrag werkt op meerdere manieren inteeft in de hand (Lebigre et al., 2010). Hennen paren bijna altijd slechts met één haan per seizoen (Höglund, 2007). Deze paring vindt in 90% van de gevallen plaats op de baltsplaats, waar meestal sprake is één dominante haan, waarmee het merendeel van de daar aanwezige hennen zal paren. Het merendeel van de legsels uit

een seizoen zal dus bevrucht zijn door enkele op dat moment dominante hanen (Alatalo et al., 1991), en de resulterende kuikens zijn dus verwant aan elkaar. Daarnaast lijkt de partnerkeuze door hennen onafhankelijk te zijn van de verwantschap met de beschikbare hanen (Soulsbury et al., 2012). Hoewel dus geen sprake is van directe vermijding van inteelt (actieve keuze voor de minst verwante partner), is wel sprake van indirecte inteeltvermijding als gevolg van geslachtsafhankelijke dispersie: de jonge hanen zijn zeer plaatstrouw en vertonen een geringe mate van dispersie tot maximaal 5 km, terwijl jonge hennen tot wel 30 km kunnen wegtrekken van de plaats waar ze uit het ei kwamen (Höglund et al., 1999; Caizergues en Ellison, 2002). Dit systeem voorkomt op efficiënte wijze paring tussen broers en zussen. De kans op inteelt onder legsels van oudere hennen blijkt echter aanzienlijk, als gevolg van het feit dat hun zonen uit eerdere jaren niet wegtrekken en na verloop van tijd zelf gaan paren met hun moeder (Soulsbury et al., 2011). Verder is inteeltvermijding via geslachtsafhankelijke dispersie met name effectief in grote populaties of duidelijke metapopulaties, waar hennen kunnen wegtrekken naar een flink aantal alternatieve baltsplaatsen. In kleine, geïsoleerde populaties, waar voortdurend uitwisseling plaatsvindt tussen een beperkt aantal baltsplaatsen, kan de verwantschap tussen dieren op verschillende baltsplaatsen snel oplopen, en daarmee ook de kans op inteelt (Höglund et al., 1999).

Relaties tussen inteeltniveau of individuele heterozygositeit en fitness-relevante eigenschappen kunnen zich bij korhoenders op verschillende manieren uiten en het gehele reproductieproces van paring tot kuikenoverleving beïnvloeden. In een Finse korhoenpopulatie kon op basis van jarenlange veldmonitoring een positieve correlatie tussen het paringssucces van de hanen en hun individuele heterozygositeit worden vastgesteld (Höglund et al., 2002). Hanen die er gedurende hun hele leven niet in slaagden een territorium op de baltsplaats te veroveren beschikten over een lagere heterozygositeit dan hanen die daar tenminste gedurende één paringsseizoen wel in slaagden. Genetisch verarmde korhoenders zouden dus ook over afgenomen competitieve capaciteiten kunnen beschikken. Voor een verwante hoendersoort, het Prairiehoen, vonden Westemeijer et al. (1998) zeer sterke aanwijzingen dat genetische verarming en inteelt ten grondslag lag aan een sterke afname van het succes van bevruchting en de uitkomst van eieren.

In een andere studie aan de Finse korhoenders toonden Soulsbury et al. (2011) een duidelijk verlaagd gewicht aan onder ingeteelde kuikens. Voor Attwater's Prairiehoenders lieten Hammerly et al. (2013) zien dat inteelt leidde tot een verminderde overlevingskans van kuikens.

3.10.3 Genetische verarming en inteelt op de Sallandse Heuvelrug

In 2004 is een populatie-genetische studie verricht naar de status van het Nederlandse korhoen waarin monsters uit de populatie op de Sallandse Heuvelrug, verzameld in 2003, zijn vergeleken met de historische Nederlandse situatie en enkele buitenlandse referentiepopulaties (Jansman et al., 2004). De historische genetische variatie in Nederland bleek nauwelijks minder dan die van grote gezonde Europese korhoenpopulaties. Jansman et al. (2004) lieten echter zien dat in 2003 de genetische variatie op de Sallandse Heuvelrug wel was afgenomen, en de populatie reeds duidelijk genetisch armer was dan Europese referentiepopulaties. Dit is zeer waarschijnlijk het gevolg van de kleine populatieomvang en de sterk geïsoleerde status van de populatie.

In 2013 werd opnieuw onderzoek verricht naar de genetische status van de Sallandse populatie. De gebruikte methode en de resultaten van dit onderzoek staan in detail beschreven in een afzonderlijke rapportage (De Groot et al., in voorbereiding). BOX 1 geeft een korte omschrijving van de techniek van het populatie-genetische onderzoek, zoals gebruikt door Jansman et al. (2004) en De Groot et al. (in voorbereiding)

BOX 1: Het meten van genetische variatie bij korhoenders

Voor genetisch onderzoek wordt over het algemeen gebruik gemaakt van bloed- of weefselmonsters, omdat deze typen monsters een hoge kwaliteit DNA bevatten. Het bemachtigen van dergelijke monsters is echter niet altijd eenvoudig, aangezien de monsternamen veel stress kan opleveren bij zowel de bemonsterde dieren als bij de rest van de populatie. Voor het onderzoeken van de kleine, kwetsbare populatie korhoenders op de Sallandse Heuvelrug werd daarom gebruik gemaakt van alternatieve bronnen van DNA, die door de dieren worden achtergelaten in het veld en vervolgens kunnen worden verzameld. Sinds 2003 zijn jaarlijks in het veld dergelijke 'niet-invasieve monsters' verzameld in de vorm van rui- of predatieveren, eischalen en niet uitgekomen eieren. Daarnaast werden weefselmonsters genomen van dood gevonden hanen, hennen en kuikens.

Voor de genetische analyses beschreven door De Groot et al. (in voorbereiding) werd gebruik gemaakt van monsters verzameld in de jaren 2010 – 2013. Deze werden zodanig geselecteerd uit de totale monsterset dat een zo groot mogelijk aandeel van de volwassen hoenders en broedpogingen in deze periode genetisch kon worden gekarakteriseerd. Daarnaast werden veermonsters meegenomen van 22 uitgezette Zweedse korhoenders. Voor vergelijking met de eerdere genetische samenstelling van de Sallandse populatie, de historische Nederlandse populatie en Europese referentiepopulaties, werd gebruik gemaakt van gegevens die beschikbaar waren uit de eerdere genetische studie aan het Sallandse korhoen door Jansman et al. (2004). Voor het schatten van de historische variantie in Nederland maakten Jansman et al. gebruik van monsters verkregen uit de collectie van het Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis te Leiden. Voor het verkrijgen van profielen van Europese referentiepopulaties werd nauw samengewerkt met Dr. Gernot Segelbacher (Universiteit Freiburg, Duitsland) en Prof. Jacob Höglund en Jobs Karl Larsson van de Universiteit van Uppsala in Zweden. Segelbacher verstreekte de genetische gegevens van korhoenders uit Nedere Tauern (Oostenrijk) en Rhön (Duitsland). Van Larsson en Höglund werden genetische data van korhoenders uit Noorwegen en Schotland verkregen.

Voor het vaststellen van genetische profielen werd gebruik gemaakt van microsatelliet markers: afzonderlijke fragmenten in het DNA die variatie in de lengte van hun code vertonen. Deze lengtevarianten kunnen als allelen worden gescoord. In totaal werd per monster een genetisch profiel opgesteld op basis van de aangetroffen allelen op 11 loci.

Het onderzoek van De Groot et al. (in voorbereiding) toonde aan dat de genetische variatie in de Sallandse populatie in het afgelopen decennium in sterke mate verder achteruit is gegaan. De allelvariatie bleek in 2010 ongeveer te zijn gehalveerd ten opzichte van de populatie in 2003 (tabel 2). Gemiddeld waren in de populatie van 2010 slechts 2.75 allelen aanwezig per locus. Bij een dergelijke lage diversiteit is het aantal verschillende allelcombinaties zeer beperkt, dit resulteerde in een hoge mate van gelijkenis tussen de genetische profielen van verschillende individuen. Ook de waargenomen heterozygositeit in de Sallandse populatie was in 2010 ($H_o=0.34$) sterk lager dan in het verleden (H_o Salland 2003 = 0.44), en bedroeg slechts ongeveer de helft van de onderzochte referentiepopulaties in Europa ($H_o=0.59-0.70$).

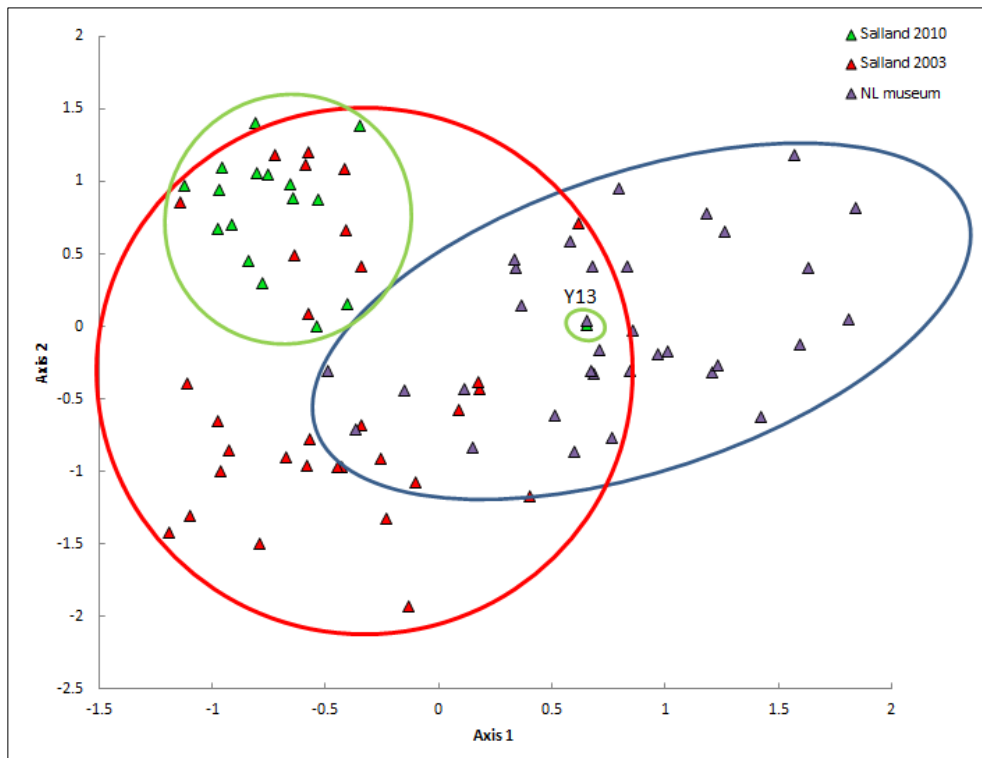
Tabel 2

Overzicht van populatie-genetische parameters voor de acht geanalyseerde populaties korhoenders. N = aantal beschikbare genetische profielen van verschillende individuen. A = gemiddeld aantal allen per locus, H_o = waargenomen heterozygositeit.

Populatie	N	A	H_o
Zweedse uitzet	23	6.50	0.61
Salland 2013*	10	1.85	0.36
Salland 2010	17	2.75	0.34
Salland 2003	31	4.63	0.44
NL museum	33	5.63	0.49
Rhön	7	4.25	0.59
Niedere Tauern	26	6.63	0.70
Schotland	16	4.38	0.69
Noorwegen	25	5.75	0.69

Figuur 9 toont de resultaten van clusteringsanalyse (PCA) waarin individuen met een genetisch meer overeenkomstige samenstelling dichterbij elkaar worden geplott. In de figuur zijn de twee assen weergegeven die het beste de individuele variatie in genetische samenstelling verklaren. In de figuur is zichtbaar dat de Salland-populatie in 2003 al aanzienlijk verschilde van de historische Nederlandse populatie op basis van de geanalyseerde monsters uit de museumcollectie (zie ook Jansman et al., 2004). De geringe overlap tussen de Salland-populatie en de historische populatie bleek in 2010 echter vrijwel geheel verdwenen. Slechts één individu, haan Y13, leek genetisch sterk op de oorspronkelijke populatie (figuur 6). Deze haan droeg als enige een aantal allelen in zich mee die in de historische populatie nog algemeen waren, maar onder de overige hoenders uit 2010 niet langer voorkwamen. Met de dood van deze haan in 2011 ging een aanzienlijk deel van de variatie in de populatie verloren. In 2013 resteerde dan ook nog slechts een allelvariatie $A = 1.85$ (tabel X; De Groot et al., in voorbereiding). De kleine verhoging in heterozygositeit wordt veroorzaakt door toeval en/of afronding van het gemiddelde, als gevolg van het zeer kleine aantal individuen. Een bekend fenomeen bij snelle populatiekrimping is dat de alleldiversiteit sneller afneemt dan de heterozygositeit. Pas in volgende generaties neemt de heterozygositeit ook duidelijk af. Op de Sallandse Heuvelrug was de afgelopen jaren echter niet of nauwelijks sprake meer van succesvolle reproductie.

De Groot et al. (in voorbereiding) lieten ook zien dat de in het voorjaar van 2013 uitgezette Zweedse korhoenders genetisch zeer divers waren en een hoge heterozygositeit vertoonden. De introductie van deze groep korhoenders in de Sallandse populatie leverde dan ook een sterke impuls op voor de lokale genetische variatie, die plotseling steeg tot een waarde van $A = 6.6$: hoger dan aangetroffen variatie onder de korhoenders uit de historische museumcollectie. Hoewel in het najaar van 2013 nog slechts een derde van de uitgezette Zweedse korhoenders in leven was, werd de allelvariatie in de totale populatie op dat moment nog altijd geschat op $A = 5.1$. Daarmee is de genetische variatie op dit moment weer ongeveer terug op het niveau van een decennium geleden. De minimale heterozygositeit in de huidige populatie is zelfs aanzienlijk hoger dan in 2003 ($H_o = 0.51$).



Figuur 9 Scores van individuele korhoender genotypes van de Sallandse populatie in 2003 en 2010 en de historische museumcollectie (NL museum), op de eerste twee assen van een Principale Coördinaten Analyse (PCA). Deze twee assen verklaren 21,6% van de totale variatie. Elk punt in de grafiek vertegenwoordigt één individu.

3.10.4 Gevolgen en toekomstperspectief

Uit de resultaten van De Groot et al. (in voorbereiding) blijkt dat de genetische variatie en heterozygositeit in de Sallandse populatie tot de bijplaatsingen in 2012 en 2013 extreem laag was. Op basis van de beschikbare literatuur over inteeltdepressie in wilde populaties (zie paragraaf 3.10.1 en 3.10.2) kan een zekere mate van negatieve invloed op vooral het uitkomstsucces van eieren en de overlevingskans van juvenielen waarschijnlijk worden geacht. Het is dus goed mogelijk dat genetische verarming en inteelt hebben bijgedragen aan het verlaagde reproductiesucces dat de populatie in recente jaren heeft gekenmerkt. Op basis van de beschikbare steekproef was het onmogelijk om een direct verband aan te tonen tussen enerzijds het hoge inteeltniveau en anderzijds het lage uitkomstsucces van eieren en de dood van kuikens.

Een belangrijke realisatie is echter dat inteelt zelden de enige oorzaak is van een afgenomen reproductie of overleving. Inteelt zal vaak simpelweg resulteren in enige vorm van verzwakt functioneren. Hoewel de kans op overleving dus afneemt, hangt de daadwerkelijke overleving af van de mate waarin het verzwakte individu wordt blootgesteld aan ongunstige condities (Keller et al., 2002) lieten zien dat een verhoogde sterfte onder ingeteelde Cactusvinken met name zichtbaar was in jaren met een lage voedselbeschikbaarheid. Voor Zanggorzen toonden Marr et al. (2006) aan dat eieren van ingeteelde vrouwtjes een relatief laag uitkomstsucces vertoonden, maar dat dit effect voornamelijk zichtbaar was wanneer het broedseizoen samenviel met een periode van regen.

Het is dus niet onwaarschijnlijk dat het gebrek aan reproductie te wijten is geweest aan een combinatie van verminderde vitaliteit, voedselgebrek en slecht weer.

Voor een bedreigde populatie Prairietoenders te Illinois, die eveneens te kampen had met een dramatische terugval in het broedsucces, bleek bijplaatsing van genetisch diverse dieren uit andere populaties uiterst succesvol: van het een op het andere jaar nam het broedsucces weer sterk toe (Westemeier et al., 1998). De bijplaatsing van 'vers bloed', zoals in 2012 en 2013 met de komst van de Zweedse korhoenders heeft plaatsgevonden, kan dus op korte termijn effect sorteren. Of de nieuw

ingebrachte genetische variatie behouden zal blijven hangt echter af van de mate waarin de Zweedse korhoenders onderling en met Nederlandse soortgenoten paren en nakomelingen grootbrengen.

Mitigatie van nieuwe genetische verarming en inteelt op de langere termijn kan worden gerealiseerd door een vergroting van de populatieomvang. Verschillende studies hebben geprobeerd algemene vuistregels op te stellen voor de minimaal vereiste populatiegrootte. Franklin (1980) stelde dat een ideale populatie, waarin alle individuen even sterk betrokken zijn bij reproductie en willekeurig met elkaar paren, minstens 50 individuen moet omvatten om te voorkomen dat inteelt en genetische verarming een onaanvaardbaar hoog niveau bereiken. Pas bij een populatiegrootte boven de 500 wordt verondersteld dat zelfs op de lange termijn geen variatie verloren gaat. Deze vuistregels staan echter sterk ter discussie. Veel wetenschappers menen dat in de praktijk de omvang van een geïsoleerde populatie vele malen groter moet zijn, met name omdat in werkelijkheid vaak slechts een deel van de individuen bij reproductie betrokken is (zoals ook het geval is bij het Korhoen). Het is duidelijk dat de omvang van de huidige gefragmenteerde natuurgebieden in West-Europa in veel gevallen onvoldoende draagkracht biedt voor dierlijke populaties van een dergelijke omvang. Een oplossing zit verscholen in het voorkomen of opheffen van isolatie. Wanneer meerdere populaties aaneengeschakeld zijn tot een grotere meta-populatie, kan de variatie die in een deelpopulatie verloren gaat weer worden hersteld door immigratie vanuit een andere deelpopulatie (Frankham et al., 2010). Op kunstmatige manier zou dit gerealiseerd kunnen worden middels het transloceren of bijplaatsen van dieren. Genetische uitwisseling kan tevens voorkomen dat genetische differentiatie optreedt tussen populaties.

Samenvattend: De korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug is genetisch sterk verarmd als gevolg van de kleine populatieomvang, volledige isolatie en inteelt. Hoewel het moeilijk is aan te tonen is het waarschijnlijk dat dit gevolgen heeft voor de vitaliteit van de dieren, in het bijzonder onder minder gunstige omstandigheden. Het afnemende percentage uitkomende eieren, maar mogelijk ook de lage(re) kuikenoverleving kunnen daarvoor indicaties zijn. Het is daarom aan te bevelen de genetische diversiteit te vergroten. Voor een deel is dit inmiddels gerealiseerd via de bijgeplaatste Zweedse dieren, maar om genetische verarming voor de toekomst te voorkomen dient de populatieomvang flink toe te nemen, of moet op gezette tijden een kunstmatige uitwisseling van genen via bijplaatsing gebeuren.

3.11 Synthese

3.11.1 De multifactoriële oorzaak voor de populatieafname

Een onderzoek met gestructureerde questionnaires onder 133 experts vond dat de belangrijkste factoren die ruigpoothoenders bedreigen op wereldschaal habitatdegradatie, -verlies en -fragmentatie zijn (Storch, 2007), en het korhoen vormt hierop geen uitzondering. De overige problemen die een relatief grote bedreiging vormen voor ruigpoothoenderpopulaties in Europa, zoals kleine populatiegrootte, predatiedruk, en verstoring, zijn in meer of mindere mate een gevolg van de habitatveranderingen, of versterken het effect van dergelijke veranderingen. Habitatverandering en -fragmentatie hebben geleid tot het verlies van het korhoen in bijna het gehele voormalige verspreidingsgebied in Nederland, van meer dan 5000 hanen in de jaren '40 tot slechts enkele in 2013 (figuur 2); een geschatte populatieafname van 99.9% in ca. 70 jaar. Vooral het verlies van kruidenrijke foerageergebieden en de bereikbaarheid daarvan in kleinschalig cultuurland rond heidegebieden heeft een sterk negatief effect gehad op de voedselbeschikbaarheid voor het korhoen. De huidige Nederlandse heideterreinen zijn een relatief voedselarm biotoop voor het korhoen, vooral geschikt als broed- en baltsbiotoop met voldoende dekking, maar minder als foerageergebied. De relatief gunstige voedselsituatie op de Sallandse Heuvelrug in vergelijking met andere heideterreinen, vooral een rijke ondergroei van bosbes en vossenbes, dat het verlies aan (en bereikbaarheid van) voedselrijke omliggende cultuurlanden deels heeft kunnen opvangen, heeft waarschijnlijk bijgedragen aan de langere populatieoverleving op deze locatie. Die relatief gunstige situatie lijkt gedurende recente jaren veranderd. Onduidelijk is in hoeverre dit het gevolg is van klimaat, verandering van de kwaliteit van het leefgebied als gevolg van stikstofdepositie, verzuring of gewijzigd heidebeheer, en predatiedruk. Veranderende klimaatomstandigheden of tijdelijk ongunstige omstandigheden kunnen

gevolgen hebben gehad op kuikenoverleving en dichtheden van insecten waar tot op heden weinig inzicht over bestaat, zoals een verhoogde parasietenlast, sterfte door voedselgebrek en onderkoeling en minder gunstige omstandigheden voor insecten. Verder hebben een toegenomen predatiedruk en, in mindere mate, antropogene verstoring mogelijk ook een negatief effect gehad op de meer recente populatieontwikkeling, maar de precieze bijdrage van deze factoren is onduidelijk en deze factoren betreffen waarschijnlijk vooral secundaire redenen voor de achteruitgang. In ieder geval zijn er, in deze en andere afnemende korhoenpopulaties in Europa, aanwijzingen voor een complex netwerk van gerelateerde factoren die gezamenlijk van invloed zijn geweest en grotendeels voortkomen uit intensiever landgebruik en uitstoot van schadelijke gassen, in het bijzonder stikstof (figuren 6 en 7).

Door de zeer sterke afname en de isolatie van de korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug is het relatieve belang van factoren die spelen bij kleine, geïsoleerde populaties toegenomen. Hoewel de Sallandse populatie lang stabiel heeft kunnen blijven, en er zelfs sprake leek van enig herstel, waarschijnlijk door gerichte maatregelen voor habitatverbetering in de jaren '90, zakte in 2002 het aantal hanen voor het eerst onder de tien individuen. Ondanks een opleving in 2006 (23 hanen), resteerden in 2012 slechts twee hanen. Bij deze recente snelle afname lijken stochastische processen en verlies van genetische variatie door genetische drift of inteelt ook van belang te zijn geweest, waarbij een toegenomen gevoeligheid voor beperkt voedselaanbod, parasieten, klimaatomstandigheden, of andere factoren zowel voortplanting als overleving negatief kan hebben beïnvloed. Duidelijk is in ieder geval dat door de kleine populatieomvang en de geïsoleerde status de korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug genetisch sterk verarmd en gedifferentieerd is van de Europese referentiepopulaties. De afname van het uitkomstpercentage van de eieren wijst er bovendien op dat inteeltdepressie (deels) verantwoordelijk zou kunnen zijn geweest voor de snelle achteruitgang van de populatie na de eeuwwisseling. Aangezien de dichtstbijzijnde, eveneens sterk geïsoleerde populaties zich bevinden op een afstand van meer dan 200 km, en er geen sprake kan zijn van natuurlijke immigratie, heeft de populatie een hoge kans om uit te sterven. Dit blijkt ook uit een recente modelanalyse van SOVON (Roodbergen et al., 2013).

Samenvattend hebben habitatverandering en -fragmentatie geleid tot het verlies van het korhoen in bijna het gehele voormalige verspreidingsgebied in Nederland, waarbij de Sallandse populatie door relatief gunstige omstandigheden het langst stand heeft gehouden. De afgelopen decennia hebben verandering van de kwaliteit van het leefgebied als gevolg van N-depositie, verzuring of gewijzigd heidebeheer, klimaatverandering, predatiedruk, en/of antropogene verstoring mogelijk, en in meer of mindere mate, bijgedragen aan de verdere afname. Door de zeer sterke afname en de isolatie van de korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug is het relatieve belang van factoren die spelen bij kleine, geïsoleerde populaties verder toegenomen; de afgelopen jaren lijkt vooral de rol van inteeltdepressie, en een daarmee samenhangend afnemend reproductief succes, alsook andere effecten van lage aantallen, van groter belang te zijn geworden voor de populatieafname.

3.11.2 Herstel en mitigatie

Om de populatie te versterken en de gevolgen van het verlies aan genetische variatie dat mogelijk ten grondslag lag aan het lage reproductieve succes te boven te komen, is in 2012 gestart met het bijplaatsen van in het wild gevangen Zweedse korhoenders op de Sallandse Heuvelrug.

Omdat uitzetprojecten met ruigpoothoenders, veelal vanuit fokprogramma's, zelden succesvol bleken (Klaus, 1998; Seiler et al., 2000; Ludwig et al., 2008), is het van belang de kansen van het bijplaatsingsprogramma met wildvang dieren goed te overwegen. Hierbij staat de overleving en het reproductief succes van de bijgeplaatste vogels centraal. Het gegeven dat ten minste drie Zweedse hennen en mogelijk ook enkele Zweedse hanen al in hun eerste jaar hebben bijgedragen aan de voortplanting is boven verwachting positief. Slechts één broedgeval lijkt tot vliegvlugge jongen te hebben geleid, zodat de bijdrage aan de genetische variatie en vermenging vooralsnog beperkt is. De mortaliteit na zeven maanden van de bijgeplaatste vogels was echter relatief hoog, voor de hanen (75%) en hennen (62%). De mortaliteit was relatief hoog in vergelijking met jaarlijkse mortaliteit onder adulte vogels in Zweden (44%; Angelstam, 1984), en adulte hennen (49%; Picozzi, 1986) en hanen in Engeland (44%; Caizergues en Ellison, 1997). In Noord-Engeland en de Alpen was de jaarlijkse mortaliteit onder adulte vogels (28%; Warren en Baines 2002) en hennen (32%; Caizergues

en Ellison 1997) zelfs beduidend lager, en vergelijkbaar met de relatief lage mortaliteit op de Sallandse Heuvelrug tussen 1974 en 2010 (29%; Roodbergen et al., 2013). Wel dient bij de mortaliteit onder bijgeplaatste dieren onderscheid gemaakt te worden tussen mortaliteit in de eerste maand (verkenningfase) en mortaliteit in de zeven maanden daarna; die bedroeg respectievelijk 60% en <20%. De bijgeplaatste dieren hebben nadat ze de verkenningfase zijn doorgemaakt een lage mortaliteit die vergelijkbaar is met die van de Sallandse dieren tot ca. 2008 (Ten Den en Niewold, in voorbereiding) en met die van adulten in buitenlandse populaties. De verhoogde mortaliteit in 2013 is vrijwel zeker mede het gevolg van de bijplaatsing waardoor de dieren genoodzaakt waren het nieuwe leefgebied te verkennen waarbij de risico's op sterfte hoger zijn. De hoge sterfte vond dan ook vooral in de eerste vier weken plaats (verkenningfase) wat correleerde met grote omzwervingen die op basis van telemetrie zijn vastgesteld; de uitgezette vogels lijken erg gevoelig voor predatie door havik in de eerste weken na het uitzetten. Na die vier weken waren de dieren meer plaats trouw en was ook de sterfte zeer beperkt (Ten Den en Niewold, 2014 in voorbereiding). Onderzoek bij prairiehoenders heeft wel laten zien dat een toename van de aantallen hanen binnen korte tijd wel tot een significante stijging van het uitkomstsucces van eieren kan leiden door herstel van genetische variatie in de populatie (Westemeier et al., 1998), ook als een groot deel van de uitgezette vogels sterft. Bij deze populatie stierf op jaarbasis na iedere vrijlating 33% tot 75% van de bijgeplaatste hoenders, maar de populatie groeide hier van vijf tot zes hanen tot 70 hanen in twee jaar na bijplaatsen. Hierbij moet worden aangetekend dat zowel het aantal bijgeplaatste hoenders (n = 271) en de omvang van het leefgebied beduidend groter waren dan de Sallandse Heuvelrug, dit maakte een verdere vergelijking lastig.

Ongeacht het positieve effect van een verbetering van intrinsieke factoren en populatiegrootte door bijplaatsing, zal zowel op de korte als lange termijn handhaving van de korhoenpopulatie alleen mogelijk zijn als (het merendeel van) de omgevingsfactoren die een rol spelen bij de achteruitgang kunnen worden beïnvloed. Hierbij moet worden ingezet op verbetering van het voortplantingssucces, via zowel verbetering van de voedselbeschikbaarheid en terugdringen van het inteeltrisico, en uitbreiding van de populatieomvang, om risico's van uitsterven op de korte termijn door te lage aantallen te vermijden.

4 Conclusies & aanbevelingen

Het is duidelijk dat de oorzaak van de achteruitgang van het korhoen multifactorieel is waarbij de individuele factoren elkaar onderling versterken (figuren 6, 7 en 8). Helaas is vooralsnog onvoldoende kennis beschikbaar om vast te kunnen stellen welke factoren het meest van belang zijn dan wel hoe ingrijpend het versterkende effect van de ene factor op de andere is. Vernietiging en versnippering van het korhoenhabitat is vrijwel zeker de belangrijkste oorzaak van de drastische afname in aantallen in de afgelopen eeuw. Debet daaraan zijn omvorming van heide en hoogveen, verbossing, veranderd gebruik van heide en hoogveen en intensivering in de landbouw. Als zodanig is het korhoen teruggedrongen tot een enkel toevluchtsoord, de heide op de Sallandse Heuvelrug. Ook dit refugium is niet gevrijwaard van effecten van bijvoorbeeld vermessing in de omliggende gebieden, en de voedselbeschikbaarheid is niet optimaal. Het toevluchtsoord kan slechts ruimte bieden aan een beperkte populatie die tevens volledig is geïsoleerd en dus geen uitwisseling kent met omliggende populaties. Dergelijke kleine en geïsoleerde populaties zijn zeer kwetsbaar om door toeval aspecten en genetische erosie (figuur 8) op termijn uit te sterven. Grote vitale populaties zijn in staat om predatie, ziekten en enkele jaren met een minder gunstig klimaat en/of voedselbeschikbaarheid te doorstaan; in kleine populaties kan dat tot grote problemen leiden. Al met al lijkt de achteruitgang van het korhoen op de Sallandse Heuvelrug een klassiek voorbeeld van een kleine populatie in de uitsterfspirale (figuur 8).

Om de vraag te kunnen beantwoorden of er een reële kans bestaat op een 'duurzame' populatie korhoenders, d.w.z. een populatie die zonder verder ingrijpen op de lange termijn (>100 jaar) kan standhouden, op de Sallandse Heuvelrug zijn twee aspecten van belang die in 4.1 en 4.2 worden uitgewerkt:

1. Hoeveel dieren zijn noodzakelijk voor een levensvatbare populatie?
2. Aan welke eisen moet het leefgebied voldoen om een dergelijke populatie te kunnen huisvesten?

Vervolgens wordt uitgewerkt hoe het leefgebied kan worden beheerd om korhoenders een duurzaam te kunnen laten overleven (4.3). De vereiste maatregelen voor een duurzame populatie zijn robuust en vereisen dan ook voldoende draagvlak. Dit vormt dan ook een belangrijke voorwaarde om met het proces van veiligstellen, verbeteren en uitbreiden te kunnen starten (4.4). Ten slotte wordt in 4.5 een fasenplan weergegeven met op hoofdlijnen de prioritering van beheer en ook enkele indicatoren voor vervolg.

4.1 Populatieomvang

In het huidige natuurbeheer is de Minimale Levensvatbare Populatieomvang (MVP) een belangrijk onderwerp, omdat fragmentatie van leefgebieden tot toenemende isolatie en afname van veel populaties leidt. In het algemeen wordt gesteld dat een levensvatbare populatie in staat moet zijn qua populatie-omvang stabiel te zijn en de genetische diversiteit in stand te houden (Soulé, 1987). Dit verschilt echter per situatie en soort. Bij het korhoen, waarbij alleen de dominante hanen het merendeel van de bevruchtingen voor hun rekening nemen, zijn meer dieren nodig voor een genetisch stabiele populatie dan bij soorten waarbij elk individu evenredige kansen heeft om aan de voortplanting deel te nemen. Een veel gebruikte vuistregel is dat tenminste 50 individuen noodzakelijk zijn voor korte-termijn (50-100 jaar) populatieoverleving en 500 dieren voor duurzame overleving op de lange termijn (>100 jaar; Franklin, 1980). De MVP kan ook middels populatiemodellen bepaald worden voor afzonderlijke populaties, dit is voor het korhoen al enkele malen uitgevoerd. In Groot Bruinderink et al. (2002) worden bijvoorbeeld de resultaten van een VORTEX-analyse weergegeven. Daaruit bleek dat een levensvatbare populatie korhoenders gemiddeld uit 30 tot 54 individuen zou moeten bestaan voor respectievelijk een scenario onder gunstige en ongunstige omstandigheden (zie ook Roodbergen et al., 2013). Voor de Rhön werd in een haalbaarheidsstudie aangegeven dat een levensvatbare populatie uit ten minste 100 individuen (ca. 40 hanen, 40 hennen en 20 jongen) zou

moeten bestaan (Storch et al., 2009). Samengevat kan gesteld worden dat het vereiste aantal dieren voor een korte termijn levensvatbare populatie overeen komt met de Natura 2000-doelstelling Sallandse Heuvelrug van 40 hanen. De populatieomvang voor levensvatbaarheid voor de lange termijn (dus >100 jaar) komt overeen met het streefbeeld vanuit de Landelijke Instandhoudingsdoelen van ten minste 250 broedparen verdeeld over vijf sleutelpopulaties van ten minste 50 broedparen (profiel Korhoen).

4.2 Draagkracht

Om het aantal korhoenders te kunnen herbergen dat nodig is voor een levensvatbare populatie is voldoende leefgebied van goede kwaliteit noodzakelijk. De draagkracht is een maat die aangeeft hoeveel dieren een bepaald oppervlakte leefgebied kan herbergen. In centraal- en west-Europa is dat gemiddeld twee korhoenders per 100 ha. Om die reden is voor de Rhön geadviseerd om een leefgebied van 5000 ha te realiseren, voor een levensvatbare populatie van ca. 100 dieren (Storch et al., 2009). De draagkracht varieert echter tussen gebieden, en is afhankelijk van vele factoren. Op de Sallandse Heuvelrug bestond de populatie in de jaren '90 gemiddeld uit 27 hanen (figuur 1), of ca. 50-70 dieren op 1000 hectare, ervan uitgaande dat er in de regel meer hennen dan hanen aanwezig zijn (P. ten Den, mondelingen mededeling). Dit komt neer op een dichtheid van circa zes dieren / 100 ha. In de jaren tachtig werden nog hogere dichtheden bereikt. Ook van de Lüneburger heide zijn dergelijke dichtheden bekend van de meest geschikte korhoenterreinen, ook in recente jaren (Wübbenhorst en Pruter, 2007). Optimaal habitat kan dus ruim 5 dieren per 100 ha herbergen. Op de Sallandse Heuvelrug zakte de dichtheid naar ca. 2-3 dieren/100 ha in de afgelopen 10-15 jaar. Het is niet uitgesloten dat met het juiste heidebeheer de Sallandse Heuvelrug weer een dichtheid van 4 of meer dieren/ 100 ha kan herbergen, als tenminste effectief kan worden ingegrepen in de factoren die reproductie en overleving negatief beïnvloeden (zie 4.3). Aangezien kuikenvoedsel mogelijk een beperkende factor is voor de populatieomvang, zou vooral de kwaliteit van het foerageergebied op loopafstand van de broedgebieden omhoog moeten worden gebracht, en dan vooral de beschikbaarheid van insecten voor hennen met kuikens. Voor vliegvlugge dieren kunnen foerageergebieden op grotere afstand worden gerealiseerd aangezien korhoenders goed in staat zijn om dagelijks foerageervluchten van 4-6 km te maken (Niewold, 1994). Als het omliggende veelal agrarische landschap weer deels een functie van foerageergebied kan krijgen, kunnen ook die percelen bij het leefgebied betrokken worden. Agrarisch land kan echter alleen de draagkracht van het centrale deel verhogen, maar niet alle habitateisen vervullen (heide kan dat tot op zekere hoogte wel), mede doordat akkerland minder tot niet geschikt is als balts en broedhabitat. Deze akkerlandpercelen moeten dus vooral voldoende dekking en voedsel bieden om als foerageergebied dienst te kunnen doen. Bij de inrichting van de agrarische buitengebieden zou ingezet kunnen worden op kruidenrijke graslanden en aanleg van onbespoten, insectenrijke akkerranden (Vickery et al., 2009). Deze percelen zouden ook kunnen functioneren als verbindingzone tussen omliggende heidegebieden als Wierdense veld, Lemele & -Archemerberg en de Borkeld. Zodoende wordt de kans verhoogd dat korhoenders de omliggende geschikte leefgebieden bereiken. Hierbij moet dan wel rekening gehouden worden met de negatieve effecten die wegen, sloten, wandelpaden, en andere barrières kunnen hebben op foerageergedrag van korhoenders.

De huidige oppervlakte heide op de Sallandse Heuvelrug is nu ruim 1200 ha (tabel 3). Conform het Natura 2000-plan zou die heide in de komende vijf jaar worden vergroot door boskap naar 1500 ha, met opties voor meer. Als de omliggende heideterreinen daarbij betrokken kunnen worden, dan ontstaat een leefgebied van ca. 2900 ha, exclusief tussenliggend agrarische foerageergebieden.

Samengevat zou dus ingezet moeten worden op primair het vergroten en verbeteren van het heideareaal op de Sallandse Heuvelrug en secundair het weer geschikt maken als balts en voortplantingshabitat van de omliggende heide en hoogveengebieden en het inrichten van voldoende agrarische stroken die kunnen functioneren als foerageergebied en geleidend landschapselement.

Tabel 3

Samenstelling metapopulatie korhoen in Overijssel: deelgebieden, oppervlakten en afstand tot de Sallandse Heuvelrug (= na uitvoer Natura 2000 voorziene boskap van 300 ha).*

Naam	N Ha heide/hogveen	Afstand tot SH
Sallandse Heuvelrug (*volgens Natura 2000-plan)	1200 (*1500)	0
Lemele- & Archemerberg	300	8
Wierdense veld	350	6
Engbertsdijkvenen	700	18
Borkeld	120	8
Totaal:	2620 (*2920)	
Agrarische corridors	>1400	nvt
Algeheel totaal (ha)	>4350 (*>4650)	

Als een draagkracht van circa 3 dieren / 100 ha op de heide en hoogveen gebieden kan worden gerealiseerd, dan kunnen daar ongeveer 75 korhoenders leven. Als inrichting van ca. 1400 ha foerageergebieden en corridors in het omliggende agrarische landschap de draagkracht van het centrale gebied (ca. 2600 ha) kan verhogen naar 4 dieren / 100 ha, dan kan het gehele leefgebied ca. 104 dieren herbergen (tabel 3). Dit laatste zou gerealiseerd kunnen worden als de invulling van Natura 2000 en tevens de Ecologische Hoofdstructuur (EHS) hiervoor zouden worden aangewend. Als de beoogde 300 ha boskap op korte termijn wordt gerealiseerd (zoals voorzien in het Natura 2000-plan voor de Sallandse Heuvelrug) en ook middels habitatbeheer de draagkracht van het gebied kan worden verhoogd tot 4-5 dieren / 100 ha, dan biedt de Sallandse Heuvelrug al ruimte aan ca. 60-75 korhoenders of te wel het merendeel van de vereiste minimale populatieomvang voor 50-100 jaar overleving.

4.3 Overige factoren

Uit hoofdstuk 3 is gebleken dat er vele factoren een rol spelen bij de vitaliteit van de korhoenpopulatie. Een aantal daarvan kunnen worden beïnvloed, echter niet alle zoals bijvoorbeeld klimaat (tabel 4). Daarnaast is het van belang te realiseren dat nog onvoldoende duidelijk is hoe de factoren concreet inwerken op de populatie en hoe de onderlinge versterking daarvan is. Het is dan ook niet mogelijk garanties te geven of bepaald beheer tot een levensvatbare populatie kan leiden. Ook zijn enkele beheersmaatregelen ingrijpend zodat ook het maatschappelijk draagvlak overwogen worden. Het korhoen staat echter niet alleen qua ongunstige aantalsontwikkeling door de genoemde ontwikkelingen in het heidecultuurlandschap.

Beheer ingezet op het behoud van het korhoen, bijvoorbeeld door het vergroten van het areaal insectenrijk foerageergebied in akkerland, zou zo ook bij kunnen dragen aan behoud van soorten die nu ook een ongunstige staat van instandhouding kennen, zoals veldleeuwerik, patrijs en geelgors (Bos et al., 2010). Een groter, geschikt leefgebied met een voldoende grote populatie verspreid over een aantal natuurterreinen zodat sprake is van een hoger aantal individuen en uitwisseling tussen baltsplaatsen, zou de extinctiekans door verlies aan genetische variatie en inteelt aanzienlijk verkleinen. Met het vergroten van het leefgebied op de Sallandse Heuvelrug, door verdere boskap in het gebied zelf en door uitbreiding met omliggend extensief beheerd weide- en akkerland, met voor korhoenders geschikte verbindingzones tussen nabijgelegen heidegebieden, zal ook de kans op vestiging van deelpopulaties toenemen, en daarmee de kans op extinctie door toevalsprocessen (bijvoorbeeld branden).

Tabel 4

Beïnvloedbaarheid en kosten van beheermaatregelen die aangrijpen op populatieontwikkeling van het korhoen op de Sallandse Heuvelrug, door verbetering draagkracht, reproductie, en/of overleving.

	Beïnvloedbaar?	Arbeid & kosten
- = niet		
+ = matig		
++ = redelijk		
+++ = veel		
Areaal op de Sallandse Heuvelrug	++	++
Areaal in omliggende gebieden	++	+++
Klimaat	-	NVT
Inteeltdepressie	++	+
Populatie omvang	++	+
Habitat kwaliteit (voedsel)	++	+(+)
Predatiedruk: vos/zwarte kraai	+*	++
Predatiedruk: havik	-/+	+
Parasieten	-/+	+

*Effect predatie voor alleen vos en zwarte kraai. Hierbij wordt geen rekening gehouden met de mogelijke toename van (predatie door) andere predators.

Er zijn een aantal habitatbeheermaatregelen die verbetering van de voedselsituatie en de kuikenoverleving van het korhoen tot stand kunnen brengen, hoewel nog onvoldoende bekend is welke methoden het meest effectief zijn. Het is dan ook aan te bevelen om met deskundigen een beheerplan uit te werken. In ieder geval lijkt een veel robuuster verjongingsbeheer door branden en maaien de voedselkwaliteit te verbeteren. Het zijn relatief goedkope maatregelen, die na ca. vijf jaar geschikt kuikenhabitat op kunnen leveren. Bovendien hebben ze in tegenstelling tot het duurdere, traag werkende plaggen geen verdere verzuring of verstoring van de nutriëntenbalans tot gevolg en kunnen ze de effecten juist tegengaan, in ieder geval voor de korte termijn. Voor duurzaam herstel van de mineralen- en nutriënt-balans is een combinatie van verjongingsbeheer en bemesting met kalk en/of fosfor een optie. Bekalken (bijvoorbeeld met Dolokal) is een mogelijkheid om eventuele negatieve effecten van stikstofdepositie en verzuring van de hei tegen te gaan (Vogels, 2013). In de geplagde en bekalkte velden op de Sallandse Heuvelrug leek het fosforgehalte in de vegetatie hoger te zijn dan in niet bekalkte, geplagde locaties, dit kan bijdragen aan een hogere insectbeschikbaarheid in bekalkte velden. Vogels (2013) concludeert verder dat plaggen geen positieve uitwerking heeft op de voor planten beschikbare elementen fosfor en magnesium; bekalken zonder plaggen zou echter leiden tot een scherpe toename van de pH en versnelde mineralisatie van het organische stof en een ongewenste sterke verzuuring van de heide. Dit gevaar lijkt op de grofzandige grintbodems van de Sallandse Heuvelrug gering en het blijkt ook niet uit de recent bekalkte maai- en brandstroken waar de strooisellaag is blijven liggen. Hier lijkt geen sprake van verzuuring (P. ten Den, persoonlijke mededeling). Van bijvoorbeeld branden of maaien in combinatie met bemesting met steenmeel is het effect op plantkwaliteit c.q. insectbiomassa nog onvoldoende bekend, maar proefgewijze toepassing is een mogelijkheid.

De pioniersvegetatie na boskap levert mogelijk ook gunstige voedselomstandigheden gedurende een periode van vijftien jaren, waardoor kap van een deel van het bos rondom de heide bij zou kunnen dragen aan het (tijdelijk) verbeteren van het reproductief succes. Om de benutting van de ontstane kapvlakten door korhoenders te vergroten, dienen relatief grote oppervlakten te worden gekapt om eventuele predatie-risicos in de randzone te beperken.

Een inhaalslag voor de heideverjonging door robuuster branden en maaien, als ook robuuste boskap, kunnen de voedselkwaliteit voor korhoenkuikens dus op een relatief goedkope manier en korte termijn verbeteren. Een combinatie met aanvullende bekalking en/of bemesting met fosfor is mogelijk van belang voor duurzaam herstel van de mineralen- en nutriënten balansen. Het bovenstaande maakt echter duidelijk dat voor het laatste een degelijke experimentele proefopzet nodig is die een evaluatie

mogelijk maakt van de effectiviteit van de bovengenoemde maatregelen op insectenbeschikbaarheid tijdens de kuikenfase. Met het oog op de complexiteit van relaties en het gebrek aan kennis daaromtrent, zou een lagere gevoeligheid voor predatie te realiseren zijn via habitatbeheer (uitgekiend opslagbeheer), en vooral vergroting van het heideareaal.

4.4 Afwegingen

De toepassing van bovengenoemde maatregelen zal de kans verkleinen dat het korhoen in Nederland uitsterft, tenminste op de korte termijn. Vanwege de omvang en impact van dergelijke maatregelen is er wel voldoende draagvlak nodig bij bestuurders en betrokkenen, en dan vooral betrokkenheid op de lange termijn. Bij dit draagvlak spelen ook verschillende ethische kwesties een rol. De vraag is bijvoorbeeld of het gerechtvaardigd is dat er bos, habitat voor andere (zeldzame) soorten, gekapt worden ten gunste van heide. En wat het belang is voor het voorkomen van uitsterven van een soort in een restpopulatie, aan de rand van het Europese verspreidingsgebied van de soort die in Noord-Europa nog in grote getalen voorkomt? Als dat belang niet hoog wordt geacht, welke gevolgen heeft dit voor beheer van andere afnemende populaties? Ook is het van belang om af te wegen of er dieren gevangen mogen worden en elders worden loslaten om een populatie te versterken. Als de dieren worden weggevangen uit plekken waar ze anders zouden worden afgeschoten (bijvoorbeeld vliegvelden), lijkt het effect van wegvangen op de bronpopulatie nihil; maar is wegvangen uit gezonde populaties in natuurlijke gebieden te rechtvaardigen gegeven de verhoogde mortaliteitskansen van bijgeplaatste vogels op de Sallandse Heuvelrug en vooralsnog gering toekomstperspectief? Ten slotte spelen ook juridische overwegingen zoals de instandhoudingsverplichting (vogelrichtlijnsoort). Deze en afgeleide aspecten dienen goed overwogen te worden aangezien het korhoen alleen behouden kan worden met robuust beheer en bijplaatsing van korhoenders.

4.5 Fasenplan

Om te komen tot een duurzame populatie in Nederland zijn een aantal acties aan te bevelen, waarin twee fasen kunnen worden onderscheiden die beide van belang zijn. De eerste fase betreft het veiligstellen en verbeteren van de huidige situatie op de Sallandse Heuvelrug. De tweede fase kan worden gestart als de eerste fase positief is verlopen en richt zich vooral op het uitbreiden van de populatie naar heide en hoogveengebieden in de omgeving om de populatie als zodanig robuuster te maken.

Eerste fase:

Populatie-omvang

Het streven naar een minimum aantal dieren is gewenst om spontaan uitsterven te voorkomen. Doel is bij voorkeur om jaarlijks minimaal tien hennen en tien hanen in het leefgebied te hebben. Als die er niet lijken te zijn is het aan te bevelen dieren bij te plaatsen. Daarbij moet rekening worden gehouden met een initieel verhoogde kans op sterfte in de eerste twee maanden na uitzet (zie figuur 4 en 4.4). Uiteindelijk is het doel om het aantal korhoenders te laten groeien naar een populatie conform de draagkracht van het gebied (60+ dieren). Dan fungeert het tevens als bronpopulatie van waaruit dieren omliggende gebieden kunnen koloniseren.

Habitat

Het is aan te bevelen om middels habitatbeheer de condities voor korhoenders te verbeteren, primair met betrekking tot voedselbeschikbaarheid voor kuikens en areaaluitbreiding. Een robuust heideverjongingsbeheer en de geplande boskap van ten minste 300 ha in de komende vijf jaar (Natura 2000-plan Sallandse Heuvelrug) is daarbij van groot belang. Het verbeteren van de voedselbeschikbaarheid, inclusief het tegengaan van de effecten van vermesting en verzuring is wenselijk om de beschikbaarheid van insecten te vergroten. Het is noodzakelijk hiervoor een goed beheerplan uit te werken.

Veilig stellen extra habitat

In deze fase moeten de omliggende heide- en hoogveengebieden (en eventueel de verbindende corridors) veilig gesteld worden en daarnaast moeten alvast voorbereidingen getroffen worden om ze snel geschikt te kunnen maken voor het korhoen indien de eerste fase succesvol is verlopen. Het gaat om alle regionale Natura 2000-gebieden met een instandhoudingdoelstelling voor heide en hoogveen. Voor deze gebieden geldt, evenals voor de Sallandse Heuvelrug, dat gewerkt moet worden aan vergroting van het heide- of hoogveenareaal en verbetering van de interne kwaliteit en de toegankelijkheid tot omliggende, extensieve cultuurgronden. Verbindende elementen als de Zunasche heide, het Overtoom en het Middelveen worden momenteel al ingericht vanuit landinrichtingsprojecten.

Duur

Het is aan te bevelen om de eerste fase ten minste vijf jaar vol te houden om een van nature in aantallen fluctuerende soort als het korhoen de kans te geven een jaar met gunstige omstandigheden te kunnen benutten, alsook om het voorgestelde habitatbeheer tot resultaat te laten komen (time-laps van drie tot vijf jaar). Korhoenders kennen vele jaren met matige voortplantingsresultaten om vervolgens sterk in aantal toe te nemen in een seizoen met optimale condities qua voedselbeschikbaarheid en klimaat (zie ook figuur 3). Als bovenstaande condities in ten minste vijf jaar niet hebben geresulteerd in een goed voortplantingsresultaat, dan is het waarschijnlijk dat factoren die niet tot zeer matig beïnvloedbaar zijn, zoals klimaatverandering, een dominante rol spelen in de achteruitgang van de soort. In dat geval wordt aangeraden niet over te gaan tot fase twee.

Als in die jaren de populatie wel tot groei heeft kunnen komen dan is het mogelijk nog steeds niet duidelijk welke factoren in welke mate beperkend zijn voor het korhoen, maar is wel voldoende inzichtelijk wat minimaal noodzakelijk is voor populatiebehoud. Deze kennis dient benut te worden om fase twee in te zetten: het realiseren van geschikt leefgebied voor korhoenders in de omgeving van de Sallandse Heuvelrug.

Tweede fase:

Deze fase richt zich op omliggende heide- en hoogveengebieden als Wierdense veld, Lemele & -Archemerberg, de Borkeld en de Engbertsdijkvenen, inclusief de onderlinge verbindingzones. Zodra het beheer op de Sallandse Heuvelrug er toe heeft geleid dat de korhoenpopulatie weet te groeien en daarmee uit de kritieke fase is gekomen, dan is het wenselijk om te werken aan een metapopulatie, een verzameling van populaties met onderlinge uitwisseling. Een metapopulatie is vooral wenselijk om als het ware aan risicospreiding te doen. Mocht om wat voor reden dan ook een populatie bedreigd worden, bijvoorbeeld door een grote heidebrand, dan kan vanuit de andere populaties door natuurlijke migratie versterking plaatsvinden. Zodoende is de levensvatbaarheid van een metapopulatie beter gewaarborgd dan in een enkele kleine populatie.

Populatieomvang

In deze fase is bijplaatsing van dieren vanuit Zweden of elders niet meer noodzakelijk aangezien de populatie op de Sallandse Heuvelrug in principe over voldoende dieren beschikt om op natuurlijke wijze de omliggende gebieden te koloniseren. Wel kan dit proces van kolonisatie versneld worden door gericht hanen bij te plaatsen in een leeg gebied, als is vastgesteld dat hennen dat betreffende gebied frequent bezoeken. Dit heeft te maken met het gegeven dat hennen wel wegtrekken uit de geboortestreek, maar hanen slechts sporadisch. In Engeland is met deze methode goede ervaring opgedaan om het leefgebied van het korhoen snel te vergroten (Baines, persoonlijke mededeling, 2006) en wordt dan ook aangeraden om fase twee te bewerkstelligen. Of dit transloceren van hanen gebeurt met hanen van de Sallandse Heuvelrug of met dieren van elders zal in die fase op basis van de dan lopende ontwikkelingen en ervaringen afhangen.

Habitatverbetering

Het is aan te bevelen om de geschiktheid van de aanvullende heide- en hoogveengebieden in eerste instantie via vergelijkbare beheersmaatregelen te vergroten als waarmee goede ervaringen op de Sallandse Heuvelrug zijn opgedaan in fase één. Zowel in Salland als in de omliggende gebieden moet vervolgens duurzaam beheer plaats vinden met aandacht voor de drie vereisten van

korhoenleefgebied: foerageergebied, baltsplaatsen en nestgelegenheid. In de tussenliggende verbindingzones is de functie van baltsgebied en nestgelegenheid minder van belang. Hier kan het accent komen te liggen op akkerranden beheer, jonge bosaanplant en ruigte zodat het geschikt is als foerageergebied en voldoende dekking biedt. Aan te bevelen doelsoorten daarbij zijn naast korhoen bijvoorbeeld ook veldleeuwerik, patrijs en geelgors.

Literatuur

- Alatalo, R.V., J. Höglund & A. Lundberg (1991) Lekking in the black grouse: a test of male viability. *Nature* 352: 155-156.
- Angelstam, P. 1984. Sexual and seasonal differences in mortality of the black grouse, *Tetrao tetrix*, in Boreal Sweden. *Ornis Scand.* 15: 123-124.
- Arlettaz, R., P. Patthey, M. Baltic, T. Leu, M. Schaub, R. Palme & S. Jenni-Eiermann, 2007. Spreading free-riding snow sports represent a novel serious threat for wildlife. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274(1614): 1219-1224.
- Baines, D. & M. Richardson, 2007. An experimental assessment of the potential effects of human disturbance on black grouse *Tetrao tetrix* in the North Pennines, England. *Ibis* 149: 56-64.
- Baines, D. (1996) The implications of grazing and predator management on the habitats and breeding success of black grouse *Tetrao tetrix*. *Journal of Applied Ecology*, 33. 54-62.
- Baines, D. 1994: Seasonal differences in habitat selection by Black Grouse *Tetrao tetrix* in the northern Pennines, England. *Ibis* 136: 39-43.
- Baines, D., Warren, P.K. & Calladine, J.R. (2002). Spatial and temporal differences in the abundance of black grouse and other moorland birds in relation to reductions in sheep grazing. *Aspects of Applied Biology*, 67: 245-252.
- Bijlsma R. G. 1993. *Ecologische atlas van de Nederlandse roofvogels*. Schuyt en Co., Haarlem. Bijlsma RG & Jansen E. 2010. Het Korhoen, de Havik en Staatsbosbeheer. *De Takkeling* 18: 108-131. Bos, D., R. Smit & M. Koopmans 2010. Voortgangsrapportage 2009-2010 herintroductie Korhoen in het Nationale Park de Hoge Veluwe. A&W rapport 1469. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek, Veenwoude.
- Blomqvist, D., A. Pauliny, M. Larsson & L.A. Flodin (2010) Trapped in the extinction vortex? Strong genetic effects in a declining vertebrate population. *BMC Evolutionary Biology* 10: 33.
- Burg, Arnold van den, 2012: Pathologisch onderzoek van niet uitgekomen eieren en dode kuikens van het korhoen. *Biosphere Science Productions – rapportage*.
- Busche G. & Looft V. 2003. Zur Lage der Greifvögel im Westen Schleswig-Holsteins im Zeitraum 1980-2000. *Vogelwelt* 124: 63-81.
- Caizergues, A. & Ellison, L. N. 2000. Age-specific reproductive performance of black grouse *Tetrao tetrix* females. *Bird Study*, 47, 344-351.
- Caizergues, A. & L.N. Ellison, 2002. Natal dispersal and its consequences in Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Ibis* 144: 478-487.
- Caizergues, A., & Ellison, L. N. (1997). Survival of black grouse *Tetrao tetrix* in the French Alps. *Wildlife Biology*, 3(3), 177-186.
- Calladine, J., Baines, D. & Warren, P. 2002: Effects of reduced grazing on population density and breeding success of black grouse *Tetrao tetrix* in northern England. - *Journal of Applied Ecology* 39: 772-780.
- Cattadori, I. M., Haydon, D. T., & Hudson, P. J. (2005). Parasites and climate synchronize red grouse populations. *Nature*, 433(7027), 737-741.
- Charlesworth, D. & B. Charlesworth (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268.
- Cramp, S., & K.E.L. Simmons, 1982. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 2: Hawks to bustards. Oxford University Press.
- Cresswell W (2008) Non-lethal effects of predation risk in birds. *Ibis*. 150: 3-17.
- Crnokrak, P. & D.A. Roff (1999) Inbreeding depression in the wild. *Heredity* 83: 260-270.
- Crooks, K.R. & Soulé, M.E. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature*, 400, 563-566.
- De Bruijn, O., P.H.A.M. Dirks, P.G.A. ten Den, T. Klomphaar & H.G. Veerbeek (2005): Twintig jaar strijd om het behoud van het Korhoen op de Sallandse Heuvelrug. *De Levende Natuur*, 106, 50-57.

- De Groot, G.A., H.A.H. Jansman, J. Bovenschen, I. Laros Y. Meyer-Lucht & J. Höglund (2014) Inteelt onder Sallandse korhoenders – De genetische gevolgen van een kleine populatieomvang. Alterra, in prep.
- De Hoyó, J., A. Elliott & J. Sargatal (eds.), 1994 : Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guinifowl. (Family Tetraonidae / Grouse). Lynx Edicions, Barcelona.
- Duncan, J. S., Reid, H. W., Moss, R., Phillips, J. D., & Watson, A. (1978). Ticks, louping ill and red grouse on moors in Speyside, Scotland. *The Journal of Wildlife Management*, 500-505.
- Erikstad, K. E. & Andersen, R. (1983) The effect of weather on food intake, insect prey selection and feeding time in different sized willow grouse broods. *Ornis Scandinavica* 14, 249-252.
- Frankham R., J.D. Ballou & D.A. Briscoe (2010) Introduction to conservation genetics. Tweede editie. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franklin, I.R. (1980) Evolutionary change in small populations. In: M.E. Souleand & B.A. Wilcox (eds.) *Conservation Biology: An Evolutionary Ecological Perspective*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. Page 135-140.
- Gimingham, C.H., 1985. Age related interactions between *Calluna-vulgaris* and phytophagus insects. *Oikos* 44 (1): 12-16.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., A.T. Kuiters, D.R. Lammertsma, H.A.H. Jansman, H.P. Koelewijn & E.A. van der Grift, 2004. Een Programma van Eisen voor Soortbeschermingsplannen. Voorstel om te komen tot meetbare criteria voor ex ante en ex post evaluatie van soortbeschermingsplannen. Alterra-rapport 1098, Wageningen.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., G.J. Brandjes, R. van Eekelen, F.J.J. Niewold, P.G.A. Ten Den en H.W. Waardenburg 2002: Faunabeheerplan Nationaal Park Sallandse Heuvelrug i.o. Alterra rapport 502.
- Hammerly, S.C., M.E. Morrow & J.A. Johnson (2013) A comparison of pedigree- and DNA-based measures for identifying inbreeding depression in the critically endangered Attwater's Prairie-chicken. *Molecular Ecology* 22: 5313-5328.
- Haysom, K.A. & J.C. Coulson 1998. The Lepidoptera associated with *Calluna vulgaris*: Effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological Entomology* 23 (4): 377-385.
- Heringa, R., 2001. The fate of the black grouse. Management experiences in restoration of heathland in Sallandse Heuvelrug. IUCN grouse specialist group newsletter Grouse news summer.
- Höglund, J., D. Baines, J.K. Larsson & G. Segelbacher, 2003. Population fragmentation and genetic variability in European Black Grouse – a progress report. *Sylvia* 39S: 17-23.
- Höglund, J., J.K. Larsson, H.A.H. Jansman & G. Segelbacher (2007) Genetic variability in European black grouse (*Tetrao tetrix*). *Conservation genetics* 8: 239-243.
- Höglund, J., R.V. Alatalo, A. Lundberg, P.T. Rintamäki & J. Lindell, 1999. Microsatellite markers reveal the potential for kin selection on black grouse leks. *Proc. R. Lond. B* 266: 813-816.
- Höglund, J., S.B. Pieltney, R.V. Alatalo, J. Lindell, A. Lundberg & P.T. Rintamäki, 2002. Inbreeding depression and male fitness in black grouse. *Proc. R. Lond. B* 269: 711-715.
- Holmstad, P. R., Hudson, P. J., & Skorping, A. (2005). The influence of a parasite community on the dynamics of a host population: a longitudinal study on willow ptarmigan and their parasites. *Oikos*, 111(2), 377-391.
- Holst-Jørgensen, B. (2000) The black grouse in Denmark 1978-2000. *Cahiers d'Éthologie* 20,505-508.
- Hudson, P. J., Dobson, A. P., & Newborn, D. (1992). Do parasites make prey vulnerable to predation? Red grouse and parasites. *Journal of Animal Ecology*, 681-692.
- Hudson, P. J., Dobson, A. P., & Newborn, D. (1998). Prevention of population cycles by parasite removal. *Science*, 282(5397), 2256-2258.
- Immitzer, Markus, Ursula Nopp-Mayr, and Margit Zohmann. Effects of habitat quality and hiking trails on the occurrence of Black Grouse (*Tetrao tetrix* L.) at the northern fringe of alpine distribution in Austria. *Journal of Ornithology*: 1-9.
- Isomursu, M., Rätti, O., Helle, P., & Hollmén, T. (2006). Sex and age influence intestinal parasite burden in three boreal grouse species. *Journal of Avian Biology*, 37(5), 516-522.
- Isomursu, M., Rätti, O., Helle, P., & Hollmén, T. (2008, December). Parasitized grouse are more vulnerable to predation as revealed by a dog-assisted hunting study. In *Annales Zoologici Fennici* (Vol. 45, No. 6, pp. 496-502). Finnish Zoological and Botanical Publishing.
- IUCN, 1996. IUCN/SSC Guidelines For Re-Introductions. <http://www.iucn.org/themes/ssc/pubs/policy/reinte.htm>
- IUCN, 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 10 December 2013.

-
- Jankovska, I., Bejcek, V., Langrova, I., Válek, P., Vadlejch, J., & Čadková, Z. (2012). Black grouse in Czech Republic and its parasites. *Helminthologia*, 49(2), 78-81.
- Jansman, H.A.H. & D.L. Lammertsma 2012. Mogelijkheden voor versterking van de korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug. Alterra-adviesrapport. 41p.
- Jansman, H.A.H., J. Bovenschen, M.C. Boerwinkel, M. Perez-Haro, F.J.J. Niewold & H.P. Koelewijn, 2004. Genetische diversiteit binnen de fokpopulatie van Korhoenders op Nationaal Park De Hoge Veluwe in relatie tot referentiepopulaties. Alterra-onderzoeksrapport korhoen 2004-1, Wageningen.
- Jansman, H.A.H., Niewold, F.J.J., Bovenschen, J. & Koelewijn, H.P. (2004) Korhoenders op de Sallandse Heuvelrug. Een populatie-genetische analyse van het wel en wee van Nederlands laatste populatie. Alterra-rapport 1122. Alterra, Wageningen.
- Kauhala, K., Helle, P. & Helle, E. (2000) Predator control and the density and reproductive success of grouse populations in Finland. *Ecography*, 23, 161-168.
- Keller L.K. & D.M. Waller, 2002. Inbreeding effects in wild populations. *TREE* 17: 230-241.
- Kenward R.E. 2006. *The Goshawk*. Poyser/Black, London
- Klaus, S. (1998) Breeding and releasing projects for capercaillie in Germany. *Reintroduction-News/IUCN*, 16, 7-9.
- Kirby, A. D., Smith, A. A., Benton, T. G., & Hudson, P. J. (2004). Rising burden of immature sheep ticks (*Ixodes ricinus*) on red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) chicks in the Scottish uplands. *Medical and Veterinary Entomology*, 18(1), 67-70.
- KNMI (2011). *De Bosatlas van het klimaat*, Noordhoff Uitgeverij, Groningen, www.klimaatatlas.nl.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. San Francisco, California: Benjamin Cummings.
- Kruijt, J. & De Vos, G. 1988. Individual variation in reproductive success in male black grouse, *Tetrao tetrix* L. *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago, 279-290.
- Kuiken, T. 2013. Interpretatie van het pathologisch onderzoek van korhoenkuikens doodgevonden op 23 juni 2013. Conceptverslag 26-09-'13, Erasmus MC Rotterdam.
- Kurki S., Helle, P., Lindén, H. & Nikula, A. 1997: Breeding success of Black Grouse and Capercaillie in relation to mammalian predator densities on two spatial scales. *Oikos* 79: 301-310.
- Kurki, S., Nikula, A., Helle, P. & Lindén, H. (2000) Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology*, 81, 1985-1997.
- Kurki, S., Nikula, A., Helle, P. & Lindén, H. 1998: Abundance of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes. *Journal of Animal Ecology* 67: 874-886
- Lack, D. (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Oxford Univ. Press, London.
- Lebigre, C., R.V. Alatalo & H. Siitari (2010) Female-biased dispersal alone can reduce the occurrence of inbreeding in black grouse (*Tetrao tetrix*). *Molecular Ecology* 19: 1929-1939.
- Lindström J, E Ranta, M Linden, H Linden. 1997. Reproductive output, population structure and cyclic dynamics in Capercaillie, Black Grouse, and Hazel Grouse. *J. Avian Biol.* 28: 1-8.
- Loneux M., Lindsey J. K., Vandiepenbeeck M., Charlet O., Keulen C., Poncin P. & Ruwet J.-C. 2003. Climatic influence on Black Grouse population dynamic in Belgian Hautes-Fagnes Nature Reserve: an update. *Sylvia* 39(suppl.): 53-57.
- Loneux, M., 2000. Modélisation de l'influence du climat sur les fluctuations de population de Tétrins lyre *Tetrao tetrix* en Europe. *Cahiers d'éthologie*, 20 (2-3-4): 191-216.
- Ludwig G. X., Alatalo R. V., Helle P. & Siitari H. (2010) Individual and environmental determinants of early brood survival in black grouse *Tetrao tetrix*. *Wildlife Biology*, 16, 367-378.
- Ludwig, G.X., (2010). Altitudinal patterns of tick and host abundance: a potential role for climate change in regulating tick-borne diseases?. *Oecologia*, 162(1), 217-225.
- Ludwig, G.X., Alatalo, R.V., Helle, P., Linden, H., Lindström, J. & Siitari, H. (2006) Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. *Proceedings of the Royal Society London Series B*, 273, 2009-2016.
- Ludwig, T.; Storch I.; Graf, R.F. (2009) Historic landscape change and habitat loss: the case of black grouse in Lower Saxony, Germany. *Landscape Ecology* 24 (4): 533-546.
- Ludwig, T.; Storch I.; Wübbenhorst, J. (2008) How the Black Grouse was lost: historic reconstruction of its status and distribution in Lower Saxony (Germany). *Journal of Ornithology* 149: 587-596.
- Marcström V., Kenward R.E. & Engren E. 1988: The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* 57: 859-872.
- Marjakangas A, Puhto J (1999) Effect of supplemental winter feeding on the breeding of female black grouse (in Finnish with English)

-
- Marr, A.B., P. Arcese, M. Hochachka, J.M. Reid en L.F. Keller (2006) Interactive effects of environmental stress and inbreeding on reproductive traits in a wild bird population. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1406-1415.
- Martin, K. (1995). Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. *American Zoologist*, 35(4), 340-348.
- Martínez-Padilla, J., Redpath, S. M., Zeineddine, M., & Mougeot, F. (2013). Insights into population ecology from long-term studies of red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Journal of Animal Ecology*.
- McEwen, K., P. Warren & D. Baines 2009. Preliminary results from a translocation trial to stimulate black grouse *Tetrao tetrix* range expansion in northern England. *Folia Zool* 58(2): 190-194.
- Melbourne, B. A. & Hastings, A. 2008. Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity. *Nature*, 454, 100-103.
- Milonoff, M. (1994). An overlooked connection between goshawk and tetraonids – corvids ! *Suomen Riista* 40, 91–97 (in Finnish with an English summary).
- Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 1991. Soortbeschermingsplan Korhoen. Directie Natuur-, Milieu- en Faunabeheer, Den Haag.
- Moss, R., & Watson, A. (2001). Population cycles in birds of the grouse family (Tetraonidae). *Advances in ecological research*, 32, 53-111.
- Mulder, J.L. 2011. Vossenonderzoek op de Sallandse Heuvelrug 2009-2010. Bureau Mulder Natuurlijk, De Bilt. 46p.
- Nappée, C., 1982. Capercaillie and black grouse breeding in the Parc National des Cévennes and first release results. In: Lovel, T.W.I. (ed.). Proceedings of the 2nd international grouse symposium. Bonyrigg, Edinburgh. 218-228.
- Newborn, D., & Baines, D. (2012). Enhanced control of sheep ticks in upland sheep flocks: repercussions for red grouse co-hosts. *Medical and Veterinary Entomology*, 26(1), 63-69.
- Newton, I. (1993) Predation and limitation of bird numbers. *Current Ornithology*, 11, 143-198.
- Niewold F.J.J. 1990: The decline of black grouse in the Netherlands. In: Lumeij J. T. & Hoogeveen Y.R. (eds), *The future of wild Galliformes in the Netherlands*. Amersfoort.
- Niewold F.J.J. (1996) *Das Birkhuhn in den Niederlanden und die problematik des Wiederaufbaus der Population*. NNA Ber 1:11–20
- Niewold, F.J.J. & H. Nijland, 1987. Die Chancen des westeuropäischen Moor- und Heidebirkhuhns. *Z. Jagdwiss* 33: 227-241.
- Niewold, F.J.J. 1994: Herstelplan korhoen Noord-Nederland: het Fochtelooerveen en het Dwingelderveld als prioritaire accentgebieden. IBN-rapport 114.
- Niewold, F.J.J., 2002. Het Korhoen *Tetrao tetrix*. In: SOVON Vogelonderzoek Nederland, Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998-2000. Nederlandse Fauna 5.
- Niewold, F.J.J., P.G. Ten Den, H.A.H. Jansman, 2003. Het korhoen in de knel. Monitoring van de populatie op de Sallandse Heuvelrug in 2003. Wageningen, Alterra-tussenrapport korhoen.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42.
- Pearce-Higgins J.W., Grant M.C., Robinson M.C. & Haysom S.L. 2007. The role of forest maturation in causing the decline of black grouse *Tetrao tetrix*. *Ibis* 149: 143–155.
- Picozzi, N. 1986. Black Grouse research in north-east Scotland. Unpublished report, Banchory, Kincardineshire, 53 pp.
- Porter, R., Norman, R. A., & Gilbert, L. (2012). A model to test how ticks and louping ill virus can be controlled by treating red grouse with acaricide. *Medical and veterinary entomology*.
- Piertney, S.B. & J. Høglund, 2001. Polymorphic microsatellite DNA makers in black grouse (*Tetrao tetrix*). *Molecular Ecology Notes* 1: 303-304.
- Randolph, S. E. (2004). Evidence that climate change has caused 'emergence' of tick-borne diseases in Europe?. *International Journal of Medical Microbiology Supplements*, 293, 5-15.
- Reid, H. W., Duncan, J. S., Phillips, J. D. P., Moss, R., & Watson, A. (1978). Studies of louping-ill virus (Flavivirus group) in wild red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *Journal of Hygiene*, 81(321), 9.
- Robert, A. 2009. Captive breeding genetics and reintroduction success. *Biological Conservation* 142: 2915-2922.
- Robertson, P.A. & S.D. Dowell, 1990. The effects of hand-rearing on wild gamebird populations. In: Lumeij, J.T. & Y.R. Hoogeveen (red.) 1990

- Rödl, T., Berger, S., Romero, L. M., & Wikelski, M. (2007). Tamelessness and stress physiology in a predator-naive island species confronted with novel predation threat. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1609), 577-582.
- Roodbergen, M., Van den Bremer, L. & Sierdsema, H. 2013. De levensvatbaarheid van de Korhoenpopulatie op de Sallandse Heuvelrug - Sovon-onderzoeksrapport.
- Saether, B. E., Sutherland, W. J., & Engen, S. (2004). Climate influences on avian population dynamics. *Advances in Ecological Research*, 35, 185-209.
- Schei, E., Holmstad, P. R., & Skorping, A. (2005). Seasonal infection patterns in Willow Grouse (*Lagopus lagopus* L.) do not support the presence of parasite-induced winter losses. *Ornis Fennica*, 82(4), 137.
- Seiler, C., P. Angelstam & H.H. Bergmann, 2000. Conservation releases of captive reared grouse in Europe, What do we know and what do we need? *Cahiers d'Éthologie* 20 (2-3-4): 235-252.
- Selås, V., Sonerud, G.A., Framstad, E., Kålås, J.A., Kobro, S., Pedersen, H.B., Spidsø, T.K. & Wiig, Ø. (2011) Climate change in Norway: warm summers limit grouse reproduction. *Population Ecology*, 53, 361-371.
- Sierdsema, H., Schekkerman, H., & Scharenburg, C. V. (2010). Een veldleeuwerik zingt niet voor niets!: schatting van kosten van maatregelen voor akkervogels in de context van een veranderend gemeenschappelijk landbouwbeleid. Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu.
- Smit, R. & D. Bos 2008. Voortgangsrapportage 2007 herintroductie Korhoen in het Nationale Park de Hoge Veluwe. A&W rapport 1084. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek, Veenwoude.
- Smit, R. & M. Koopmans 2009. Voortgangsrapportage 2008-2009 herintroductie Korhoen in het Nationale Park de Hoge Veluwe. A&W rapport 1284. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek, Veenwoude.
- Soulé, M. E. (Ed.). (1987). *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press.
- Soulsbury, C.D., R.V. Alatalo, C. Lebigre & H. Siitari (2012) Restrictive mate choice criteria cause age specific inbreeding in female black grouse, *Tetrao tetrix*. *Animal Behaviour* 83: 1497-1503.
- Soulsbury, C.D., R.V. Alatalo, C. Lebigre, K. Rokka & H. Siitari (2011) Age-dependent inbreeding risk and offspring fitness cost in female black grouse. *Biology Letters* 7: 853-855.
- Spidsø, T.K., Hjeljord, O. & Dokk, J.D. (1997) Seasonal mortality of black grouse *Tetrao tetrix* during a year with little snow. *Wildlife Biology*, 3, 205-209.
- Spottiswood, C. & A.P. Møller (2004) Genetic similarity and hatching success in birds. *Proceedings of the Royal Society London B*. 271: 267-272.
- Storaas, T., Kastdalen, L., & Wegge, P. (1999). Detection of forest grouse by mammalian predators: A possible explanation for high brood losses in fragmented landscapes. *Wildlife Biology*(3), pp.
- Storch I. & Leidenberg Ch., 2003: Tourism, mountain huts and distribution of Corvids in the Bavarian Alps, Germany. *Wildlife Biology* 9: 301-308.
- Storch, I. (compilation and editing) 2007. *Grouse: Status Survey and Conservation Action Plan 2006-2010*. Gland, Switzerland: IUCN and Fordingbridge, UK: World Pheasant Association.
- Storch, I., T. Ludwig & F. Knauer 2009. Erfolgsaussichten einer Betsandsstützung für das Birkhuhn in der Rhön. Arbeitsbereich ZWilderökologie und Wildtiermanagement, Forstzoologisches Institut Universität Freiburg.
- summary). *Suomen Riista* 45:7-15
- Summers, R.W., Green, R.E., Proctor, R., Dugan, D., Lambie, D., Montcrieff, R., Moss, R. & Baines, D. (2004) An experimental study of the effects of predation on the breeding productivity of capercaillie and black grouse. *Journal of Applied Ecology*, 41, 513-525.
- Teixeira, R.M. (red.) 1979. *Atlas van de Nederlandse Broedvogels*. Natuurmonumenten, s'-Graveland.
- Ten Den, P.G.A & F. Niewold 2013. De Korhoenpopulatie van de Sallandse Heuvelrug in 2012. Rapportage tweede jaar van onderzoek. Rapport Korhoen 2012 TDFF/ NWI. Niewold Wildlife Infocentre, Ten Den Flora & Fauna, Haarle. 28 p.
- Ten Den, P.G.A. & F.J.J. Niewold 2011. De korhoenpopulatie van de Sallandse Heuvelrug in 2011. Rapportage eerste jaar van onderzoek. Rapport Korhoen NWI-KO.2011.04. Ten Den-Flora & fauna, Haarle. 29 P.
- Ten Den, P.G.A. & F.J.J. Niewold 2014 in prep
- Ten Den, P.G.A. 2008. Predatiebestrijding in het Nationaal Park De Sallandse Heuvelrug. Leidraad voor de bestrijding van vossen en kraaien, gebaseerd op de workshop "predatiebestrijding" gehouden op 14 november 2007 te Holten.

-
- Ten Den, P.G.A., F.J.J. Niewold & H.A.H. Jansman 2010. Korhoen Sallandse Heuvelrug 2010. Alterra notitie Korhoen 2010.
- Ten Den, P.G.A., H.A.H. Jansman & F.J.J. Niewold 2007. Korhoen Sallandse Heuvelrug in 2007. Alterra notitie Korhoen 2007.
- Thirgood, S. J., Redpath, S. M., Rothery, P., & Aebischer, N. J. (2000). Raptor predation and population limitation in red grouse. *Journal of Animal Ecology*, 69(3), 504-516.
- Thirgood, S.J., Redpath, S.M., Campbell, S. & Smith, A. (2002) Do habitat characteristics influence predation on red grouse? *Journal of Applied Ecology*, 39, 217-225.
- Tornberg, R., Helle, P., & Korpimäki, E. (2011). Vulnerability of black grouse hens to goshawk predation: result of food supply or predation facilitation?. *Oecologia*, 166(3), 577-584.
- Tornberg, Risto. (2001) "Pattern of goshawk *Accipiter gentilis* predation on four forest grouse species in northern Finland." *Wildlife Biology* 7.4: 245-256.
- Turbill, C. & Ruf, T. 2010. Senescence is more important in the natural lives of long- than short-lived mammals. *Plos One*, 5.
- Valkama, J., E. Korpimäki, B. Arroyo, P. Beja, V. Bretagnolle, E. Bro, R. Kenward, S. Manosa, S. M. Redpath, S. Thirgood, J. Vinuela. 2005. Birds of prey as limiting factors of gamebird populations in Europe: a review. *Biological Reviews* 80:171-203
- Van den Bremer, L., Sierdsema, H. & P. Wouters 2010. Herinstructie van het Korhoen op de Regte Heide; Voortgangsrapportage projectjaar 2009-10. SOVON-onderzoeksrapport 2010/17. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen
- Van den Burg, A. 2012. Pathologisch onderzoek van niet uitgekomen eieren en dode kuikens van het korhoen. Biosphere Science Productions. V30-11-2012.
- Van der Lans, H. 2001. Evaluatie soortbeschermingsplan Korhoen Sallandse Heuvelrug. Ecoplan.
- Van Kleunen A., Sierdsema H., Majoor F. & de Boer V. 2011. Voortgangsrapportage begeleiding herinstructieproject Korhoen NP De Hoge Veluwe najaar 2010- zomer 2011. SOVON onderzoeksrapport 2011/15, SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Van Manen, W. 2008. Broedvogelinventarisatie Sallandse Heuvelrug. SOVON/SBB rapport
- Vergeer P, Hendry A, Ouborg NJ (2008) Genetic considerations of introduction efforts. In: *Conservation Biology: Evolution in Action*. Carroll, S.P. & Fox, C.W. (editors). Pp. 117-130
- Vickery, J. A., Feber, R. E., & Fuller, R. J. (2009). Arable field margins managed for biodiversity conservation: a review of food resource provision for farmland birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 133(1), 1-13.
- Vogels, J. 2013. Voedsel van korhoenkuikens onder het vergrootglas. De relatie tussen plantkwaliteit en dichtheid van ongewervelde fauna op de Sallandse Heuvelrug. Stichting Bargerveen, Eindrapport September 2013.
- Warren, P., Baines, D., & Henderson, C. 2003: Cutting trials to enhance brood rearing habitats for Black Grouse in northern England. *Sylvia, Journal of Ornithology* 39 (suppl.):81-86.
- Warren, P., D. Baines & M. Richardson 2009. Mitigating against the impacts of human disturbance on black grouse *Tetrao tetrix* in northern England. *Folia Zool* 58(2): 183-189.
- Warren, P.K. & Baines, D. 2002: Dispersal, survival and causes of mortality in black grouse *Tetrao tetrix* in northern England. - *Wildl. Biol.* 8: 91-97.
- Wegge, P. & Rolstad, J. (2011) Clearcutting forestry and Eurasian boreal forest grouse: Long term monitoring of sympatric capercaillie *Tetrao urogallus* and black grouse *T. tetrix* reveals unexpected effects on their population performances. *Forest Ecology and Management*, 261, 1520-1529
- Westemeier, R.L., J.D. Brawn, S. A. Simpson, T.L. Esker, R.W. Jansen, J.W. Walk, E.L. Kershner, J.L. Bouzat, K.N. Paige 1998. Tracking the Long-Term Decline and Recovery of an Isolated Population. *Science* 282: 1695-1698.
- Widén, Per. (1987) "Goshawk predation during winter, spring and summer in a boreal forest area of central Sweden." *Ecography* 10.2: 104-109.
- Wiebe, K. L. & Martin, K. 1998. Age-specific patterns of reproduction in white-tailed and willow ptarmigan *Lagopus leucurus* and *L. lagopus*. *Ibis*, 140, 14-24.
- Wubbenhorst, J. & J. Pruter 2007. Grundlagen für ein Artenhilfsprogramm Birkhuhn in Niedersachsen. *Naturschutz und Landschaftsplege in Niedersachsen*, heft 42. Niedersächsischer Landesbetrieb für Wassewirtschaft, Küsten- und Naturschutz (NLWKN). 116p.

Aan te raden websites:

http://www.iucnsscrg.org/policy_guidelines.html

<http://www.galliformes-sg.org/home.html>

<http://www.pheasant.org.uk/uploads/design/pdfs/GalliformReintroGlines.pdf>

http://wdfw.wa.gov/conservation/research/staff/schroeder_michael.html



Alterra Wageningen UR
Postbus 47
6700 AA Wageningen
T 0317 48 07 00
www.wageningenUR.nl/alterra

Alterra-rapport 2498
ISSN 1566-7197



Alterra Wageningen UR is hét kennisinstituut voor de groene leefomgeving en bundelt een grote hoeveelheid expertise op het gebied van de groene ruimte en het duurzaam maatschappelijk gebruik ervan: kennis van water, natuur, bos, milieu, bodem, landschap, klimaat, landgebruik, recreatie etc.

De missie van Wageningen UR (University & Research centre) is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen UR bundelen 9 gespecialiseerde onderzoeksinstituten van stichting DLO en Wageningen University hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 6.000 medewerkers en 9.000 studenten behoort Wageningen UR wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.

To explore
the potential
of nature to
improve the
quality of life



Alterra Wageningen UR
Postbus 47
6700 AA Wageningen
T 317 48 07 00
www.wageningenUR.nl/alterra

Alterra-rapport 2498
ISSN 1566-7197

Alterra Wageningen UR is hét kennisinstituut voor de groene leefomgeving en bundelt een grote hoeveelheid expertise op het gebied van de groene ruimte en het duurzaam maatschappelijk gebruik ervan: kennis van water, natuur, bos, milieu, bodem, landschap, klimaat, landgebruik, recreatie etc.

De missie van Wageningen UR (University & Research centre) is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen UR bundelen 9 gespecialiseerde onderzoeksinstituten van stichting DLO en Wageningen University hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 6.000 medewerkers en 9.000 studenten behoort Wageningen UR wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.

