



Het belang van open landschap voor vogels

weidevogels
predatiegevaar
broedlocatiekeuze

Voor een select gezelschap diersoorten is de openheid van een landschap een belangrijke habitatvereiste. In Nederland is deze openheid snel aan het verdwijnen. Maar aan het verdwijnen van dat open landschap lijkt minder zwaar getild te worden dan aan bijvoorbeeld het opener worden van dichte landschappen (ver-snippering). In dit artikel onderstrepen wij aan de hand van een literatuurreview het belang van openheid voor vogelsoorten en proberen wij dit belang ecologisch te verklaren.

Internationaal is een open landschap zeldzaam (Farjon *et al.*, 2002) en ook in Nederland is een duidelijke trend van verrommeling en verruiging zichtbaar. Het landschap groeit dicht door verstedelijking en aanplant van hoge begroeiing (Daalhuizen *et al.*, 2008). Deze ontwikkeling tast het recreatief en toeristisch potentieel aan omdat zowel Nederlanders als toeristen het open Nederlandse landschap aantrekkelijk en bijzonder vinden. Zo zijn de Nederlandse weidse luchten van bijvoorbeeld Rembrandt, Van Goyen en Van Ruisdael vermaard in de hele wereld.

Niet alleen uit toeristisch en recreatief oogpunt is behoud van openheid belangrijk, maar ook voor een select gezelschap van diersoorten. Wij bespreken hier dit belang voor vogelsoorten die broeden op de bodem. Dit betreft vooral water- en wadvogels: zwanen, ganzen, eenden, steltlopers, meeuwen en sterns. De bekendste voorbeelden in Nederland zijn weidevogels als de scholekster (*Haematopus ostralegus*), Kievit (*Vanellus vanellus*), grutto (*Limosa limosa*) en tureluur (*Tringa totanus*).

Soorten van het open landschap kunnen hun areaal binnen korte tijd snel uitbreiden. 'Onze' weidevogels konden zich bijvoorbeeld snel vestigen in de natte graslanden die hier gerealiseerd werden. Vergelijkbare kolonisationsnelheden worden bij verwoestijning gemeld voor woestijnsoorten (François, 1975) en bij ontbossing voor prairie-soorten (Stepney & Power, 1973; Hurley & Franks, 1976).

Wij stellen in dit artikel de vraag welk mechanisme op lokaal niveau (dat van het landschap) ten grondslag ligt aan deze grote en succesvolle kolonisaties op regionaal niveau. Uit de literatuur hebben we de belangrijkste overeenkomsten tussen studies van het Nederlandse weidelandschap en die van vergelijkbare open landschappen elders in de wereld proberen vast te stellen. Vervolgens hebben we ons gericht op studies die deze gemene deler experimenteel in het veld hebben onderzocht. Ten slotte stellen we aan de hand van de *area sensitivity*-theorie hypothesen op over hoe het verdwijnen van openheid kan resulteren in het verdwijnen van soorten.

Openheid als landschapsecologische factor

Uit onze literatuurstudie blijkt dat een open landschap niet alleen voor Nederlandse soorten waardevol is, maar ook internationaal een belangrijke habitatfactor is en dat openheid niet alleen van belang is voor soorten van graslanden (Nederlandse weidelandschappen, Noord-Amerikaanse prairies en Aziatische steppes), maar ook voor die van woestijnen, toendra's, kusten en wetlands. Soorten waarvoor het belang van openheid is beschreven zijn vooral nestvlinders en het belang van openheid is soms beperkt tot een bepaalde leeftijdsgroep, sekse of ondersoort. Het belang van openheid voor vogelsoorten geldt kortom voor een groot aantal verschillende habitats en voor een verscheidenheid aan levensfasen. De vogelsoorten waarvoor openheid een belangrijke habitat-

Dr. R.E. (Roland) van der Vliet
Tauw bv, Postbus 3015, 3502
GA Utrecht,
roland.vandervliet@tauw.
com

Dr. J. (Jerry) van Dijk
Milieuwetenschappen,
Copernicus Instituut,
Universiteit Utrecht

Prof. Dr. M.J. (Martin) Wassen
Milieuwetenschappen,
Copernicus Instituut,
Universiteit Utrecht

Foto **Tjitte Jan Hogeterp**
open landschap bij Pingjum,
Friesland.

eis is binnen of buiten het broedseizoen staan beschreven in tabel 1 (binnen het broedseizoen) en tabel 2 (daarbuiten). De conclusies van de studies waaraan in de tabellen gerefereerd wordt kunnen als algemeen geldend worden verondersteld.

Eén van de eersten die een goede zichtbaarheid noemt als habitateis voor een vogelsoort, namelijk voor de westelijke kraagtrap (*Chlamydotis undulata undulata*) in de woestijnen van Marokko, is Brosset (1961). Hij suggereerde verder dat deze habitateis belangrijker zou kunnen zijn dan de voedselbeschikbaarheid. Veel inzichten in het belang van openheid in de broedtijd komen van studies naar deze en andere trappensoorten (tabel 1), maar ook voor steltlopers, boerenwaluw (*Hirundo rustica*) en enkele zangvogelsoorten die broeden in de prairie is dit belang beschreven. In de broedperiode is openheid volgens genoemde studies belangrijk voor de balts en nestplaatskeuze maar ook voor het nestsucces en buiten het broedseizoen vooral voor foerageergebieden en in mindere mate voor rust- of hoogwatervluchtplaatsen. Het betreft dan vooral diverse steltlopers, maar ook een gans, een eend en zandhoenders.

Het mechanisme achter een voorkeur voor een open habitat lijkt in eerste instantie de angst voor predatie te zijn (Lima & Valone, 1991), maar ook het daadwerkelijk kunnen waarnemen van predatoren is een factor van belang. In een klein aantal gevallen, vooral bij soorten met baltsplekken zoals de prairiehoenders en trappen, is ook het belang van openheid voor het kunnen waarnemen van soortgenoten als verklaring genoemd.

De term 'angst voor predatie' geeft aan dat de potentiële prooi het risico van predatie beseft. Zo reageert de graslandsoort bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*) negatiever op een aangrenzend bos dan op een aangrenzend landbouwgewas (Fletcher & Koford, 2003). Dit duidt op minder angst om zich te vestigen bij het lager blij-

vende landbouwgewas dan bij het hoger opgaande bos. Sullivan Blanken en Nol (1998) vergeleken het gedrag van broedpopulaties van de Amerikaanse bontbekplevier (*Charadrius semipalmatus*) aan de open kust en in het meer gesloten binnenland met elkaar. Zij vonden dat de vogels in het binnenland veel waakzamer zijn dan kustvogels en relateerden dat aan een slechter zicht in het binnenland (bomen) en daarmee aan een grotere kans om slachtoffer te worden van predatie. In de overwinteringsgebieden neemt bij zowel paarse strandlopers (*Calidris maritima*) als steenlopers (*Arenaria interpres*) de tijd die besteed wordt aan het speuren naar predatoren toe naarmate de habitat meer complex is en het overzicht slechter (Metcalf, 1984). Deze soorten voelen zich minder kwetsbaar in open gebieden waar het zicht beter is. Koivola en Rönkä (1998) relateerden het belang van openheid zelfs aan nestsucces. Zij stelden dat de ineffectiviteit van het antipredatorgedrag bij de Temminck's strandloper (*C. temminckii*) in minder open habitats een significante rol speelt in het verklaren van een laag nestsucces.

Ook opmerkelijke verschillen binnen een soort kunnen door (angst voor) predatie verklaard worden. Cresswell (1994) liet zien dat adulte tureluurs, die verder van dekking af foerageren dan juvenielen, een kleiner risico hebben op predatie door de sperwer (*Accipiter nisus*) die immers vanuit dekking aanvalt. Voor de rosse grutto's (*L. lapponica*) op Terschelling beschreven Duijns et al. (2006) dat de ondersoort *lapponica* (die broedt in Scandinavië en de omgeving van de Witte Zee) op bijna 400 meter van dekking foerageert terwijl de ondersoort *taymyrensis* (broedend in Noord-Siberië) dat op gemiddeld 85 meter doet. De rijkste foerageergebieden lagen in dit geval in de buurt van dekking. Duijns et al. (2006) verklaren het verschil in foerageergedrag uit de afstand tussen Terschelling en de broedlocaties van beide on-



dersoorten. *Lapponica* broedt dichterbij dan *taymyrensis*, waardoor *lapponica* meer tijd kan besteden aan opvetten en zich kan ‘permitteren’ om minder productieve foerageerplekken te kiezen, verder van dekking, teneinde verrassingsaanvallen van predatoren te vermijden.

De verklaring van het belang van openheid op baltsplekken is heel anders. Daar is openheid nodig voor baltsende mannetjes om zich in de kijker te spelen bij zowel de vrouwtjes als concurrerende mannetjes. Het is interessant dat binnen dezelfde soort de vrouwtjes meestal juist niet opvallen en vaak ook een habitat met minder openheid selecteren (Salamolard & Moreau, 1999; Hingrat et al., 2007; Morales et al., 2008; Gray et al., 2009). Zo kan een soort het landschap op de meest optimale wijze benutten (Dinkins et al., 2014).

Veldexperimenten

Het belang van openheid is moeilijk via een praktijkexperiment te testen omdat dergelijke experimenten veel

ruimte vergen. In Nederland is deze er niet. Daarom rapporteren wij hier over experimenten in het buitenland in habitats met een vergelijkbare openheid, als woestijnen, steppes of toendra's. Belangrijkste ingreep in een dergelijk experiment is het weghalen van landschapselementen als hoogopgaande vegetatie, of juist het omgekeerde, plaatsing daar van, terwijl de matrix eromheen, dus het algemene landgebruik, niet verandert. Er zijn niet veel studies die aan deze eis voldoen, zeker niet met de aanvullende eis dat de populatiegrootte zowel voor als na de ingreep bekend moet zijn.

Wij vonden twee geschikte studies naar de effecten van plaatsing van landschapselementen. Het meest vergelijkbaar met verrommeling was de ingreep in het landschap van Lima en Valone (1991) die de effecten van plaatsing van struiken onderzochten op het voorkomen van vogelsoorten van halfwoestijnen. Een tweede studie betrof Winder et al. (2015) die de invloed van de plaatsing van windmolens onderzochten op het voorkomen van het prairiehoen (*Tympanuchus cupido*) in de Noord-Amerikaanse prairies. In de laatste studie werd de openheid van het landschap niet in ernstige mate aangetast, omdat een windmolenpark immers nog altijd open van structuur is. Lima en Valone (1991) vonden dat dichtheden van soorten van het open landschap afnamen na hun ingreep en relateerden dat aan de eerder genoemde angst voor predatie die dergelijke soorten kennen. Winder et al. (2015) vonden dat de locaties van baltsplaatsen van het prairiehoen minder stabiel zijn na plaatsing van windturbines. Deze effecten zijn meetbaar tot op acht kilometer. Pruett et al. (2009) concludeerden al dat het prairiehoen afstanden aanhoudt tot hoge structuren in het landschap, zoals hoogspanningsverbindingen. Dit kan te maken hebben met predatoren die deze structuren als uitvalsbasis kunnen gebruiken (Pitman et al., 2005; Pruett et al., 2009).

Foto Aat Barendregt grutto (*Limosa limosa*).

Soort	Deelpopulatie	Fase in broedseizoen	Habitat	Verwijzing
Waaierhoen (<i>Centrocercus urophasianus</i>)	man	Balts	Alsemsteppe	Aspbury & Gibson, 2004
Prairiehoen (<i>Tympanuchus cupido</i>)	man	Balts	Prairie	Niemuth, 2000; Gregory <i>et al.</i> , 2011
Westelijke kraagtrap (<i>Chlamydotis undulata undulata</i>)	nvt	Territorium	Woestijn	Le Cuziat <i>et al.</i> , 2005
Kraagtrap (<i>Chlamyotis macqueenii</i>)	man	Balts	Woestijn	Yang <i>et al.</i> , 2002
Grote trap (<i>Otis tarda</i>)	nvt	Nestplaatskeuze	Steppe	Magaña <i>et al.</i> , 2010
Kleine trap (<i>Tetrax tetrax</i>)	man	Balts	Agrarisch landschap	Salamolard & Moreau, 1999; Jiguet <i>et al.</i> , 2000; Morales <i>et al.</i> , 2008
Kleine trap (<i>Tetrax tetrax</i>)	man	Territorium	Agrarisch landschap	Martínez, 1994
Baardtrap (<i>Houbaropsis bengalensis</i>)	man	Balts	Grasland	Gray <i>et al.</i> , 2009
Australische zwarte scholekster (<i>Haematopus fuliginosus</i>)	nvt	Nestplaatskeuze	Rotskust	Lauro & Nol, 1995
Amerikaanse goudplevier (<i>Pluvialis dominica</i>)	nvt	Territorium	Toendra	Maher, 1959
Dwergplevier (<i>Charadrius melodus</i>)	nvt	Nestplaatskeuze	Zandkust	Burger, 1987
Dikbekplevier (<i>Charadrius wilsonia</i>)	nvt	Nestplaatskeuze	Wetland	Brown & Brindock, 2011
Amerikaanse wulp (<i>Numenius americanus</i>)	nvt	Nestsucces	Prairie	Pampush & Anthony, 1993
Temmincks strandloper (<i>Calidris temminckii</i>)	nvt	Nestsucces	Zandkust	Koivola & Rönkä, 1998
Weidevogelsoorten	nvt	Nestplaatskeuze	Agrarisch landschap	Van der Vliet <i>et al.</i> , 2010; 2015; Sierdsema <i>et al.</i> , 2013
Boerenzwaluw (<i>Hirundo rustica</i>)	nvt	Nestplaatskeuze	Agrarisch landschap	Van den Bremer <i>et al.</i> , 2012
Bobolink (<i>Dolichonyx oryzivorus</i>)	nvt	Nestplaatskeuze	Prairie	Keyel <i>et al.</i> , 2013
Savannahgors (<i>Passerculus sandwichensis</i>)	nvt	Nestplaatskeuze	Prairie	Keyel <i>et al.</i> , 2013

Soort	Deelpopulatie	Fase buiten broedseizoen	Habitat	Verwijzing
Kleine rietgans (<i>Anser brachyrhynchus</i>)	nvt	Foerageergebied	Agrarisch landschap	Madsen, 1985
Tafeleend (<i>Aythya ferina</i>)	man	Rustgebied	Meer	Marsden & Sullivan, 2000
Kleine trap (<i>Tetrax tetrax</i>)	nvt	Foerageergebieden	Agrarisch landschap	Silva <i>et al.</i> , 2004
Tureluur (<i>Tringa totanus</i>)	adult	Foerageergebied	Waddengebied	Cresswell, 1994
Rosse grutto (<i>Limosa lapponica</i>)	ondersoort	Foerageergebied	Waddengebied	Duijns <i>et al.</i> , 2006
Kemphaan (<i>Philomachus pugnax</i>)	man	Foerageergebied	Agrarisch landschap	Verkuil & de Goeij, 2003
Paarse strandloper (<i>Calidris maritima</i>)	nvt	Foerageergebied	Rotskust	Metcalfe, 1984
Kanoet (<i>Calidris canutus</i>)	nvt	Hoogwatervluchtplaats	Waddengebied	Rogers <i>et al.</i> , 2006
Grote kanoet (<i>Calidris tenuirostris</i>)	nvt	Hoogwatervluchtplaats	Waddengebied	Rogers <i>et al.</i> , 2006
Steenloper (<i>Arenaria interpres</i>)	nvt	Foerageergebied	Rotskust	Metcalfe, 1984
drie soorten zandhoenders (<i>Pterocles</i>)	nvt	Drinkplaats	(Half-)woestijn	Ferns & Hinsley, 1995

Quamen (2007) is wellicht de eerste die onderzoek deed naar de effecten van het verwijderen van bomenrijen in een open (prairie)landschap. Hoewel typische broedvogelsoorten van de prairie het gebied koloniseerden na het verwijderen van bomen, bleven de dichtheden achter bij gedeelten waar nooit bomen hadden gestaan. In een vergelijkbare studie onderzochten Ellison *et al.* (2013) niet alleen de effecten van het verwijderen van landschapselementen in een prairielandschap op broedende zangvogels maar ook op hun predatoren. Zij vonden dat drie broedvogelsoorten van de Noord-Amerikaanse prairie al na drie jaar een positief effect ondervonden van het verwijderen van bomenrijen. De reden is dat de soortensamenstelling van de predatoren veranderde: de soorten van bos en struiken namen af terwijl die van open grasland toenamen. In een laatste studie, eveneens uitgevoerd in een prairielandschap, vonden Thompson *et al.* (2016) dat broedende zangvogels na het verwijderen van grote stukken bos eerst in aantallen afnemen en pas een toename laten zien na vier tot zes jaar. In tegenstelling tot de eerste twee studies, gingen Thompson *et al.* (2016) de bomen ook te lijf met gecontroleerde branden en herbicides. Het kan zijn dat die behandelingen ook de fauna hebben veranderd en deze studie daardoor wellicht niet voldoet aan alle eisen die wij hierboven hebben geformuleerd. Overigens is het vermeldenswaard dat de drie 'verwijderingsstudies' betrekking hebben op zangvogels terwijl Nederlandse studies naar openheid zich vaak beperken tot de groep steltlopers. Bovenstaande analyse laat zien dat veranderingen in het landschap een groot effect kunnen hebben op populaties van soorten. Dat is op zichzelf geen nieuws, maar dat dit ook gebeurt in open landschappen, is dat wellicht wel. Predatie kan door een verdichting van het landschap toenemen en door het verwijderen van structuren afnemen. Het lijkt er bovendien op dat een respons op een verdichting van

het landschap soortspecifiek kan zijn waarbij het risico bestaat dat kritische soorten het onderspit delven ten koste van generalistische (Lima & Valone, 1991). Dit kan uiteindelijk resulteren in een homogenisering van de soortensamenstelling, ook in het Nederlandse weidelandschap. Broedende en baltsende kempfanen zijn al (bijna) verdwenen en zullen scholekster, Kievit, grutto en tureluur bij verdere verrommeling volgen?

Area sensitivity als verklaring

Het belang van openheid heeft te maken met *area sensitivity*, de gevoeligheid voor kleine habitatplekken, zoals beschreven voor vogelsoorten van open habitats. Deze gevoeligheid blijkt uit het afwezig zijn, of het in lagere dichtheden voorkomen, van een soort in kleinere habitatplekken, terwijl die plekken op zichzelf groot genoeg zijn voor een territorium van die soort (Horn & Koford, 2004). Die plekken worden volgens de *area sensitivity*-theorie niet bezet omdat broedende vogels van open habitats een nestplaats op afstand van structuren in het landschap selecteren. Bij kleine habitatplekken resulteert dat in een clustering van nesten van graslandbroeders in het centrale deel (O'Leary & Nyberg, 2000). De reden voor deze keuze is niet alleen de hierboven beschreven angst voor predatie vanwege een gebrek aan openheid en zicht, maar ook de actuele predatie op kleine habitatplekken.

Overigens biedt een landschap met natuurlijk reliëf predatoren ook de kans om hun potentiële prooi ongezien te benaderen, zelfs al staan er geen landschapselementen. Het is aangetoond dat soorten van het open landschap in reliëfrijke gebieden hellingen mijden als balts-, broed- of foerageergebied ook al voldoen deze in alle andere opzichten aan hun habitateisen (Ferns & Hinsley, 1995; Silva *et al.*, 2004; Elle, 2005; Gregory *et al.*, 2011). Iets dergelijks geldt ook voor onze grutto die nauwelijks

Tabel 1 soorten waarvoor het belang van openheid is beschreven tijdens een of meerdere fases in het broedseizoen.

Table 1 species for which the importance of openness has been described in one or more phases in the breeding season.

Tabel 2 soorten waarvoor het belang van openheid is beschreven tijdens een of meerdere fases buiten het broedseizoen.

Table 2 species for which the importance of openness has been described in one or more phases outside the breeding season.

broedt in de heuvel landschappen van de Achterhoek, Twente en Limburg. In feite is het dus beter om dekking niet te beschrijven in termen van landschapselementen maar als *dead ground* (Ferns & Hinsley, 1995): dat deel van een gebied dat onzichtbaar is voor de waarnemer vanwege een tussenliggende obstructie, zoals landschapselementen en reliëf.

Een proces van verrommeling of verruiging, resulterend in meer structuren in het landschap (en dus een versnippering van het open landschap), werkt het ontstaan van kleinere habitatplekken in de hand. Op deze manier kan de achteruitgang van vogels van open landschappen ongemerkt sneller verlopen dan de achteruitgang van hun habitat suggereert. Er is in veel gevallen namelijk geen sprake van een groot areaalverlies. Daarom pleiten wij er voor dat het beleid wordt gericht op het te-

gengaan van verrommeling en verruiging van het open landschap. Voorts menen wij dat openheid als onderzoeks- en beleidsthema meer erkenning en aandacht zou moeten krijgen. Waar de bedreiging van verdichte landschappen zoals versnippering (terecht) als een serieus probleem wordt gezien, wordt verrommeling en verruiging van open landschappen nauwelijks onderkend als een bedreiging. Zo is tussen 1990 en 2000 het zeer open gebied in Nederland met gemiddeld 3,5% afgenomen (Milieu- en Natuurplanbureau, 2004). Wij hebben dus het idee dat openheid als belangrijke landschappelijke factor voor natuurwaarden wordt ondergewaardeerd. Bovendien heeft het rijk inmiddels (sinds 2010) zijn handen afgetrokken van het landschapsbeleid. Die onderwaardering is een gemiste kans, zowel vanuit esthetisch als vanuit ecologisch perspectief.

Summary

The importance of an open landscape for birds

Roland van der Vliet, Jerry van Dijk & Martin Wassen
meadow birds, predation risk, nest site selection

One of the main features of the Dutch landscape is its openness, made famous by such painters as Rembrandt, van Goyen and Van Ruisdael. In this paper, we argue for the preservation of this openness and seek to answer the question which mechanism underlies habitat choice in species of open landscapes worldwide. We furthermore searched for studies where the effect of a change in landscape openness was purposely researched by actively changing the landscape. Finally, we hypothesized how the disappearance of openness can result in the disappearance of species of the open countryside.

Many species, mainly waterbirds and shorebirds, use open landscapes as main habitat, not only in the breeding season but also outside. It seems that especially a fear of predation results in this usage, although visibility for conspecifics is important in lekking species. Few field experiments have been carried out to examine the importance of openness: the few results point towards distributional shifts in the species of open landscapes. We postulate that the area sensitivity of species of open areas is responsible for the observed patterns.

Literatuur

- Aspbury, A.S. & R.M. Gibson, 2004.** Long-range visibility of Greater Sage Grouse leks: a GIS-based analysis. *Animal Behaviour* 67: 1127-1132.
- Bremer, L. van den, H. Schekkerman, M. Roodbergen, C. Hallmann & H. Sierdsema, 2012.** Jaar van de Boerenwaluw 2011. Sovon-rapport 2012/15. Nijmegen, Sovon Vogelonderzoek Nederland.
- Brosset, A., 1961.** Ecologie des oiseaux du Maroc Oriental. Travaux de l'Institut Technique Chérifien (Zoologie) 22: 1-156.
- Brown, A.C. & K. Brindock, 2011.** Breeding success and nest selection by a Caribbean population of Wilson's Plovers. *Wilson Journal of Ornithology* 123: 814-819.
- Burger, J., 1987.** Physical and social determinants of nest-site selection in Piping Plover in New Jersey. *Condor* 89: 811-818.
- Cresswell, W., 1994.** Age-dependent choice of Redshank (*Tringa totanus*) feeding location: profitability or risk? *Journal of Animal Ecology* 63: 589-600.
- Daalhuizen, F., F. van Dam, M. Piek & N. Sorel, 2008.** Plattelandsontwikkeling en de gevolgen voor het landschap. Den Haag, Ruimtelijk Planbureau.
- Dinkins, J.B., M.R. Conover, C.P. Kirol, J.L. Beck & S.N. Frey, 2014.** Greater Sage-Grouse (*Centrocercus urophasianus*) select habitat based on avian predators, landscape composition, and anthropogenic features. *Condor* 116: 629-642.
- Duijns, S., J.G.B. van Dijk, B. Spaans, J. Jukema, W.F. de Boer & T. Piersma, 2006.** Foraging site selection of two subspecies of Bar-tailed Godwit *Limosa lapponica*: time minimizers accept greater predation danger than energy minimizers. *Ardea* 97: 51-59.
- Elle, O., 2005.** Einfluss der Hangneigung auf die räumliche Verteilung der Feldlerche *Alauda arvensis*. *Vogelwelt* 126: 243-251.
- Ellison, K.S., C.A. Ribic, D.W. Sample, M.J. Fawcett & J.D. Dadisman, 2013.** Impacts of tree rows on grassland birds and potential nest predators: a removal experiment. *PLoS ONE* 8(4): e59151. doi:10.1371/journal.pone.0059151.
- Farjon, J.M.J., G.H.P. Dirx, A.J.M. Koomen, J.A.J. Vervloet & G.W. Lammers, 2002.** Neder-landschap Internationaal: bouwstenen voor een selectie van gebieden landschapsbehoud. Alterra-rapport 358. Wageningen, Alterra.
- Ferns, P.N. & S.A. Hinsley, 1995.** Importance of topography in the selection of drinking sites by sandgrouse. *Functional Ecology* 9: 371-375.
- Fletcher, R.J. & R.R. Koford, 2003.** Spatial responses of bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*) near different types of edges in northern Iowa. *Auk* 120: 799-810.
- François, J., 1975.** Contribution à la connaissance de l'avifaune d'Afrique du Nord. *Alauda* 43(3): 279-293.
- Gray, T.N.E., H. Chamnan, N.J. Collar & P.M. Dolman, 2009.** Sex-specific habitat use by a lekking bustard: conservation implications for the critically endangered Bengal Floricorn (*Houbaropsis bengalensis*) in an intensifying agroecosystem. *Auk* 126: 112-122.
- Gregory, A.J., L.B. McNew, T.J. Prebyl, B.K. Sandercock & S.M. Wisely, 2011.** Hierarchical modeling of lek habitats of Greater Prairie-Chickens. *Studies in Avian Biology* 39: 21-32.
- Hingrat, Y., M. Saint Jalme, F. Ysnel, E. Le Nuz & F. Lacroix, 2007.** Habitat use and mating system of the Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) in a semi-desertic area of North Africa: implications for conservation. *Journal of Ornithology* 148: 39-52.
- Horn, D.J. & R.R. Koford, 2004.** Could the area sensitivity of some grassland birds be affected by landscape composition? Proceedings of the 19th North American prairie conference. Paper 74.
- Hurley, R.J. & E.C. Franks, 1976.** Changes in the breeding ranges of two grassland birds. *Auk* 93: 108-115.
- Jiguet, F., B. Arroyo & V. Bretagnolle, 2000.** Lek mating systems: a case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. *Behavioural Processes* 51: 63-82.
- Keyel, A.C., A.M. Strong, N.G. Perlut & J.M. Reed, 2013.** Evaluating the roles of visual openness and edge effects on nest-site selection and reproductive success in grassland birds. *Auk* 130: 161-170.
- Koivola, K. & A. Rönkä, 1998.** Habitat deterioration and efficiency of antipredator strategy in a meadow-breeding wader, Temminck's Stint (*Calidris temminckii*). *Oecologia* 116: 348-355.
- Lauro, B. & E. Nol, 1995.** Patterns of habitat use for Pied and Sooty Oystercatchers nesting at the Furneaux Islands, Australia. *Condor* 97: 920-934.
- Le Cuziat, J., F. Lacroix, P. Roche, E. Vidal, F. Médail, N. Orhant & P.M. Béranger, 2005.** Landscape and human influences on the distribution of the endangered North African Houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) in eastern Morocco. *Animal Conservation* 8: 143-152.
- Lima, S.L. & T.J. Valone, 1991.** Predators and avian community organization: an experiment in a semi-desert grassland. *Oecologia* 86: 105-112.
- Madsen, J., 1985.** Impact of disturbance on field utilization of Pink-footed Geese in West Jutland, Denmark. *Biological Conservation* 33: 53-63.

- Magaña, M., J.C. Alonso, C.A. Martín, L.M. Bautista & B. Martín, 2010.** Nest-site selection by Great Bustards *Otis tarda* suggests a trade-off between concealment and visibility. *Ibis* 152: 77-89.
- Maher, W.J., 1959.** Habitat distribution of birds breeding along the Upper Kaolak river, northern Alaska. *Condor* 61: 351-368.
- Marsden, S.J. & M.S. Sullivan, 2000.** Intersexual differences in feeding ecology in a male-dominated wintering Pochard *Aythya ferina* population. *Ardea* 88: 1-7.
- Martínez, C., 1994.** Habitat selection by Little Bustard (*Tetrax tetrax*) in cultivated areas of central Spain. *Biological Conservation* 67: 125-128.
- Metcalfe, N.B., 1984.** The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? *Animal Behaviour* 32: 981-985.
- Milieu- en Natuurplanbureau, 2004.** Natuurbalans 2004. Bilthoven/Den Haag, Planbureau voor de Leefomgeving.
- Morales, M.B., J. Traba, E. Carriles, M.P. Delgado & E.L. García de la Morena, 2008.** Sexual differences in microhabitat selection of breeding Little Bustards *Tetrax tetrax*: ecological segregation based on vegetation structure. *Acta Oecologica* 34: 345-353.
- Niemuth, N.D., 2000.** Land use and vegetation associated with Greater Prairie-Chicken leks in an agricultural landscape. *Journal of Wildlife Management* 64: 278-286.
- O'Leary, C.H. & D.W. Nyberg, 2000.** Treelines between fields reduce the density of grassland birds. *Natural Areas Journal* 20: 243-249.
- Pampush, G.J. & R.G. Anthony, 1993.** Nest success, habitat utilization and nest-site selection of Long-billed Curlews in the Columbia basin, Oregon. *Condor* 95: 957-967.
- Pitman, J.C., C.A. Hagen, R.J. Robel, T.M. Loughin & R.D. Applegate, 2005.** Location and success of Lesser Prairie-Chicken nests in relation to vegetation and human disturbance. *Journal of Wildlife Management* 69: 1259-1269.
- Pruett, C.L., M.A. Patten & D.H. Wolfe, 2009.** Avoidance behavior by prairie grouse: implications for development of wind energy. *Conservation Biology* 23: 1253-1259.
- Quamen, F.R., 2007.** A landscape approach to grassland bird conservation in the Prairie Pothole Region of the Northern Great Plains. Thesis. Missoula, MT, USA, University of Montana.
- Rogers, D.I., P.F. Battley, T. Piersma, J.A. van Gils & K.G. Rogers, 2006.** High-tide habitat choice: insights from modelling roost selection by shorebirds around a tropical bay. *Animal Behaviour* 72: 563-575.
- Salamolard, M. & C. Moreau, 1999.** Habitat selection by Little Bustard *Tetrax tetrax* in a cultivated area of France. *Bird Study* 46: 25-33.
- Sierdsema, H., A.G.M. Schotman, E.B. Oosterveld & Th.C.P. Melman, 2013.** Weidevogelkerngebieden Noord-Holland; vergelijking van vier scenario's. Alterra-rapport 2436. Wageningen, Alterra.
- Silva, J.P., M. Pinto & J.M. Palmeirim, 2004.** Managing landscapes for the Little Bustard *Tetrax tetrax*: lessons from the study of winter habitat selection. *Biological Conservation* 117: 521-528.
- Stepney, P.H.R. & D.M. Power, 1973.** Analysis of the eastward breeding expansion of Brewer's Blackbird plus general aspects of avian expansions. *Wilson Bulletin* 85: 452-464.
- Sullivan Blanken, M. & E. Nol, 1998.** Factors affecting parental behavior in Semipalmated Plovers. *Auk* 115: 166-174.
- Thompson, S.J., T.W. Arnold, J. Fieberg, D.A. Granfors, S. Vacek & N. Palaia, 2016.** Grassland birds demonstrate delayed response to large-scale tree removal in central North America. *Journal of Applied Ecology* 53: 284-294.
- Verkuil, Y. & P. de Goeij, 2003.** Kemphennen willen wat anders: weilandkeuze van doortrekkende Kemphanen in het voorjaar in Zuidwest-Friesland. *Limosa* 76: 157-168.
- Vliet, R.E. van der, J. van Dijk & M.J. Wassen, 2010.** How different landscape elements limit the breeding habitat of meadow bird species. *Ardea* 98: 203-209.
- Vliet, R.E. van der, J. van Dijk & M.J. Wassen, 2015.** Openheid en dichtheden van weidevogels. Kwantificering van landschapskarakteristieken. *Landschap* 32/1: 39-47.
- Winder, V.L., A.J. Gregory, L.B. McNew & B.K. Sandercock, 2015.** Responses of male Greater Prairie-Chickens to wind energy development. *Condor* 117: 284-296.
- Yang, W., J. Qiaow, O. Combreaux, X. Gaow & W. Zhong, 2002.** Display-sites selection by houbara bustard (*Chlamydotis [undulata] macqueenii*) in Mori, Xinjiang, People's Republic of China. *Journal of Arid Environments* 51: 625-631.