

**ADVIES VAN HET INSTITUUT VOOR NATUUR- EN BOSONDERZOEK**

INBO.A.2006.204



**Invloed van Vos op bodembroeders :  
een literatuurverkenning**

Nummer : INBO.A.2006.204

Datum : 03 mei 2006

Auteur : Koen Van Den Berge

Vragen naar : Koen Van Den Berge

Geadresseerde : kabinet minister K. Peeters, via Agentschap voor Natuur- en Bos, dhr. Mark Van den Meersschaut

Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek

Gaverstraat 4

9500 Geraardsbergen

# Invloed van Vos op bodembroeders : een literatuurverkenning

K. Van Den Berge  
03/05/06

## Inleiding

In een eerder advies in functie van de aanpassing van het jachtopeningsbesluit 1998-2003 met betrekking tot de Vos (in het kader van onderzoekopdracht BG/5/1995) stelden de auteurs (VERHAGEN & VERVAEKE, 1998) : *“Te veel leeft nog het idee bij de jagerij dat de relatie prooi-predator er één is waarbij de predator de aantallen in de prooipopulaties reguleert. Wetenschappelijk onderzoek heeft onomstotelijk aangetoond dat dit juist omgekeerd is.”*

*Als globaal ecologisch concept geldt dit dan ook als uitgangspunt.* Toch blijft de relatie tussen predators en hun prooi reeds meerdere decennia het voorwerp uitmaken van talloze studies, en dit met betrekking tot diverse toepassingen zoals biologische bestrijding, jacht en natuurbescherming. Op basis van deze vaststelling alleen al is het duidelijk, dat hier een veelheid aan omstandigheden een rol kunnen spelen. Zij maken dan ook dat de ene prooi-predatorrelatie hoegenaamd niet automatisch met een andere te vergelijken valt. In hoger genoemd advies werd dan ook aandacht gevraagd voor de situatie van grondbroeders in reservaten en weidevogelgebieden.

Een onderwerp waarover in de wetenschappelijke wereld kennelijk zo veel te doen is, vergt derhalve enige globale duiding. Hierna volgend worden daarom, heel summier, een aantal aspecten en omstandigheden geschetst die een essentiële rol spelen bij de diverse types van predator-prooisystemen.

## Prooi-predatorrelaties in een notendop

- (0) *Passieve versus actieve predatie* : bij passieve predatie treedt geen enkele aanpassing – noch in gedrag noch in aantallen – op bij de predator ten gevolge van verandering in voorkomen van de prooi. Dit komt in de regel niet voor bij hogere (gewervelde) predators, en blijft hier verder buiten beschouwing.
- (1) *Gespecialiseerde predator versus een generalistische predator* : een gespecialiseerde predator predeert op slechts één of een zeer beperkt aantal prooisoorten. Populatieschommelingen tussen beide zijn daardoor gekoppeld en worden door een wisselwerking van factoren onderling gestuurd (meestal vanuit de prooi). Afname van de prooi leidt, met enig faseverschil, tot afname van de predator. Precies door het zeldzamer worden beschermt de prooi zichzelf als het ware, gezien de predator moet uitwijken of zal sterven. Bij toename van de prooi neemt ook de predatorstand weer toe (*numerieke respons*). Dergelijke systemen zijn vooral typisch voor arctische of subarctische gebieden, en komen relatief weinig voor in onze gematigde klimaatszone.
- (2) Generalistische predators hebben een breed gamma aan prooisoorten, en kiezen

- daarvan automatisch die soort of categorie (leeftijd,...) die met de minste inspanning (hoogste rendement) te pakken is : d.i. de *functionele respons*. Dit betekent evenwel ook dat, in aanwezigheid van een rijkelijk aanbod van een of enkele prooi-soorten, het zeldzaam zijn van een andere potentiële prooi-soort geen invloed hoeft te hebben op het voorkomen van de predator. Hier zal dus ook geen ‘toenemende bescherming’ ontstaan ten aanzien van ‘verdere’ predatie. Een zeldzame soort kan dan, gewoon door toeval, eventueel toch ten prooi vallen (*demografische stochasticiteit*).
- (3) Wanneer bij generalistische predators de hoofdprooi-soort (cyclisch, seizoenaal) afneemt, zal de predator spontaan overschakelen naar andere prooi-soorten die tot daarvoor nauwelijks werden gevangen. Een populatiecyclus van één prooi-soort kan daardoor tevens cycli (seizoenaal of meerjaarlijks) genereren bij andere soorten, en de predatiedruk op meerdere, mogelijk minder algemene soorten periodiek verhogen (*alternatieve prooi-hypothese*).
  - (4) Predators met sterk *territoriaal gedrag* worden in dichtheid spontaan gelimiteerd : de interne sociale regulatie beperkt automatisch het aantal predators per eenheid van oppervlak. De grootte van het territorium wordt vastgelegd in functie van essentiële hulpbronnen, zoals veilige nestplaatsen en een duurzame voedselvoorziening. In dat laatste geval is zij dus gerelateerd aan het voorkomen van de belangrijkste prooi-soorten. Niet-territoriale predators kunnen daarentegen bij verhoogd prooiaanbod lokaal samentropen (*collectieve reactie* in gedrag) en een versnelde respons geven op een tijdelijk verhoogd prooiaanbod.
  - (5) Een prooi-soort of prooigamma kan onderhevig zijn aan meerdere predatorsoorten tegelijk, die met elkaar in concurrentie treden. Verschuivingen in de stand van één predator zal daardoor de stand van de andere predator(s) kunnen beïnvloeden. Dit kan resulteren in een wijziging van de grootte van de individuele territoria overeenkomstig de gewijzigde beschikbaarheid van het voedselaanbod, of, bij generalistische predators, in een wijziging tussen hoofd- en alternatieve prooikeuze (gestuurd door de functionele respons).
  - (6) Prooi-soorten met een uitgesproken *r-populatiestrategie* worden door predatie veel directer beïnvloed in vergelijking met prooi-soorten met *K-populatiestrategie*. K-strategen hebben immers allerlei interne feedback mechanismen ter regulatie van hun populatie op een min of meer gelijkblijvend niveau (‘evenwichtssoorten’), waarbij o.a. ook predatiesterfte ingecalculleerd zit. Daarentegen worden r-strategen gekenmerkt door een explosieve voortplanting, gestuurd door onvoorspelbare – gunstige – omstandigheden (‘plaagsoorten’), waarbij predatiesterfte evenwel niet gecompenseerd wordt. De algemeen gekende ‘positieve’ (effectieve) invloed van predators op muizen- en rattenpopulaties is hier een voorbeeld van. Van ditzelfde fenomeen wordt ook gebruik gemaakt in biologische bestrijding (lieveheersbeestjes versus bladluizen).
  - (7) Het effect van predatie op K-strategen wordt klassiek geacht ‘op te gaan’ in het geheel van *compensatorische* mechanismen leidend tot een min of meer constante *evenwichtsdensiteit*. Predatie treft hier niet meer dan het zogenaamd ‘*doomed surplus*’: het overtal van een populatie dat sowieso gedoemd is te verdwijnen (indien niet door predatie, dan bvb. door hongersterfte gezien er niet genoeg voedsel ter beschikking zal blijven voor alle dieren). Het is precies dit doomed surplus waarop ook de jacht zich beroept om repetitief een deel van wildpopulaties te mogen ‘oogsten’ zonder

noodzakelijkerwijs het populatieniveau te beïnvloeden.

- (8) In deze context treedt het onderscheid tussen het populatieniveau in het voorjaar (d.i. op het einde van het ongunstige winterseizoen en aan het begin van het voortplantingsseizoen) en in het najaar (d.i. na de voortplantingsperiode) nadrukkelijk naar voren. De *voorjaarsstand* geldt als minimumniveau en als basis-referentiestand (of gewoon 'stand') ; de *najaarsstand* geldt als maximumniveau. Zij zijn de uitersten binnen de jaarlijkse, seizoenale en normale populatieschommeling.
- (9) Bij het beschouwen van het effect van predatie op een prooipopulatie dient een duidelijk onderscheid te worden gemaakt al naargelang de voorjaars- dan wel de najaarsstand als referentie wordt beschouwd. Het effect op de najaarsstand is algemeen bekend en 'aanvaard' (cf. functionele respons, doomed surplus), en kan als ongunstig beschouwd worden voor een op regelmatige oogst gericht systeem (concurrentie t.a.v. jacht). Op het vlak van conservatie hoeft dit echter geen zorgen te baren.
- (10) Vervolgens rijst de pertinente vraag of de *dichtheidsafhankelijkheid* van de predatie enkel binnen de seizoenale schommeling van een prooi-soort blijft, dan wel tevens impact heeft op de stand zelf, over de jaren heen. Bij dichtheidsafhankelijke predatie wijzigt de *predatiedruk* (percentage individuen dat gedood wordt) tengevolge van wijzigingen in de prooidichtheid. Alleen dan kan er sprake zijn van een invloed op de stand van de prooipopulatie : het aandeel dieren dat gedood wordt stijgt met toenemende prooidichtheid, zodat predatie tegen de groei van de populatie inwerkt. In dat geval geldt predatie als een van de sturende factoren die de evenwichtsdichtheid van de K-prooi-soort zelf vastlegt : in aanwezigheid van de predator ligt dit niveau lager dan bij diens afwezigheid (*additieve mortaliteit*).
- (11) Veel recente studies focussen precies op deze vraagstelling, waarbij het globaal uitgangspunt dat de predatorstand gedictieerd wordt vanuit de prooi-stand en niet omgekeerd, zou dienen te worden genuanceerd of zelfs gecorrigeerd. De nuance of correctie lijkt zich te concentreren rond *grondbroedende vogelsoorten* in combinatie met generalistische predators. Het punt zou zijn, dat predatie zich hier niet klassiek richt op de juveniele groep in combinatie met een aandeel, over het jaar heen, van de globale adulte groep, maar zich binnen deze adulte groep precies proportioneel meer zou concentreren op de grondbroedende moederdieren tijdens het voortplantingsseizoen. Predatie zou in zekere mate selectief zijn ten aanzien van het segment van de adulte groep van de prooi-soort dat precies als productieapparaat fungeert, waardoor precies ook de compenseerbaarheid van de predatiesterfte wordt gehypothekeerd.
- (12) Los van de (wetenschappelijke) vraag of hier de 'algemene prooi-predatorregel' al dan niet dient te worden genuanceerd of gecorrigeerd, mag er worden van uitgegaan dat de respectievelijke predator- en prooi-soorten 'ooit' in een zeker evenwicht met elkaar hebben kunnen overleven – zonet zouden we ze niet kennen als 'autochtone soorten' van eenzelfde ecosysteem. Wanneer nu de vraag rijst naar conservatie van specifieke prooi-soorten, dient deze te worden herleid naar de mogelijke veranderingen die aan de basis liggen van deze evenwichtsrelatie. Daarbij geldt dat, enerzijds, veel predatorsoorten sinds mensenheugenis algemeen bestreden werden en een dichtheid kenden die in veel gevallen (onnatuurlijk) lager was dan nu het geval is. Anderzijds is

er rekening te houden met mogelijke veranderingen in de omstandigheden die de K-prooi soort zeker (ook) in haar populatieontwikkeling stuurt en limiteert : het voedselaanbod, veilige nestplaatsen,... Het is denkbaar dat voor sommige soorten de negatieve predatie-impact een *gevolg* is van het onvoldoende voorhanden zijn van bvb. veilige nestplaatsen, en dus geen primair determinerende factor. Anderzijds hoeft daarmee niet gezegd te zijn dat predatie nooit zelf een primaire factor kan zijn t.a.v. het niveau van een prooipopulatie.

- (13) Tot slot dient te worden genoteerd dat, eens een K-prooi soort zeldzaam of bedreigd is (door welke reden ook, zowel een uitstervende populatie als een beginnende rekolonisatie), het effect van predatie des te ingrijpender kan zijn. Bij heel lage dichtheden zullen de normale populatieregulerende compensatiemechanismen immers nauwelijks of niet werken.

Het is duidelijk dat het globale predator-prooivraagstuk een behoorlijk complex ecologisch vraagstuk is. Het is ook niet toevallig dat heel veel predator-prooistudies betrekking hebben op (sub)arctische regio's (Scandinavië,...) met relatief weinig soorten. In soortenrijkere ecosystemen is het vaak heel moeilijk het onderscheidenlijke belang van diverse factoren – en hun onderlinge (on)afhankelijkheid ! – voldoende eenduidig te kennen. Een dergelijke studie vergt immers noodzakelijkerwijs langetermijnonderzoek, terwijl precies bij lange onderzoekstermijnen veranderingen kunnen optreden die een grotere impact hebben dan wat onderzocht wordt (bvb. wijzigingen in de overwinteringgebieden van de prooi soort).

## Recente studies

Diverse actuele studies pogen elementen aan te dragen om de puzzel te kunnen vervolledigen. Vooraleer daarop in te gaan, past het een aantal citaten te geven uit enkele globale, relatief recente referentiewerken als vertrekbasis.

In het 'Overview'-hoofdstuk van het zeer breedvoerig referentiewerk m.b.t. *natural enemies* van CRAWLEY (1992) (p. 477) vinden we o.m. het volgende :

*The evidence on population regulation by natural enemies is equivocal. Most natural enemy exclosure experiments have demonstrated concomitant increases in prey numbers, but the studies were often short term and the changes in prey numbers may have been only transitory. It is often difficult to separate temporary increases in breeding success from genuine, long-term increases in prey density. Several detailed studies fail to show any response of prey density tot predator exclusion.*

...

*The jury is still out. Of course natural enemies could be important in prey populations regulation, but there is little direct experimental evidence that they are important. ... most of the evidence for the importance of natural enemies in prey population regulation comes from managed systems in which man is the predator, from systems involving the biological control of exotic pest species using introduced insect parasitoids,...*

Daarnaast wordt in dit referentiewerk – inmiddels bijna vijftien jaar geleden uitgekomen – toch enig voorbehoud gegeven ten aanzien van 'natural enemies and species richness' (p. 483) :

*Gamekeepers have traditionally believed that vermin (large, mobile generalist predators like foxes, crows and magpies) were responsible for reducing the diversity of 'desirable' prey species. The view was that these animals were sufficiently abundant that they could seek out and destroy nests and young of songbirds and game-birds. While this view is still controversial, it remains plausible that abundant generalist predators could have severe depressive effects on the abundance of highly preferred (or highly vulnerable) prey species. In so far as local extinction is more likely when population density is lower, then natural enemies which reduce prey abundance would increase the probability of local extinction, and hence tend to reduce local prey species richness.*

In het referentiewerk van NEWTON (1998) inzake **population limitation in birds** zijn t.a.v. predatie volgende citaten te vinden onder de *concluding remarks* (p. 247) en *summary* (p. 248) :

*To judge from the studies here, predation may reduce the post-breeding numbers of a large proportion of birds, but the breeding numbers of only a small proportion. Many species show evidence of limitation by food-supplies or nest-sites, and among many territorial species that have been studied, removal experiments in spring have usually revealed the presence of 'surplus' birds unable to breed through lack of space. Of the species that have been studied, ground-nesting ducks and game birds seem more often to be depressed in breeding numbers by predation than some other species, such as many songbirds. This may be because ground nests are vulnerable to a greater range of mammalian predators, and because some important predators (notably Fox) often kill the sitting hen as well.*

....

*In recent decades, human-induced changes in landscapes and in predator communities may have led to increased rates of nest predation and in some species to population declines. In 23 out of 27 experiments, the removal of corvid and mammalian predators usually led to improvements in the nest success of the target species. In 12 out of 17 experiments this was followed by increased post-breeding numbers, and in 10 out of 17 experiments by increased breeding numbers (up to 2.6-fold). Most experiments involved ground-nesting game birds and ducks, and predation was often influenced by quality of nesting cover and availability of alternative prey.*

*In some bird species that have been studied, predation seems to play a minor role in the direct limitation of breeding numbers, at least in areas and time periods where studies have been made. In some ground-nesting game birds and ducks, however, predation can hold breeding numbers below the level that otherwise occur, and females are more vulnerable than males, contributing to the uneven sex ratios usual in these birds.*

Een dergelijk voorzichtige synthese is ook de bevinding van een review-artikel van CÔTE & SUTHERLAND (1997) dat in diezelfde periode werd gepubliceerd :

*We conclude that predator removal often fulfills the goal of game management, which is to enhance harvestable post-breeding populations, but that it is much less consistent in achieving the usual aim of conservation managers, which is to maintain and, where appropriate, increase bird breeding population sizes.*

Als oorzaak voor deze onduidelijkheid wordt niet alleen verwezen naar mogelijke inherente regulatiemechanismen bij de onderzochte populaties, maar ook naar tekortkomingen in de onderzoeksopzet – waarmee de nood tot voorzichtigheid inzake het formuleren van conclusies

nog maar eens in de verf wordt gezet.

NEWTON (1998) daarentegen honoreert duidelijk een aantal onderzoeken die, naast een (algemeen verwachte) invloed op de najaarsstand, ook een invloed op de voorjaarsstand aantonen. Het gaat daarbij o.a. om de in jachtmiddens inmiddels veelvuldig aangehaalde studies uitgevoerd door de Game Conservancy Trust in het United Kingdom m.b.t. de Patrijs (POTTS *et al.*, 1994 ; TAPPER *et al.*, 1996 ; AEBISCHER, 1997), waarbij vooral de combinatie van biotoopverbeterende maatregelen met predatorcontrole (Vos + kraaiachtigen) goede resultaten geeft.

Daarnaast blijkt ook, zoals bvb. in een Zweedse studie aangetoond door LINDSTRÖM *et al.* (1994), de alternatieve-prooihypothese tot situaties te leiden waarbij, ten gevolge van het 'plots' terugvallen van een hoofdprooi (woelmuizen), m.b.t. de Vos effectief kon worden aangetoond dat *the classical view, that predators take but a "doomed surplus" of their prey, was false for these species in Scandinavia.*

Hoewel dit fenomeen vooral typisch lijkt te zijn voor – dan wel vooral bekend is van – subarctische situaties, is het niet ondenkbaar dat analoge (mogelijk minder uitgesproken) effecten ook optreden in onze soortenrijkere ecosystemen. Zij kunnen dan bvb. gestuurd worden door cycli in muizenpopulaties (BEINTEMA *et al.*, 1995), of door het optreden van periodieke massale sterfte bij Konijn t.g.v. van myxomatosis of RHD-syndroom.

## **Habitat en predatie**

Nogal wat recente studies proberen het relatieve belang en de (on)afhankelijkheid van habitatkwaliteit en predatiedruk als sturende factoren in de populatieontwikkeling van prooi-soorten na te gaan. Immers, los van de 'wetenschappelijke vraagstelling' naar het al dan niet kunnen optreden van additieve mortaliteit ten gevolge van predatie, richt de conservatieproblematiek zich vooral naar de oorzaken van het verbreken van vroeger bestaande evenwichten tussen predator en prooi (ook al handhaafde de prooi-soort zich mogelijk op een niveau dat lager was dan wanneer er geen predators zouden geweest zijn).

Een eerste elementair aspect daarbij is het feit dat de predatorpopulaties duidelijk gewijzigd kunnen zijn ten opzichte van een vroegere referentiesituatie. Het populatieniveau van menige predatorsoort was een aantal decennia geleden tot historische dieptepunten gebracht door het gecumuleerd effect van jarenlang ongeremde vervolging door de mens. Voor veel predatorsoorten is hierin recent een kentering opgetreden waarbij de populaties gingen uitbreiden, hetzij mondjesmaat (o.a. veel roofvogels), hetzij soms opvallend (sommige kraaiachtigen) tot relatief spectaculair. Dit laatste geldt o.a. voor de Vos, die in verschillende regio's tot voor enkele decennia totaal afwezig was en pas recent zijn oorspronkelijk areaal is gaan heroveren.

In een aantal gevallen hebben prooi-soorten zich met goed resultaat aangepast aan de nieuwe situatie, waarbij na een relatief korte overgangperiode (met eventueel tijdelijk een inzinking van de prooi-populatie) nieuwe evenwichten ontstonden.

Een algemeen bekend voorbeeld zijn de Lepelaars van Nederland die, na de komst van de Vos, naar eilanden verhuisden of in bomen gingen nestelen in plaats van op de grond (MULDER *et al.*, 2005, en referenties daarin).

Een ander voorbeeld betreft het broedsucces van de Kuifeend, waarbij deze grondbroeder als reactie op het opduiken van de Vos wat later op het seizoen ging broeden en wellicht daardoor

met meer succes van de beschermende vegetatie kon profiteren (VAN DER VALK, 1996).

Het tweede elementaire aspect daarbij betreft de recente wijzigingen in het habitat zelf. Het onderzoek naar het de relatie tussen predatiedruk en habitatkwaliteit (gesteldheid + oppervlakte) is volop lopende. Een aantal voorbeelden kunnen hier de gedachten vestigen.

Een Amerikaanse studie van KEYSER *et al.* (1998) over predatie op grondbroedende zangvogels toont een negatieve correlatie met de oppervlakte van de nestsites voor wat de grotere predators (waaronder Grijsze vos, Wasbeer,...) betreft. In kleine (bos)snippers blijven broedsels minder vaak onopgemerkt voor predators dan in meer uitgestrekte broedsites. Tot een analoge stelling komen SEYMOUR *et al.* (2004) met een modelmatige studie op basis van de vastgestelde interacties tussen foeragerende Vossen en nestelende steltlopers en watervogels in Engeland.

In een Deense studie beschrijft KRISTIANSSEN (1998) hoe broedsels van Grauwe gans in rietvelden beter tegen vossenpredatie beschermd zijn naarmate er meer natuurlijke barrières zijn (watergangen) of de vegetatiedichtheid hoger is. Vooral ook het ‘ontsluiten’ van rietvelden (ten behoeve van rietexploitatie) blijkt zoogdierpredatie in de hand te werken. Ten opzichte van predatie vanwege kraaiachtigen blijken dan weer andere factoren belangrijk te zijn (nabijheid hogere bomen als nestgelegenheid).

Omgekeerd wordt ook vastgesteld dat de aanwezigheid van een vossennest een negatief effect uitoefent op de broedvogelgemeenschap in de onmiddellijke omgeving van dit nest, zowel in intensief landbouwlandschap (TRYJANOWSKI *et al.*, 2002) als in een reservaat (RUIZ-OLMO *et al.*, 2003).

Hiertegenover kunnen dan de ervaringen geplaatst worden van experimentele studies waarbij men er kennelijk niet in slaagde enig effect op de prooistand (Fazant) aan te tonen wanneer de predatorcontrole te lokaal werd uitgevoerd (FREY *et al.*, 2003). Hier wordt uiteraard een essentieel luik aangesneden, meer bepaald hoé en in welke mate een mogelijk beoogde doelstelling zoals predatorreductie ook in de praktijk effectief kan worden gerealiseerd. Zeker bij een ‘hoog intelligente’ soort als de Vos, die bovendien eeuwenlang reeds vervolgd wordt en derhalve thans extreem ‘geselecteerd’ is op overleving, is dit geen evidente zaak (zonder te moeten terugrijpen naar middelen en methoden – vergiftiging,... – die hedendaags nauwelijks nog verdedigbaar zijn). Dit – bijzonder uitgebreide – luik van populatiedynamica van de Vos valt evenwel buiten het kader van deze literatuurstudie. Ter illustratie kan hier de experimentele studie van SUMMERS *et al.* (2004) worden vermeld, waar de beoogde vossenreductie effectief mislukte.

Hoewel de interrelatie tussen habitat en predatie niet steeds eenduidig is, moge het duidelijk zijn dat aspecten als ruimtelijke scheiding tussen predator en prooi (natuurlijke barrières,...) en vindbaarheid van de prooi (aard van vegetatie, verdunningseffect t.g.v. oppervlakte,...) zeker een grote rol kunnen spelen.

Voor veel grondbroedende soorten is de situatie t.a.v. dit soort aspecten (naast andere belangrijke aspecten zoals voedselbeschikbaarheid e.d.) de laatste decennia sterk in negatieve zin gewijzigd, zodat menig auteur de sleutel voor de oplossing terzake vooral in die richting zoekt. Dit is kennelijk ook de bevinding van DOCHY & HENS (2003) m.b.t. de akkervogels.

Ter remediëring van deze ongunstige context en voor het verder uitzoeken van dit soort dosis-effectrelaties worden door EVANS (2004) een aantal experimentele designs aangereikt : hier is verder onderzoek immers duidelijk gewenst, gezien ‘*population declines are often*



*attributed to either habitat change or increased predation rates, without a full consideration of the potential for these two factors to interact* en verder : *'very few appropriate studies have been conducted that allow the role of such interactions to be assessed accurately'*.

In het themanummer *'Prädation und der Schutz bodenbrütender Vogelarten'* van het ornitologische vakblad VOGELWELT komen ook LANGGEMACH & BELLEBAUM (2005) in hun uitgebreid inleidend overzichtsartikel met betrekking tot Duits onderzoek tot een analoge stellingname: *'Most field studies focused on selected aspects and single species in small study areas for short study periods. Their results do not show a uniform pattern but at least prove the complexity of predator-prey relationships and the environmental factors governing them. Thus, our understanding of these relationships and the development of conservation measures remain unsatisfactory.'*

Tot slot moet hier worden opgemerkt dat soms ook effecten spelen die niet direct met lokaal-gewijzigde omstandigheden te maken hebben, maar met veranderingen op een veel grotere schaal. Zoals reeds hoger vermeld, ondergaan trekvogels uiteraard ook de invloeden van wijzigingen in hun overwinterings- respectievelijk overzomeringsgebieden. Daarnaast kunnen gestage klimaatwijzigingen een drempel-effect veroorzaken voor bvb. soorten die op de rand van hun natuurlijk verspreidingsareaal leven. Zo zou de achteruitgang c.q. verdwijning van het Korhoen uit onze contreien mede aan de verzachting en vernatting van onze winters toe te schrijven zijn (LONEUX, 2003).

## **Bevindingen in Nederland**

Fysisch-landschappelijk ligt Nederland, als direct-aanpalend buurland, letterlijk in het verlengde van Vlaanderen, en wordt daarom vaak als referentie in de Vlaamse natuurconservatie gehanteerd. Vanouds is het een land met aanzienlijke populaties weidevogels en andere grondbroedende soorten. De internationaal vastgestelde achteruitgang bij veel van deze soorten wordt ook in Nederland met lede ogen aangezien, en noopt hen tot maatregelen waar mogelijk. De discussie m.b.t. de positie van de Vos en een aantal andere predators is daar dan ook al meerdere jaren zeer actueel en wordt er bijwijlen behoorlijk emotioneel gevoerd.

Zo deed BEINTEMA (1997) – als auteur van de fraaie weidevogelatlas (BEINTEMA *et al.*, 1995) een nochtans onverdachte bron – de controverser eind de jaren '90 hoog oplaaien met enkele stellingen zoals *'De groei van het aantal vrijwillige weidevogelbeschermers is verheugend, maar heeft een onvoorziene negatieve gevolge : een pijlsnelle daling van de populariteit van predatoren'* en *'Op jaarvergaderingen van vrijwilligersgroepen wordt de vos geëtaleerd als het grootste probleem, in plaats van het graslandbeheer waar het uiteindelijk om draait'*. Zijn besluit was dan ook *'Het probleem van de predatoren zit voor een groot deel tussen de oren'*.

De bevindingen en opvattingen van BRANDSMA (1999, 2002) inzake de weidevogelstand worden, wanneer die naast de belangrijke graslandkarakteristieken ook de negatieve invloed van de Vos vooropstelt, door de redactie (ANONIEM, 2002) veiligheidshalve met de nodige beschouwingen ingeleid : *'Er wordt meer geschaakt met de natuur dan ooit. .... En de onderzoeker kiest dan duidelijk partij...'*.

Om deze discussie verder uitgeklaard te krijgen, en vooral ook in het licht van de nieuwe Flora- en Faunawet waarbij de Vos in het landelijk gebied 'ruim baan' zou krijgen, bracht het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (thans Alterra) twee vossenrapporten uit : NIEWOLD & JONKERS (1999) voor het niveau Nederland, en NIEWOLD & MÜSKENS (1999) voor het niveau Noord-Brabant.

Voor wat dit laatste betreft, vatten de auteurs het predatie-effect als volgt samen : *'Ofschoon het effect van predatie op het voorkomen van potentiële prooi-soorten niet altijd even eenvoudig is vast te stellen, waren deze in Noord-Brabant bij de komst van de vossen toch plaatselijk waarneembaar. Effecten zijn te verwachten op grond van het feit dat een aantal van deze voor predatie kwetsbare prooi-soorten zich in het verleden enorm hebben kunnen ontwikkelen zonder de aanwezigheid van predatoren. Het gaat hierbij om de grotere weide- en heidevogels en enkele soorten kleinwild.*

*Na de komst van de vos stelde zich na verloop van tijd een evenwichtssituatie in, dikwijls op een lager niveau, van de genoemde prooi-soorten. De habitatgeschiktheid van het betreffende gebied bepaalt in belangrijke mate dit niveau. Voor de grotere bodembroeders van heide- en hoogveengebieden, lijkt, vooral als gevolg van een combinatie van versnippering, recreatie, verdroging, verbossing, begrazing en predatoren, het doek in ons land gevallen.'*

In het andere, op landelijke schaal betrokken rapport, stellen de auteurs : *'Vanwege de naar verwachting geringere aantallen vossen in grote, open landschappen met weinig permanente vegetaties, zullen zich daar nog ruime populaties van de genoemde prooi-soorten van de vossen, waaronder weidevogels, kunnen handhaven'.*

In 2004 werd, in een organisatie van het Faunafonds, een vossensymposium georganiseerd waarin ook de problematiek van de weidevogels een belangrijk thema was. Tijdens de forumdiscussie van dit vossensymposium werd vanuit de hoek van de professionele onderzoekers – zowel vossen- als weidevogelonderzoekers – een pleidooi gehouden om af te stappen van het 'postzegelbeleid', waarbij tal van kleine gebiedjes zo nodig krampachtig beheerd worden in functie van een (lokaal en subjectief) gekozen doelstelling – zoals weidevogels en overeenkomstige predatorreductie. Dit zou immers meestal neerkomen op dweilen met de kraan open. Grotere (natuur)gebieden daarentegen zouden zich inherent veel beter lenen voor dit soort natuurdoeltypes – en predatorreductie best mogelijk zo goed als overbodig maken.

MULDER *et al.* (2005) geven daarvan de uitgebreide neerslag.

In de bijdrage van THEUNISSEN (2005) daarin werden reeds de voorlopige bevindingen gegeven van het groots opgezet onderzoek (2001-2005) specifiek naar weidevogels en predatie, zoals die voor een deel ook te vinden zijn in de nieuwsbrieven m.b.t. dit onderzoek (THEUNISSEN *et al.*, 2005a).

Inmiddels (voorjaar 2006) is het eindrapport – hét predatierapport – beschikbaar (THEUNISSEN *et al.*, 2005b). Dit onderzoek werd onder leiding van de drie gezagdragende onderzoeksinstanties SOVON Vogelonderzoek Nederland, Alterra en Landschapsbeheer Nederland samen gedurende 5 jaar gevoerd met zowat 150 vrijwilligers en hoogtechnologische apparatuur (radiotelemetrie, camerabewaking, temperatuursondes in nesten,...). De identiteit van de predators is vastgesteld met videocamera's bij nesten en door kuikens te voorzien van zenders. In totaal werden niet minder dan 20 diersoorten als predator vastgesteld, waarbij specifiek de algemeen vooropgestelde 'grote rol' van de Vos nadrukkelijk diende genuanceerd te worden. Volgens de auteurs maakt precies deze grote verscheidenheid aan betrokken predators, gecombineerd met het veelvuldig voorkomen van

andere verliezen dan predatie, het lastig om weidevogels met eenvoudige landelijke maatregelen weer op het juiste spoor te brengen. Biotoopverbetering is dé sleutelfactor, ook om predatie te verminderen. Daarentegen is *'bestrijding vos en kraai [is] niet dé oplossing voor weidevogels'*, aldus de titel van het persbericht waarmee de onderzoekers hun bevindingen op de meest kernachtige manier hebben pogen samen te vatten.

## Synthese

Predator-prooirelaties kunnen geenszins zomaar onderling geëxtrapoleerd worden, en het past dus uiteraard niet ten aanzien hiervan veralgemeende uitspraken te doen.

Elementair in de discussie en beschouwingen daar rond is het maken van een onderscheid tussen, enerzijds, predatie-invloed op de najaarsstand, en anderzijds, predatie-invloed op de voorjaarsstand (= voortplantingsstand, of 'stand') - (8, 9).

De invloed op de najaarsstand is algemeen bekend en wetenschappelijk aanvaard. Via het mechanisme van de functionele respons kan hier inderdaad tijdelijk – d.i. binnen de seizoenale schommeling – dichtheidsafhankelijke predatie optreden. Op basis van meerdere dichtheidsafhankelijke regulatiemechanismen ('compensatorische mortaliteit' / feedback reacties) blijft de impact van de predatie evenwel beperkt tot een aandeel in het 'doomed surplus' (7). Precies dit fenomeen laat de jager toe jaarlijks een deel van de wildpopulatie te oogsten, of maakt ook dat predatorbestrijding niet altijd het beoogde effect heeft.

Ten aanzien van een op productie of regelmatige oogst gericht systeem (jacht) geldt predatie hier als een negatieve factor – als concurrent.

Ten aanzien van natuurconservatie stelt zich hier evenwel geen probleem, wel integendeel.

Natuurlijke predatie draagt immers rechtstreeks bij in de natuurlijke selectie van de prooi-soort – wat op termijn, uit de aard van de zaak, letterlijk van levensbelang is voor die soort.

De intense wetenschappelijke discussie draait rond het al dan niet uitoefenen, door de predator, van een (getalsmatige) invloed op de voorjaarsstand van een prooi-soort (10). De algemeen gangbare uitgangstelling is (was) hier immers, dat de stand van de prooi-soort de stand van de predatorsoort dicteert, en niet omgekeerd. Deze 'ecologische wet' lijkt de laatste jaren te moeten worden genuanceerd dan wel gecorrigeerd, voor wat de specifieke situatie van grondbroedende vogelsoorten (11) in relatie tot generalistische predators (1) betreft. Via een aantal experimentele studies blijkt immers ook een (getalsmatige) predatie-invloed op de voorjaarsstand van dit prooi-type te kunnen worden aangetoond (10, 11).

Ten aanzien van een op productie of regelmatige oogst gericht systeem (jacht), geldt predatie hier derhalve als een dubbel-negatieve factor : niet enkel als concurrent voor het oogsten van de rente, maar ook als factor die het kapitaal vermindert.

Ten aanzien van natuurconservatie hoeft zich hier (nog steeds) geen probleem te stellen.

Logischerwijs kan er immers worden van uitgegaan dat beide soorten – predator en prooi – ooit samen, als autochtone soorten van eenzelfde ecosysteem, in een evenwichtssituatie zijn voorgekomen. Vanuit een oogpunt van natuurconservatie zijn daarbij veel ruimere meerjaarlijkse, schommelingen rond een 'gemiddelde stand' accepteerbaar dan vanuit een oogpunt van productie of repetitieve jachtoogst (12).

Vanuit een oogpunt van natuurconservatie kunnen zich problemen stellen wanneer de gemiddelde stand (voorjaarsstand) te sterk daalt (13). Het kennelijk niet meer kunnen compenseren van de predatieverliezen door een prooi-soort die daar, als K-strateeg, in principe tegen gewapend zou moeten zijn (6), moet dus te wijten zijn aan gewijzigde veranderingen in één of meerdere omgevingsfactoren (12).

Een eerste factor kan het (her)opduiken van nieuwe predators zijn, dan wel een dichtheidstoename van reeds aanwezige – generalistische – predators (1, 2, 3). Essentieel daarbij is de globale predatiedruk, d.i. de impact van alle predators samen. Omdat zij onderling vaak concurrent zijn, zal verandering (bvb. afname) in de stand van één predatorsoort vaak gecompenseerd worden door een overeenkomstige verandering (resp. toename) van een andere predatorsoort. Ingrijpen in één soort hoeft dan ook geenszins te

garanderen dat er ten aanzien van de prooipredatie iets wezenlijks wijzigt (4, 5).

Een tweede factor is de achteruitgang van het leefgebied van de bedreigde prooi-soort, zowel in oppervlakte (kwantitatief) als in hoedanigheid (kwalitatief). Menig onderzoek focust in die richting als verklarende factor, en veel auteurs zien daarin dan ook de primaire sleutel tot de conservatie-aspecten (12).

Tot slot kunnen ook niet-lokale factoren in het spel zijn : bij trekvogels bvb. op de trekroutes of in de overwinterings- resp. overzomeringsgebieden, of bij soorten op de rand van hun natuurlijk verspreidingsareaal ten gevolge van bvb. klimaatwijzigingen.

## **Nabeschuwing**

De bevindingen van het recent beëindigd Nederlands onderzoek, specifiek over weidevogelpredatie, zijn ongetwijfeld in grote lijnen overdraagbaar naar een Vlaamse context, maar mogelijk een deel ook weer niet.

Precies de relatie tussen de biotoopgesteldheid m.b.t. de kwetsbare soorten en de respectievelijk betrokken predators zal dienen te worden afgetoetst voor de concrete Vlaamse situaties. Lopend onderzoek, zowel op het vlak van ornithologie als ecologie van zoogdierpredators, kan hiertoe met elkaar worden geconfronteerd ter verdere aflijning van ontbrekende kennis en overeenkomstige onderzoeksvragen.

## Referenties

- AEBISCHER, N.J. 1997. Gamebirds: management of the grey partridge in Britain. In: BOLTON, M. (ed.), Conservation and the Use of Wildlife Resources – Chapman & Hall, London, pp. 131-151.
- ANONIEM (Redactie De Levende Natuur), 2002. Vossen en Grauwe ganzen – De Levende Natuur 103 (4): 116-117.
- BEINTEMA, A., O. MOEDT, & D. ELLINGER, 1995. Ecologische Atlas van de Nederlandse Weidevogels. Uitgave in samenwerking met Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek en Samenwerkende Organisaties Vogelonderzoek Nederland, Schuyt & Co, Haarlem, 352 pp.
- BEINTEMA, A.J., 1997. Predatoren uit de gratie – Bosbouwvoorlichting 36 (5): 64-65
- BRANDSMA, O., 1999. Het belang van bemesting voor het voedselaanbod van weidevogels – De Levende Natuur 100 (4): 118-123.
- BRANDSMA, O., 2002. Invloed van de Vos op de weidevogelstand in het reservaatgebied Giethoorn-Wanneperveen – De Levende Natuur 103 (4) : 126-131
- CÔTE, I.M., W.J. SUTHERLAND, 1997. The effectiveness of removing predators to protect bird populations – Conservation Biology 11 (2): 395-405.
- CRAWLEY, M.J. (ed.), 1992. Natural Enemies. The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases. – Blackwell Scientific Publications, Oxford (...), 576 pp.
- DOCHY, O., & M. HENS, 2003. Van de stakkers van de akkers naar de helden van de velden. Beschermingsmaatregelen voor akkervogels. – Rapport van het Instituut voor Natuurbehoud IN.R.2005.01, Brussel, i.s.m. het provinciebestuur West-Vlaanderen, Brugge, 103 pp. + bijlagen.
- EVANS, K.L., 2004. The potential for interactions between predation and habitat change to cause population declines of farmland birds – Ibis 146: 1-13.
- FREY, S.N., S. MAJORS, M.R. CONOVER, T.A. MESSMER, & D.L. MITCHELL, 2003. Effect of predator control on ring-necked pheasant populations – Wildlife Society Bulletin 31 (3): 727-735.
- KEYSER, A.J., G.E. HILL, & E.C. SOEHREN, 1998. Effects of Forest Fragment Size, Nest Density and Proximity to Edge on the risk of Predation to Ground-Nesting Passerine Birds – Conservation Biology 12 (5): 986-994.
- KRISTIENSEN, J.N., 1998. Egg predation in reedbed nesting Greylag Geese *Anser anser* in Vellerne, Denmark – Ardea 86 (2): 137-145.

- LANGGEMACH, T. & J. BELLEBAUM, 2005. Prädation und der Schutz bodenbrütender Vogelarten in Deutschland – Vogelwelt 126 (4): 259-298.
- LINDSTRÖM, E.R., H. ANDREN, P. ANGELSTAM, G. CEDERLUND, B. HÖRNFELDT., L. JÄDERBERG, P-A. LEMNELL, B. MARTINSSON, K. SKÖLD, & J.E. SWENSON, 1994. Disease reveals the predator : sarcoptic mange, red fox predation and prey populations – Ecology 75 (4): 1042-1049.
- LONEUX, M., 2003. De teruggang van de Korhoen, een slachtoffer van de klimatologische opwarming ? – De Levende Natuur 104 (3): 104-107.
- POTTS, G.R. & N.J. AEBISCHER, 1994. Population dynamics of the Grey Partridge *Perdix perdix* 1793-1993: monitoring, modelling and management – Ibis 137: 29-37.
- MULDER, J.L., 2000. De vos in Meijendel en Berkheide. Verslag van onderzoek in 1997-2000 – Rapport Duinwaterbedrijf Zuid-Holland, Katwijk, 145 pp.
- MULDER, J.L., R.C. VAN APELDOORN, C. KLOK, 2005. Naar een effectief en breed geaccepteerd vossenbeheer. Verslag van het vossensymposium op 12 mei 2004 te Utrecht – Faunafonds, Bureau Mulder-natuurlijk, Alterra, Wageningen, 96 pp.
- NEWTON, I., 1998. Population Limitation in Birds. Academic Press, London (...), 597 pp.
- NIEWOLD, F.J.J., & D.A. JONKERS, 1999. Ruim baan voor de vos. Gevolgen voor grote natuurgebieden en het landelijke gebied – IBN-rapport 447, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, 92 pp.
- NIEWOLD, F.J.J. & G.M. MÜSKENS, 1999. De betekenis van de vos in Noord-Brabant. Beheer noodzakelijk ? – IBN-rapport 407, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, 62 pp.
- RUIZ-OLMO, J., F. BLANCH, & F. VIDAL, 2003. Relationships between the Red Fox and waterbirds in the Ebro Delta natural park, NE Spain – Waterbirds 26 (2): 217-225
- SEYMOUR, A.S., S. HARRIS, & P.C.L. WHITE, 2004. Potential effects of reserve size on incidental nest predation by red foxes *Vulpes vulpes* – Ecological modelling 175: 101-114.
- SUMMERS, R.W., R.E. GREEN, R. PROCTOR, D. DUGAN, D. LAMBIE, R. MONCRIEFF, R. MOSS, & D. BAINRS, 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.
- TAPPER, S.C., G.R. POTTS, & M.H. BROCKLESS, 1996. The effect of an experimental reduction in predation pressure on the breeding success and population density of grey partridges *Perdix perdix* – Journal of Applied Ecology 33: 965-978

- TEUNISSEN, W., 2005. Predatie bij vogels en de mogelijke rol van de vos daarin. In : MULDER, J.L., R.C. VAN APELDOORN, C. KLOK, 2005. Naar een effectief en breed geaccepteerd vossenbeheer. Verslag van het vossensymposium op 12 mei 2004 te Utrecht – Faunafonds, Bureau Mulder-natuurlijk, Alterra, Wageningen, pp. 38-43
- TEUNISSEN, W., H. SCHEKKERMAN, & A. VAN PAASSEN, 2005a. Weidevogels en predatie – Nieuwsbrief Project weidevogels en predatie seizoen 2004, nr. 3, SOVON, Alterra & Landschapsbeheer Nederland, 6 pp.
- TEUNISSEN, W.A., H. SCHEKKERMAN, & F. WILLEMS, 2005b. Predatie bij weidevogels. Op zoek naar de mogelijke effecten van predatie op de weidevogelstand. Sovon-onderzoeksrapport 2005/11 – Sovon Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen. Alterra-Document 1292, Alterra, Wageningen, 135 pp.
- TRYJANOWSKI, P., B. GOLDYN, & A. SURMACKI, 2002. Influence of red fox (*Vulpes vulpes*, Linnaeus 1758) on the distribution and number of breeding birds in an intensively used farmland – Ecological research 17: 395-399.
- VAN DER VALK, R., 1996. De mogelijke invloed van Vossen *Vulpes vulpes* op de broedbiologie van de Kuifeend *Aythya fuligula* in de Amsterdamse Waterleidingduinen – Limosa 69 (3): 97-102.
- VERHAGEN, R., & M. VERVAEKE, 1998. Advies aanpassing openingsbesluit periode 1998-2003 met betrekking tot de vos (6 pp.) – geïntegreerd in het Eindrapport onderzoeksopdracht AMINAL – BG /5/1995 ‘Positie van de Vos (*Vulpes vulpes*) in het Vlaamse Gewest’ : p 35-40.