



Vlaanderen
is wetenschap



Populatiedynamiek van de patrijs in Vlaanderen

Thomas Scheppers, Robrecht Dockx, Raïsa Carmen, Fleur Petersen, Toon Van Daele,
Axel Neukermans, Jan Vercammen, Emilie Gelaude, Sander Devisscher

INSTITUUT
NATUUR- EN BOSONDERZOEK

Auteurs:

Thomas Scheppers , Robrecht Dockx , Raïsa Carmen , Fleur Petersen , Toon Van Daele , Axel Neukermans , Jan Vercammen , Emilie Gelaude , Sander Devisscher 

Reviewers:

Tim Adriaens, Niko Boone, Jelle Van den Berghe

Het INBO is het onderzoeksinstituut van de Vlaamse overheid dat via onafhankelijk toegepast wetenschappelijk onderzoek, data- en kennisontsluiting het biodiversiteitsbeleid en -beheer onderbouwt en evalueert.

Vestiging:

INBO Brussel, Herman Teirlinckgebouw, Havenlaan 88 bus 73, 1000 Brussel, België
vlaanderen.be/inbo

e-mail:

thomas.scheppers@inbo.be

Wijze van citeren:

Scheppers, T., Dockx, R., Carmen, R., Petersen, F., Van Daele, T., Neukermans, A., Vercammen, J., Gelaude, E. & Devisscher, S. (2026). Populatiedynamiek van de patrijs in Vlaanderen. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2026 (9). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: doi.org/10.21436/inbor.140588810

D/2026/3241/053

Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2026 (9)

ISSN: 1782-9054

Verantwoordelijke uitgever:

Hilde Eggermont

Foto cover:

Gezenderde patrijs

Dit onderzoek werd uitgevoerd in opdracht van:

Agentschap Natuur en Bos. Met de steun van het Jachtfonds.

<https://natuurenbos.be/>

**AGENTSCHAP
NATUUR & BOS**



Dit werk valt onder een [Creative Commons Naamsvermelding 4.0 Internationaal-licentie](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

POPULATIEDYNAMIEK VAN DE PATRIJS IN VLAANDEREN

Thomas Scheppers, Robrecht Dockx, Raïsa Carmen, Fleur Petersen, Toon Van Daele, Axel Neukermans, Jan Vercammen, Emilie Gelaude, Sander Devisscher

doi.org/10.21436/inbor.140588810
ANB-AB-2020-203

Dankwoord

Het veldwerk van deze studie konden we enkel uitvoeren dankzij de medewerking en ondersteuning van de wildbeheereenheden 't Veld, De Bekkervoorste en Middenkustvallei. In het bijzonder danken we hierbij Bart Coghe, Michel Vereenoooghe en Luc Van Hulle van WBE 't Veld, Wilfrid De Brouwer van WBE Middenkustvallei, en Peter Crets, Frederic Vermeiren, Johan Pelgrims, Bram Schoors en Willy Coosemans van WBE De Bekkevoortse.

Voor het vangen en zenderen van patrijzen konden we terugvallen op de kennis en ervaring opgedaan in een eerdere pilootstudie. Die werd uitgevoerd in drie studiegebieden: Vlamertinge, Gelinden en Duisburg. Deze studie werd uitgevoerd dankzij de medewerking van respectievelijk Dirk Cuvelier, Dirk Cleenewerck, Jan Bouckaert en Gilbert Logie, Jef Thewis, Jacques Stevens, Francis Vital, Dany Vital en Polsky Royer, en graaf Charles-Antoine de Liedekerke, Peter Haven, Karel Lacquet en Marc Sterckx.

Ook in het studiegebied van het Interreg North Sea Region Programme project PARTRIDGE in Ramskapelle deden we ervaring op met zendertechnieken bij patrijs. We danken Eric Cloet, Marc Haerynck, Jean-Pierre Lebon, Hubert Lombaert, Remi Van Parys, Alexander Saverys en Jean-Pierre Vermeulen voor hun medewerking hierbij.

We danken ook Michiel Stas, Charlotte Faes en Joris Sangers van het Agentschap Natuur en Bos en collega Frank Huysentruyt voor hun suggesties op eerdere versies van het rapport.

Deze studie werd uitgevoerd in opdracht van het Agentschap Natuur en Bos, deels met de steun van het Jachtfonds.

Samenvatting

De patrijs is een van de sterkst afnemende akkervogelsoorten in Europa. Ook in Vlaanderen blijft de populatie dalen. Afname van de kuikenoverleving en van geschikt broedhabitat lagen in het begin aan de basis van de achteruitgang. Recenter dragen ook verschillende andere factoren hieraan bij. Het relatieve belang van de verschillende factoren op de populatiegroei kunnen we onderzoeken met populatiemodellering. Daarvoor maken we eerst schattingen van de verschillende populatiekarakteristieken. Met de resultaten hiervan evalueren we vervolgens de relatieve impact van de verschillende factoren en gaan we na op welke factoren het best gefocust wordt voor populatieherstel.

We gebruikten een gedetailleerd populatiemodel dat de verschillende fases van de levenscyclus van de patrijs in rekening brengt. Om de vereiste modelparameters te schatten, voorzagen we een aantal patrijzen van een zender. Dat gebeurde in drie studiegebieden in Vlaanderen, in samenwerking met de lokale wildbeheereenheden. De finale dataset bestond uit 126 gezenderde dieren: 67 hanen en 59 hennen. Van 15 hennen beschikten we over gegevens van een tweede broedseizoen. We volgden de gezenderde dieren wekelijks op gedurende de periode 2022-2024.

Op basis van de parameterschattingen schatten we de populatiegroeisnelheid voor de drie onderzochte gebieden op 0,77. Een waarde lager dan 1 duidt op een dalende populatie. Dit is in lijn met de sterk dalende populatietrend die via monitoring ten tijde van deze studie in heel Vlaanderen vastgesteld werd.

Aan de hand van een elasticiteitsanalyse deelden we de verschillende modelparameters op in drie groepen naargelang hun relatieve impact op de populatiegroeisnelheid. De parameters met de hoogste impact hebben alle betrekking op de overleving van de hen vanaf de start van het jachtseizoen tot en met het broeden van het eerste legsel. Het gaat over jachtmortaliteit, andere mortaliteit gedurende het jachtseizoen, winteroverleving en overleving tijdens het broeden van het eerste legsel. De parameters met een gemiddelde impact zijn gerelateerd aan het eerste legsel. De derde groep, met slechts geringe impact op de populatiegroeisnelheid, heeft betrekking op het tweede legsel en de overleving van hennen die niet overgaan tot broeden.

Vervolgens gingen we na in welke mate de verbetering van een of meerdere modelparameters zou resulteren in een herstel van de populatie. Beheermaatregelen focussen zich bij voorkeur op deze met de meeste impact op de populatiegroei, rekening houdend met de huidige schattingen van de verschillende parameters. Bij twee parameters leidt het verhogen van slechts een van beide theoretisch al tot een stabiele populatie. Het gaat om ‘de overleving van de hen tijdens het leggen en het broeden van het eerste legsel’ en ‘de kuikenoverleving’. De andere parameters moeten gecombineerd worden om een gelijkaardig resultaat te behalen. Hoewel theoretisch mogelijk, is het weinig realistisch dat het verbeteren van één modelparameter zal resulteren in een stabiele populatie. We raden daarom aan om in functie van populatieherstel meerdere modelparameters simultaan te verhogen.

Dit kan worden gerealiseerd door het verhogen van de overleving van de hen tijdens de leg- en broedfase van het eerste legsel, en door het verbeteren van het reproductiesucces via een toename van nestsucces en kuikenoverleving. Dergelijke demografische verbeteringen kunnen worden ondersteund door gerichte beheermaatregelen, waaronder effectief predatiebeheer, verbetering van nest- en kuikenhabitat en afstemming van het maaibeheer op de broedperiode. In gebieden waar dergelijke maatregelen worden toegepast, kan daarnaast een tijdelijke opschorting van de jacht worden overwogen om de totale sterfte te beperken en de kans op populatieherstel te vergroten.

Aanbevelingen voor beheer en/of beleid

De patrijs is een van de sterkst afnemende akkervogelsoorten in Europa. Ook in Vlaanderen blijft de populatie verder dalen. Deze studie bevestigt met behulp van een populatiemodel dat meerdere factoren bijdragen aan deze achteruitgang. Beheermaatregelen voor soortherstel zullen zich dan ook op meerdere factoren tegelijkertijd moeten toespitsen. Op basis van deze studie raden we aan dit beheer in eerste instantie te richten op:

- het verhogen van de overleving van de hen tijdens het leggen en het broeden van het eerste legsel
- het verbeteren van het reproductiesucces door een verhoging van het nestsucces en de kuikenoverleving

De jaarlijkse verliezen onder adulten zijn groot. Bij de hen is het broedseizoen de periode met de hoogste mortaliteit. Het **verhogen van de overleving van de hen tijdens het leggen en het broeden van het eerste legsel** is dan ook een belangrijke pijler bij soortherstel. Natuurlijke sterfte door predatie is in deze periode de meest voorkomende oorzaak van mortaliteit. Zowel roofvogels als zoogdieren prederen op patrijs. Maatregelen richten zich dan ook best op het verminderen van de predatiedruk. We raden aan om een doordacht predatiebeheerplan op te stellen zoals voorgesteld in Baert *et al.* (2025). Een dergelijk plan integreert predatiebeheer in een bredere strategie van habitatherstel. Omdat verschillende predatoren betrokken zijn, moet dit predatiebeheerplan ook niet-letale maatregelen omvatten. Dat houdt onder meer een biotoopbeheer in met aandacht voor het verminderen van de predatiekansen. Dergelijk biotoopbeheer zorgt tegelijk voor beter nesthabitat. Zo kan ook het verlies van vogels en nesten door uitmaaien vermeden worden en het nestsucces verhogen.

Soortherstel moet ook het **verhogen van het nestsucces van het eerste legsel** omvatten. Naast predatie vormen verliezen door uitmaaïen de belangrijkste reden van het mislukken het eerste legsel. In een uitgekleed landbouwlandschap nestelen patrijzen vaak in akkerranden, wegbermen en langs oevers van waterlopen. Het is daarom belangrijk om bij het maaibeheer ervan rekening te houden met de broedperiode. We raden aan de maaidatum minimaal uit te stellen tot 15 juli en bij voorkeur tot 1 augustus. Ook gefaseerd maaiën is een mogelijkheid. In deze context verwijzen we naar het onderzoeksproject van de Hogeschool Gent rond de optimalisatie van het bermbeheer in functie van grondbroedende fauna. In deze studie fungeerde de patrijs als paraplusoort.

Aanpassen van de maaidata kan al een belangrijke impact hebben op het nestsucces, zonder hiervoor extra habitatmaatregelen op het terrein te hoeven implementeren. Toch kan het inrichten van bijkomend veilig nesthabitat, als alternatief voor risicovolle nestlocaties, ervoor zorgen dat maaiverliezen van zowel het legsel als van de broedende hen verminderen.

Ook **kuikenoverleving** moet de nodige aandacht krijgen in herstelbeheer. De belangrijkste oorzaken van sterfte onder de kuikens zijn:

- slechte weersomstandigheden
- gebrek aan insectenrijk voedsel
- predatie

Om de kuikenoverleving te verbeteren raden we maatregelen aan die focussen op kuikenhabitat en predatiedruk. Kuikenhabitat bestaat uit insectenrijke vegetaties die onbehandeld zijn met pesticiden en relatief open zijn zodat kuikens er zich makkelijk in kunnen bewegen. Akkerranden, braakstroken met keverbanken, zaadmengsels met veel pollenvormende grassen en het voorzien van wat opgaande begroeiing kunnen geschikt zijn.

Deze drie focuspunten, namelijk hen-overleving gedurende het broedseizoen, nestsucces en kuikenoverleving, komen in verschillende Europese studies naar voren als hoofdredenen voor de achteruitgang van patrijs. Ze werden door Potts (1986) beschouwd als een “driepotige stoel”, waarbij de intensivering van het landbouwsysteem ofwel meerdere poten tegelijkertijd onderuit haalde, ofwel één poot zo sterk beïnvloedde dat de stoel onstabiel wordt. Habitatverlies en -degradatie zijn dan ook de voornaamste oorzaken voor de achteruitgang van de patrijs.

Door de belangrijke rol van predatie in de populatiedynamiek van patrijs, specifiek in de overleving van de hen tijdens het broedseizoen en de kuikenoverleving, is predatiebeheer een belangrijk aandachtspunt in het kader van soortherstel. De opmaak van een effectief **predatiebeheerplan** voor patrijs in de agrarische context is echter niet eenvoudig. Baert *et al.* (2025) pleiten in dergelijke gevallen voor een gebiedsspecifieke en adaptieve beheeraanpak bij het opmaken ervan. Het is onduidelijk welke impact het huidige gevoerde predatiebeheer (vb. vos, zwarte kraai) heeft op de populatiedynamiek van patrijs.

Jachtmortaliteit is additief en wordt niet gecompenseerd. Ze komt dus bovenop de natuurlijke sterfte door predatie, ziekte, voedselgebrek enz. De negatieve impact van afschot moet daarom minstens gecompenseerd worden door het voeren van een patrijsvriendelijk beheer dat er effectief in slaagt om andere modelparameters te verbeteren (zie hoger, Scheppers *et al.*, 2019). Onderzoek naar de impact van de beheermaatregelen van de jachtsector op de

English abstract

The grey partridge is one of the most rapidly declining farmland bird species in Europe. In Flanders, too, the population continues to decline. Decreases in chick survival and suitable breeding habitat were the underlying causes of the initial decline. More recently, several other factors have also contributed. We can investigate the relative importance of these factors on the population growth using population modelling. To do this, we first estimate the various population characteristics. Using these results, we then evaluate the relative impact of these factors and determine which factors are best targeted for population recovery.

We used a detailed population model that accounts for the different stages of the partridge's life cycle. To estimate the required model parameters, we fitted a number of partridges with radio transmitters. This was done in three study areas in Flanders, in collaboration with local game management units. The final dataset consisted of 126 partridges: 67 males and 59 females. We had data from a second breeding season for 15 females. We monitored the partridges weekly during the period 2022-2024.

Based on the parameter estimates, we estimate the population growth rate for the three areas studied to be 0.77. A value below 1 indicates a declining population. This is consistent with the sharply declining population trend observed throughout Flanders through monitoring at the time of this study.

Using an elasticity analysis, we divided the various model parameters into three groups based on their relative impact on population growth rate. The parameters with the highest impact all relate to hen survival from the start of the hunting season through the breeding of the first clutch. These include hunting mortality, other mortality during the hunting season, winter survival, and survival during the breeding of the first clutch. The parameters with a medium impact are related to the first clutch. The third group, with only a minor impact on population growth rate, relates to the second clutch and the survival of hens that do not breed.

We then investigated the extent to which improving one or more model parameters would result in population recovery. Management measures preferably focus on those with the greatest impact on population growth, taking into account current estimates of the various parameters. For two parameters, increasing just one theoretically leads to a stable population: "hen survival during laying and incubating the first clutch" and "chick survival". The other parameters must be combined to achieve a similar result. While theoretically possible, it is unrealistic to assume that improving a single model parameter will result in a stable population. We therefore recommend increasing multiple model parameters simultaneously to achieve population recovery.

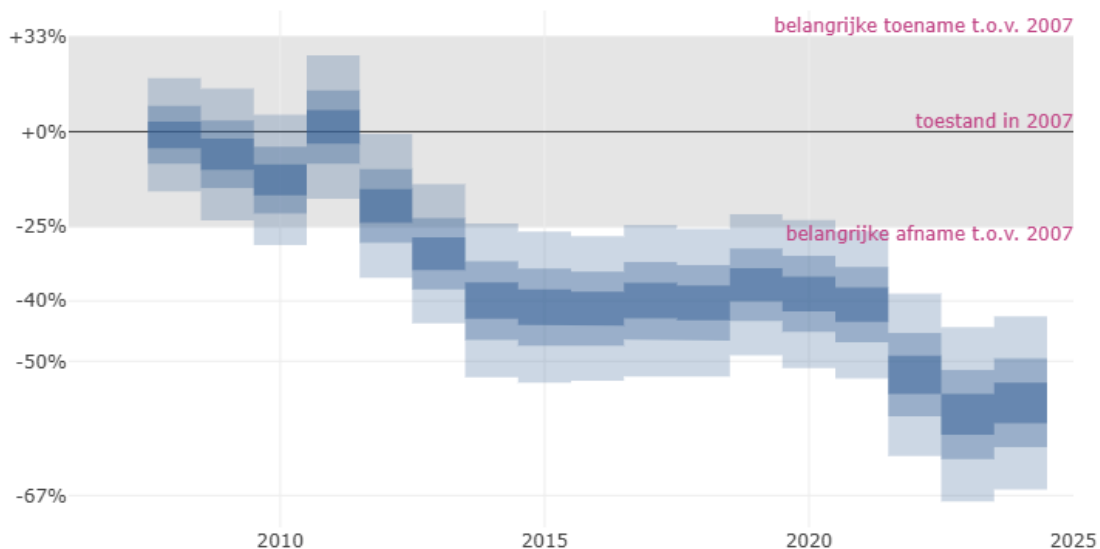
This can be achieved by increasing hen survival during the laying and incubation phase of the first clutch, and by improving reproductive success through increased nesting success and chick survival. Such demographic improvements can be supported by targeted management measures, including effective predation management, improving nesting and chick habitat, and aligning mowing with the breeding season. In areas where such measures are implemented, a temporary suspension of hunting can also be considered to reduce overall mortality and increase the likelihood of population recovery.

Inhoudstafel

Dankwoord	2
Samenvatting	3
Aanbevelingen voor beheer en/of beleid	5
English abstract	9
1 Inleiding	13
2 Materiaal en Methode	15
2.1 Populatiemodel.....	15
2.2 Modelparameters	18
2.2.1 Reproductie	18
2.2.1.1 Kans op leggen en broeden van een eerste legsel ($\beta_1/\text{beta1}$)	18
2.2.1.2 Nestsucces van het eerste legsel (α/alpha)	19
2.2.1.3 Aantal uitgekomen eieren per eerste legsel (Hatched1).....	19
2.2.1.4 Kans op een tweede legsel ($\beta_2/\text{beta2}$)	19
2.2.1.5 Nestsucces van het tweede legsel (γ/gamma)	19
2.2.1.6 Aantal uitgekomen eieren per tweede legsel (Hatched2).....	19
2.2.1.7 Overleving van kuikens (S_j) uit het eerste (S_{j1}) en het tweede legsel (S_{j2}) .	19
2.2.2 Overleving van de hen	20
2.2.2.1 Overleving van de hen tijdens het leggen en het broeden van het eerste legsel (S_1)	20
2.2.2.2 Overleving van de hen tijdens de zomer zonder herlegsel (S_2)	20
2.2.2.3 Overleving van de hen tijdens het leggen en het broeden van het tweede legsel (S_3)	21
2.2.2.4 Overleving van de hen na het bebroeden van het tweede legsel (S_4).....	21
2.2.2.5 Overleving van de hen tijdens het jachtseizoen (S_5 : S_5_shot en $S_5_no_shot$)	21
2.2.2.6 Winteroverleving van de hen (S_6)	22
2.2.2.7 Overleving van de hen zonder legfels (S_7)	22
2.2.3 Overzicht.....	22
2.2.4 Onzekerheid op modelparameters	23
2.3 Populatiegroeisnelheid	25
2.4 Elasticiteit van de modelparameters	27
2.5 Sensitiviteitsanalyse.....	28
2.6 Zenderonderzoek.....	30
2.6.1 Zendertype	30
2.6.2 Vangstmethode en opvolging	32

1 INLEIDING

De Europese akkervogelpopulaties gaan al enkele decennia sterk achteruit (EEA, 2025; PECBMS, 2024). Patrijs (*Perdix perdix*) is hierbij een van de sterkste dalers, met een afname van meer dan 90% sinds 1980 (PECBMS, 2024). Ook in Vlaanderen blijft de populatie verder dalen met een afname van -56% in 2024 t.o.v. 2007 (Figuur 1)(Onkelinx *et al.*, 2025).



Figuur 1: Vlaamse trend voor patrijs t.o.v. het jaar 2007 op basis van de Algemene Broedvogelmonitoring Vlaanderen (ABV). De blauwe band geeft het 90% geloofwaardigheidsinterval weer, waarbij de band donkerder wordt in stappen van 30%. Het donkerste deel van het interval komt overeen met het 30% interval. Naarmate het interval lichter wordt, neemt de onzekerheid toe (uit Onkelinx *et al.*, 2025).

Daar waar initieel een afname van de kuikenoverleving en van geschikt broedhabitat aan de basis lagen van de achteruitgang van de patrijs, kunnen recenter ook verschillende andere factoren bijgedragen hebben aan de verdere achteruitgang (Kuijper *et al.*, 2009). Ook overbejaging vormt een reële bedreiging. Het risico is daarbij groter in gebieden met een lage populatiedensiteit, zoals Vlaanderen (Scheppers *et al.*, 2019). Via populatiemodellering kan het relatieve belang van de verschillende factoren op de populatiegroei bepaald worden. Dit laat toe om de mogelijke impact van beheermaatregelen of combinaties ervan op de populatiegroei te onderzoeken.

Deze studie heeft als doel om de populatiedynamiek van patrijs te modelleren. Ze baseert zich daarvoor op populatiekarakteristieken uit Vlaanderen bekomen via zenderonderzoek. Op deze manier kunnen we de impact van de verschillende factoren in het Vlaamse landschap evalueren. In eerste instantie proberen we inzicht te krijgen in de actuele populatiedynamische parameters van de patrijs in Vlaanderen. Het ontbreken hiervan, met name de kuikenoverleving, de overleving van broedende hennen en de winteroverleving, vormt immers een belangrijke kennislacune voor het populatiemodel. Ook in Nederland zijn deze gegevens de belangrijkste kennislacunes (Roodbergen, 2013). Zenderonderzoek is één

van de meest directe methodes om hier gedetailleerd inzicht in te verwerven. Op basis van deze gegevens evalueren we vervolgens de relatieve impact van de verschillende factoren die de populatiedynamiek beïnvloeden. Dit inzicht kan een doelgerichte en optimale inzet van beheermaatregelen in Vlaanderen mogelijk maken.

2 MATERIAAL EN METHODE

2.1 POPULATIEMODEL

Hoewel het mogelijk is om op basis van telgegevens doorheen het jaar eenvoudige populatiemodellen op te maken, leveren deze modellen weinig inzichten op voor de populatiedynamische parameters die een rol spelen bij de verschillende problemen die de patrijs ondervindt doorheen het jaar. Dit vereist meer gedetailleerde populatiemodellen die rekening houden met de verschillende (levens)fases gedurende het jaar. Het populatiemodel van Bro *et al.* (2000) is actueel het meest gedetailleerde populatiemodel dat de verschillende fases van de levenscyclus van patrijs in rekening brengt (Scheppers *et al.*, 2019). De vermelde parameters in de omschrijving van de opdracht voor deze studie, sluiten ook het best aan bij de parameters van dit populatiemodel (zie verder). We kozen er daarom voor om dit model als basis te hanteren voor het modelleren van de populatiedynamiek.

Roodbergen (2013) voerde enkele aanpassingen door aan het populatiemodel van Bro *et al.* (2000) om het toe te passen in Nederland.

In het originele populatiemodel wordt ervan uitgegaan dat alle hennen paren en eieren leggen, omdat de seks-ratio in het voorjaar mannelijk positief gebiast (Birkan & Jacob 1988) of minstens gebalanceerd is (Potts 1980). Bijgevolg wordt ervan uitgegaan dat de kans op een eerste legsel steeds 100% is. Onder deze assumptie is de parameter niet variabel en wordt ze daarom niet opgenomen in het originele populatiemodel. Roodbergen (2013) voegt deze parameter echter wel expliciet toe: enerzijds om deze ook te kunnen onderzoeken en anderzijds omdat andere studies een lagere kans op een eerste legsel vaststelden (bv. Browne *et al.* 2005). Door het toevoegen van de kans op broeden van een eerste legsel (b), gaat er ook een deel van de hennen niet over tot het broeden ($1 - b$). Dit deel werd door Roodbergen (2013) echter niet opgenomen in het populatiemodel, terwijl het wel bijdraagt aan de voorjaarsstand van het volgende jaar. We voegen hiervoor de overleving tijdens het broedseizoen toe van hennen die geen legsel maken (genaamd S7, zie verder).

Daarnaast houdt Roodbergen (2013) geen rekening met jachtmortaliteit, omdat de jacht op patrijs in Nederland sinds 1998 gesloten is. In Vlaanderen is de jacht actueel wel geopend. We nemen deze aanpassing dan ook niet over.

Tenslotte hield Roodbergen de mogelijkheid open dat in de winter de overleving van de juvenielen zou kunnen verschillen van die van de adulten. Volgens Bro *et al.* (2000) stelden een aantal auteurs geen verschil vast tussen beide overlevingskansen terwijl een aantal andere auteurs een lagere winteroverleving voor de juvenielen vonden. Bro *et al.* (2000) gaan in hun analyses uit van gelijke overlevingskansen. Omdat het met onze zendermethodologie niet mogelijk was om de overleving van juvenielen gedurende de winter te bepalen (zie verder), gaan ook wij uit van gelijke overlevingskansen.

Om onderscheid te kunnen maken tussen jachtmortaliteit en overige mortaliteit gedurende het jachtseizoen, splitsen we de overleving in die periode op in de kans om niet geschoten te worden en de kans om niet te sterven door andere oorzaken.

Samenvattend breidden we het populatiemodel van Bro *et al.* (2000) uit met (zie ook Figuur 2):

- Kans op broeden van het eerste legsel (b)

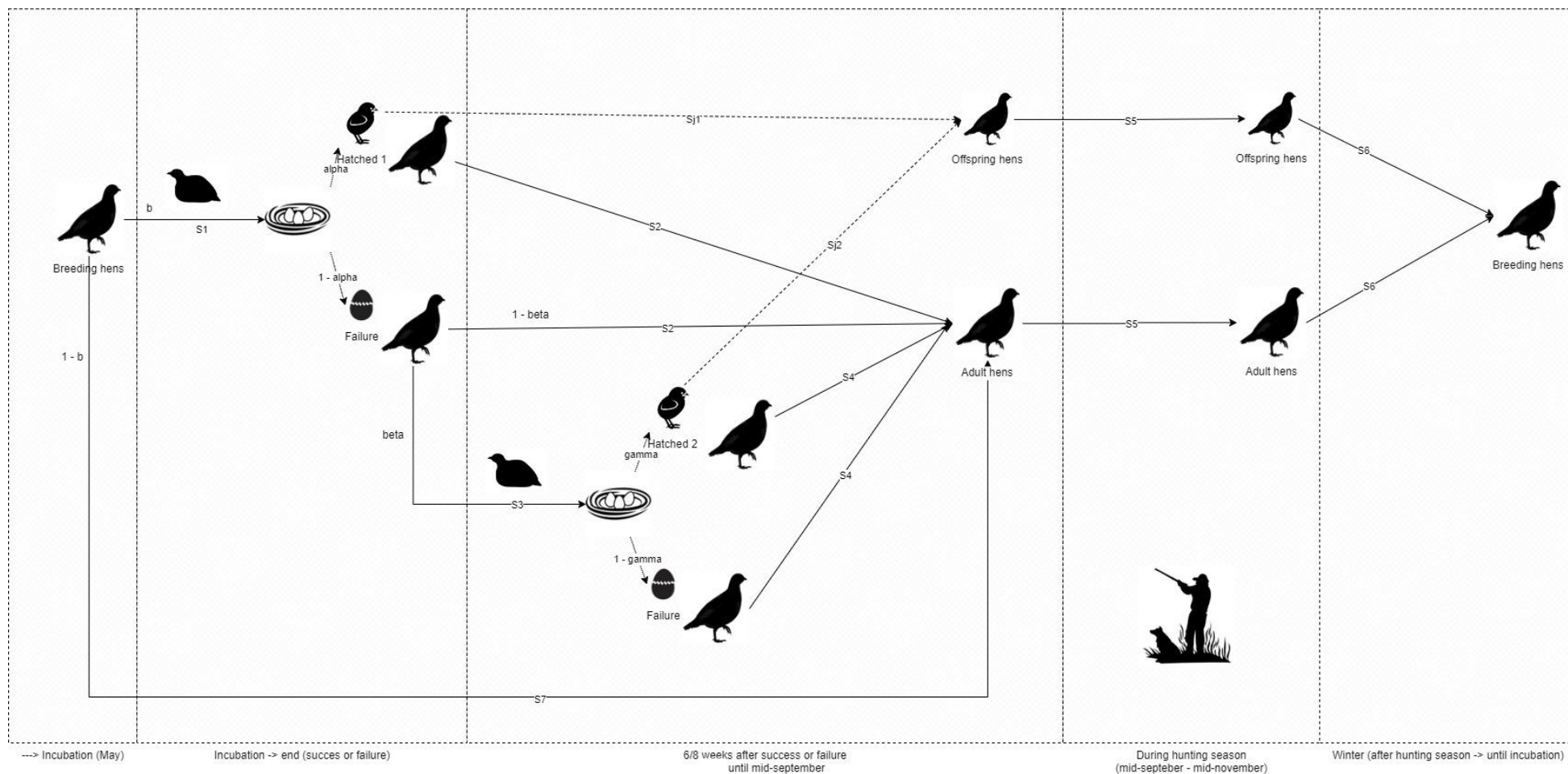
- Het model toont de levenscyclus van de hen. Voor de parameters die we overnamen, volgen we de naamgeving van de modelparameters zoals bepaald door Bro *et al.* (2000). Figuur 2 geeft het uitgebreide model schematisch weer.

Het al dan niet slagen van het eerste legsel hangt in de eerste plaats af van het overleven van de hen tijdens het leggen of broeden (survival hen: S1). Daarnaast hebben ook andere factoren invloed op de slaagkansen van het legsel (hatching rate of first clutches = nestsucces eerste legsel: alpha).

Omdat het model enkel rekening houdt met hennen en uitgaat van een gelijke geslachtsverhouding, wordt dit aantal nakomelingen gehalveerd om het aantal vrouwelijke nakomelingen te bepalen.

Het tweede legsel is gemodelleerd op dezelfde manier als het eerste legsel. Het al dan niet slagen van het tweede legsel hangt in de eerste plaats af van het overleven van de hen tijdens het leggen of broeden (survival hen: S3). Daarnaast hebben ook andere factoren invloed op de slaagkansen van het legsel (hatching rate of second clutches = nestsucces tweede legsel: gamma).

Hennen die geen legfels maken, overleven tot de start van het jachtseizoen met overlevingskans S_7 . De jacht op patrijs is in Vlaanderen geopend van 15 september tot en met 14 november. Gedurende het jachtseizoen kunnen hennen sterven door afschot of door andere oorzaken. Hierdoor splitsen we de overleving op in de kans om niet geschoten te worden (S_{5_shot}) en de kans om de andere oorzaken te overleven ($S_{5_no_shot}$). Juveniele hennen hebben dezelfde kans om geschoten te worden of om te sterven aan de andere oorzaken als de adulte hennen. Na het jachtseizoen overleven zowel de adulten als de juvenielen de winter met een bepaalde kans (S_6) tot de start van het volgende broedseizoen op 1 mei.



Figuur 2: Schematische weergave van het gebruikte populatiemodel. Voor toelichting over de modelparameters verwijzen we naar de tekst.

2.2 MODEL PARAMETERS

Bijna alle vereiste modelparameters kunnen uitsluitend bekomen worden via zenderonderzoek. Het opvolgen van een aantal dieren via zenders laat immers toe om zowel hun overleving in te schatten in elke fase van de levenscyclus, als om de locaties van de nesten te vinden. Op die manier kunnen ook de kuikens opgevolgd worden. Patrijs is een nestvlieder, wat betekent dat kuikens bij uitkomen al goed ontwikkeld zijn en vrijwel meteen zelfstandig kunnen lopen en voedsel zoeken. Kuikens kunnen niet gezenderd worden, maar blijven wel in de buurt van de ouderdieren. Het zenderonderzoek laat hierdoor toe om de modelparameters voor zowel de overleving en als de reproductie direct te schatten, hetzij als proportie, hetzij als gemiddelde.

In tegenstelling tot de Franse studie van Bro *et al.* (2000), waarbij gebruik gemaakt werd van zenders met een levensduur van 9 maanden, maken we voor deze studie gebruik van zenders met een verwachte levensduur van 12 maanden (zie verder). Hierdoor is het mogelijk om de gezenderde dieren een volledig jaar op te volgen. Dit laat toe om ook de modelparameters in verband met winteroverleving en jachtmortaliteit te bepalen op basis van de zenders. In de Franse studie gebeurde dat via grootschalige bijkomende tellingen.

2.2.1 Reproductie

2.2.1.1 Kans op leggen en broeden van een eerste legsel ($\beta_1/\beta_{\text{eta1}}$)

Deze modelparameter werd toegevoegd door Roodbergen (2013). Het is het aandeel gezenderde hennen dat overgaat tot het leggen en broeden van eieren van het eerste legsel. Omdat het leggen van eieren op het terrein niet vastgesteld kan worden met zenders (zie verder), bestaat het risico om nesten die mislukken tijdens de legfase, te missen. Hierdoor kan het aandeel hennen dat overgaat tot het leggen van het eerste legsel, onderschat worden. Hennen die broeden, kunnen we wel vaststellen met zenders. Daarom bepalen we het aandeel gezenderde hennen dat overgaat tot het leggen en broeden van het eerste legsel op basis van:

- Hennen die effectief overgaan tot broeden van het eerste legsel.
- Hennen waarvoor geen eerste legsel vastgesteld werd, maar die later in het broedseizoen overgaan tot een tweede legsel. Hierbij gaan we ervan uit dat het eerste legsel mislukte tijdens het leggen van de eieren.
- Hennen die sterven tussen de start van het broedseizoen op 1 mei en 31 juli. Hierbij gaan we ervan uit dat de hen sterft tijdens het leggen van de eieren van het eerste nest, ofwel dat het eerste nest mislukt tijdens het leggen van de eieren en de hen vervolgens sterft tijdens het leggen van het tweede legsel, maar voordat ze het tweede legsel begint te bebroeden.

Hennen die dus niet overgaan tot leggen en broeden zijn hennen die overleven tot na 31 juli en waarvoor nooit een legsel vastgesteld werd. Merk op dat hennen waarvan het eerste legsel mislukt tijdens het leggen van de eieren en die ofwel (i) geen tweede legsel maken, ofwel (ii) waarvan ook het tweede legsel mislukt tijdens het leggen van de eieren, maar wel in leven blijven tot na 31 juli, foutief in deze categorie van niet-broedende hennen terechtkomen. Op basis van de gebruikte technologie is het echter niet mogelijk om deze hennen te identificeren.

2.2.2 Overleving van de hen

2.2.2.1 Overleving van de hen tijdens het leggen en het broeden van het eerste legsel (S1)

Omdat we met zenders niet kunnen vaststellen of hennen eieren leggen, worden ook hennen die sterven na 1 mei maar voordat het eerste legsel vastgesteld kon worden (zie 2.2.1.1) meegerekend. Dit in tegenstelling tot Bro *et al.* (2000) die deze overleving reeds berekent vanaf het moment van vangen in midden tot eind maart.

$$S1 = \frac{\text{\# levende patrijzen na het eerste legsel}}{\text{\# levende patrijzen vanaf 1 mei die eerste legsel maken}}$$

Dit is het aandeel gezenderde hennen dat overleeft vanaf het uitkomen of het mislukken van het eerste legsel, tot de start van het jachtseizoen op 15 september zonder een tweede legsel te maken. Hierbij wordt er dus geen onderscheid gemaakt tussen hennen met kuikens en deze zonder kuikens.

$$S2 = \frac{\text{aantal levende patrijzen na het eerste legsel die nog in leven zijn bij de start van het jachtseizoen en geen tweede legsel maken}}{\text{\# levende patrijzen na het eerste legsel die geen tweede legsel maken}}$$

2.2.2.3 Overleving van de hen tijdens het leggen en het broeden van het tweede legsel (S3)

Deze parameter wordt geschat als het aandeel van de hennen die overgaan tot het leggen en broeden van het tweede legsel, die overleven vanaf het mislukken van hun eerste legsel tot het uitkomen of mislukken van hun tweede legsel. Het aantal hennen dat overgaat tot het leggen en broeden van het tweede legsel, bepalen we op basis van hennen die effectief overgaan tot het bebroeden van het tweede legsel. We kunnen met de zenders immers alleen vaststellen wanneer hennen effectief broeden, niet of ze eieren leggen. Dit aantal wordt onderschat wanneer hennen sterven tijdens het leggen van het tweede legsel. Deze hennen worden dan meegenomen in de berekening van S_2 als hennen waarvan het eerste legsel mislukte maar die geen tweede legsel maken.

$$S3 = \frac{\text{aantal levende patrijzen na het tweede legsel}}{\text{aantal levende patrijzen vanaf het mislukken of uitkomen van het 1ste legsel die een 2de legsel maken}}$$

2.2.2.4 Overleving van de hen na het bebroeden van het tweede legsel (S4)

Dit is het aandeel hennen dat overleeft vanaf het uitkomen of het mislukken van het tweede legsel tot de start van het jachtseizoen op 15 september. We maken geen onderscheid tussen hennen met en zonder kuikens.

$$S4 = \frac{\text{aantal levende patrijzen na het tweede legsel die nog in leven zijn bij de start van het jachtseizoen}}{\text{\# levende patrijzen na het tweede legsel}}$$

2.2.2.5 Overleving van de hen tijdens het jachtseizoen (S5: S5 shot en S5 no shot)

Het jachtseizoen loopt van 15 september tot en met 14 november. We maken een onderscheid tussen hennen die sterven door jacht en hennen die sterven door andere oorzaken.

De overleving tijdens het jachtseizoen zonder geschoten te worden (S5_shot) is het aandeel van de gezenderde hennen in leven bij het begin van het jachtseizoen, dat niet geschoten wordt en die deze periode overleven.

De overleving tijdens het jachtseizoen zonder te sterven door andere oorzaken dan jacht (S5_no_shot) is het aandeel van de gezenderde hennen die in leven waren bij de start van het jachtseizoen en die niet geschoten worden, die niet sterven door andere oorzaken dan jacht en het jachtseizoen overleven.

$$S5_{shot} = \frac{\text{\# levende patrijzen die niet geschoten werden}}{\text{\# levende patrijzen bij de start van het jachtseizoen}}$$

$$S5_{no\ shot} =$$

levende patrijzen die niet sterven omwille van andere oorzaken dan jacht
levende patrijzen bij de start van het jachtseizoen – # geschoten patrijzen

Tabel 2 geeft een overzicht van de gebruikte codes en een korte beschrijving van de verschillende modelparameters.

Tabel 2. Codes en beschrijving van de verschillende modelparameters.

Code	Beschrijving
S1	Overleving van de hen tijdens het leggen en het broeden van het eerste legsel
S2	Overleving van de hen tijdens de zomer zonder herlegsel
S2_suc	Overleving van de hen tijdens de zomer zonder herlegsel met een succesvol eerste legsel
S2_unsuc	Overleving van de hen tijdens de zomer zonder herlegsel met een mislukt eerste legsel
S3	Overleving van de hen tijdens het leggen en het broeden van het tweede legsel
S4	Overleving van de hen na het bebroeden van het tweede legsel
S4_suc	Overleving van de hen na het bebroeden van het tweede legsel met een succesvol tweede legsel
S4_unsuc	Overleving van de hen na het bebroeden van het tweede legsel met een mislukt tweede legsel
S5	Overleving van de hen tijdens het jachtseizoen
S5_shot	Overleving van de hen tijdens het jachtseizoen zonder te sterven door jacht
S5_no_shot	Overleving van de hen tijdens het jachtseizoen zonder te sterven door andere oorzaken dan jacht
S6	Winteroverleving van de hen
S7	Overleving van de hen zonder legsels
Beta_1 / β_1	Kans op leggen en broeden van een eerste legsel
Beta_2 / β_2	Kans op een tweede legsel
Alpha / α	Nestsucces van het eerste legsel (α /alpha)
Gamma / γ	Nestsucces van het tweede legsel
Hatched1	Aantal uitgekomen eieren per eerste legsel
Hatched2	Aantal uitgekomen eieren per tweede legsel
S_J1	Overleving van kuikens uit het eerste legsel
S_J2	Overleving van kuikens uit het tweede legsel
S_J	Overleving van kuikens

2.2.4 Onzekerheid op modelparameters

Om de onzekerheid op de schattingen van de modelparameters te bepalen, maken we gebruik van bootstrapping. Daarbij simuleren we telkens een nieuwe dataset op basis van willekeurige trekkingen met teruglegging uit de originele dataset. We opteren voor deze benadering omdat de staalnamegrootte te klein is om te werken met de standaardfout op de schatting. Bij kleine staalnamegroottes zou de standaardfout immers ofwel niet bepaald kunnen worden ofwel onnauwkeurig zijn. Via bootstrapping kan de onzekerheid op de schattingen van de modelparameters en de hieruit voortvloeiende schatting van de populatiegroeisnelheid (zie verder) bekomen worden. Zo krijgen we zicht op de variabiliteit in de gegevens en de betrouwbaarheid van de schattingen.

$$P_{jr} = S_{ai1} \times (b \times n_1 \times u_1 \times S_{k1} + S_{aih} \times (1 - n_1) \times h \times n_h \times u_h \times S_{kh}) \times S_{jw}$$

$$S_{ab} = b \times (S_{ai1} \times ((1 - h + n_1 \times h) \times S_{az1} + (1 - n_1) \times h \times S_{aih} \times S_{azh})) + (1 - b) \times S_7$$

$$\begin{bmatrix} N_j \\ N_a \end{bmatrix}_{t+1} = \begin{bmatrix} \frac{P_{jr}}{2} & \frac{P_{jr}}{2} \\ S_{ab} \times S_{aw} & S_{ab} \times S_{aw} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} N_j \\ N_a \end{bmatrix}_t$$

Bij de berekening van de populatiegroeisnelheid wordt ervan uitgegaan dat hergebruikte dieren in de dataset als unieke onafhankelijke dieren gezien kunnen worden (zie 2.2.4). Voor de berekening van de deterministische groeisnelheid (λ_{det}) nemen we de onzekerheid op de schattingen van de modelparameters zoals bepaald via bootstrapping (zie 2.2.4) in rekening.

Fluctuaties in omgevingsomstandigheden en demografische toevalsprocessen kunnen een invloed hebben op de populatiegroeisnelheid.

Omgevingsstochasticiteit refereert naar het optreden van toevallige veranderingen in omgevingsomstandigheden die een impact hebben op de reproductie en sterfte.

Demografische stochasticiteit wordt veroorzaakt door toevalsprocessen met betrekking tot geboorte en sterfte.

Door omgevings- en demografische stochasticiteit in rekening te brengen bij het populatiemodel, kan de stochastische populatiegroeisnelheid (λ_{stoch}) bepaald worden. In het algemeen resulteert het toevoegen van stochasticiteit in een lagere schatting van de populatiegroeisnelheid.

Omgevingsstochasticiteit wordt geïntroduceerd door variabiliteit toe te voegen aan volgende modelparameters:

- De kans om geschoten te worden ($1 - S_{5shot}$)
- De kans op overleven van het jachtseizoen zonder te sterven aan andere doodsoorzaken dan jacht (S_{5no_shot})
- Winteroverleving (S_6)

Demografische stochasticiteit wordt geïntroduceerd door variabiliteit toe te voegen aan volgende modelparameters:

- Aantal uitgekomen eieren per eerste legsel (Hatched1)
- Aantal uitgekomen eieren per herlegsel (Hatched2)

Voor het toevoegen van de stochasticiteit maken we gebruik van een parametrische verdeling (zie Caswell, 2006, §14.5.2). Verschillende verdelingen zijn mogelijk (Samaranayaka & Fletcher, 2010). Voor de modelparameters waarvoor we stochasticiteit toevoegen, maken we gebruik van volgende twee verdelingen:

- De beta verdeling zal gebruikt worden wanneer de waarde van de modelparameter en het betrouwbaarheidsinterval gekend zijn in de werkelijke schaal (waarde tussen 0 en 1).
- De Poisson verdeling voor het tellen van aantallen (bv. het aantal uitgekomen eieren per legsel).

Na het in rekening brengen van zowel omgevings- als demografische stochasticiteit kan de stochastische populatiegroei­nelheid (λ_{stoch}) geschat worden. We schatten de waarde van λ_{stoch} op twee manieren:

1. op basis van Tuljapukar's benadering (Orzack & Tuljapurkar 1989);
2. door middel van simulatie (Morris & Doak, 2002).

De λ_{stoch} is gebaseerd op de gesimuleerde populatiedynamiek over 10 jaar en werd herhaald in 1000 Monte-Carlo simulaties. Voor deze simulaties van de stochastische populatiegroeisnelheid (λ_{stoch}) werken we met de schattingen van de modelparameters zoals bepaald via bootstrapping (zie 2.2.4). We doen dit voor die modelparameters waarvoor we geen stochasticiteit in rekening brengen. In tegenstelling tot de bepaling van de deterministische groeisnelheid (λ_{det}) houden we hierbij dus geen rekening met de onzekerheid van deze schattingen. Het niet meenemen van deze variabiliteit zal resulteren in een kleinere schatting van het betrouwbaarheidsinterval van de stochastische populatiegroeisnelheid (λ_{stoch}) dan van de deterministische groeisnelheid (λ_{det}).

2.4 ELASTICITEIT VAN DE MODELPARAMETERS

Een sensitiviteitsanalyse (zie 2.5) onderzoekt de effecten van kleine veranderingen in een modelparameter op de populatiegroeisnelheid (Caswell, 1989). Wanneer de modelparameters echter gemeten zijn op een verschillende schaal, is een rechtstreekse vergelijking van hun sensitiviteit moeilijk en misleidend. Om deze vergelijkingen toe te laten, maken we gebruik van elasticiteiten. Elasticiteit is daarbij de proportionele verandering in de populatiegroeisnelheid voor een gegeven proportionele verandering in de modelparameter (Caswell, 1989). Elasticiteiten zijn in essentie proportionele sensitiviteiten. Dit laat de directe vergelijking van overlevings- en reproductiemodelparameters toe. Hoge elasticiteit is een indicatie dat een kleine verandering in de modelparameter een groot effect heeft op de populatiegroeisnelheid.

De elasticiteit van elke modelparameters kan bepaald worden, zowel deterministisch in het populatiemodel zonder stochasticiteit, als stochastisch in het populatiemodel waar stochasticiteit in rekening werd gebracht voor een aantal modelparameters. Het in rekening brengen van de stochasticiteit bij de bepaling van de elasticiteit van een modelparameter zou hierbij beter geschikt zijn voor het inschatten van het werkelijke effect van een verandering in de modelparameter op de populatiegroeisnelheid. Hierbij merken we op dat elasticiteiten niet de bijdrage van de modelparameters aan de populatiegroeisnelheid weerspiegelen (Caswell, 2006).

De elasticiteit is gedefinieerd als de proportionele verandering in de populatiegroeisnelheid (λ) voor een gegeven verandering in een modelparameter (p):

$$Elasticity = E = \frac{\Delta \lambda}{\Delta p} \times \frac{p}{\lambda}$$

Waarbij:

- Δp is de verandering van de modelparameter in kwestie
- $\Delta \lambda$ is de verandering in de populatiegroeisnelheid

Dit is een benadering van:

$$\frac{p}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial p} = \frac{p}{\lambda} \sum_{ij} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \frac{\partial a_{ij}}{\partial p}$$

De elasticiteit van elke modelparameter werd berekend voor elke bootstrap dataset (zie hoger). Voor elke parameter werd het gemiddelde, de standaardfout en het 95% betrouwbaarheidsinterval berekend over alle bootstrap datasets heen.

Het gemiddelde werd berekend als:

$$E(E_p) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N e_{pi}$$

Waarbij:

- E_p is de elasticiteit van de modelparameter in kwestie
- i is de i^{de} bootstrap dataset
- N is het aantal bootstrap datasets ($N = 10^4$)

De standaardfout (SE) als volgt berekend op basis van de verdeling van de parameter schattingen over de bootstrap datasets:

$$SE(E_p) = \sqrt{\frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (e_{pi} - \bar{e}_p)^2}$$

Waarbij:

- $SE(E_p)$ is de standaardfout van de elasticiteit van de modelparameter p
- N is het aantal bootstrap datasets ($N = 10^4$)
- e_{pi} is de schatting van de elasticiteit van de modelparameter p van de i^{de} bootstrap dataset
- $\bar{e}_p = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N e_{pi}$ is het gemiddelde van elasticiteiten van de parameter van de bootstrap datasets

De onder- en bovengrens van het 95% betrouwbaarheidsinterval (95% CI) werden geschat als het 0,025 en het 0,975 kwantiel van de verdeling van E_p .

2.5 SENSITIVITEITSANALYSE

Sensitiviteit geeft weer in welke mate veranderingen in een modelparameter leiden tot veranderingen in de populatiegroeisnelheid (Caswell, 1989). Door te kijken naar het verband tussen de belangrijkste modelparameters die naar voren komen uit de elasticiteitsanalyses (zie 2.4) en de deterministische populatiegroeisnelheid (λ_{det}), kan de veronderstelde impact van het beheer op de populatiegroeisnelheid ingeschat worden.

////////////////////////////////////

De methode bestaat er in telkens één modelparameter te laten variëren terwijl de overige modelparameters constant gehouden worden op hun geschatte waarden, en vervolgens de populatiegroeisnelheid te bepalen. Voor elke modelparameter waarvoor we de sensitiviteit willen bepalen laten we de modelparameter in kwestie (p_v) variëren over een sequentie aan waarden, waarbij proporties (overleving, nestsucces, kans op leggen) variëren van 0,1 tot 1 in stappen van 0,01 en het gemiddeld aantal uitgekomen eieren per nest varieert van 5 tot 15 in stappen van 0,1. Elke sequentie werd gebruikt in combinatie met hun 10^4 bootstrapped schatting (zie 2.2.4) van de andere modelparameters om λ_{det} te berekenen.

Voor elke stap van p_v berekenen we de gemiddelde λ_{det} , de standaardfout en het 95% betrouwbaarheidsinterval.

Het gemiddelde werd berekend als:

$$E(\lambda_{det}^p) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \lambda_{det}^{pi}$$

Waarbij:

- λ_{det} is de deterministische populatiegroeisnelheid
- p is de variërende parameter in kwestie
- i is de i^{de} bootstrap dataset
- N is het aantal bootstrap datasets ($N = 10^4$)
- λ_{det}^{pi} is de schatting van λ_{det} voor de variërende parameter p van de i^{de} bootstrap dataset

De standaardfout (SE) voor λ_{det} werd berekend op basis van de verdeling van de parameter schattingen over de bootstrap datasets:

$$SE(\lambda_{det}^p) = \sqrt{\frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (\lambda_{det}^{pi} - \bar{\lambda}_{det}^p)^2}$$

Waarbij:

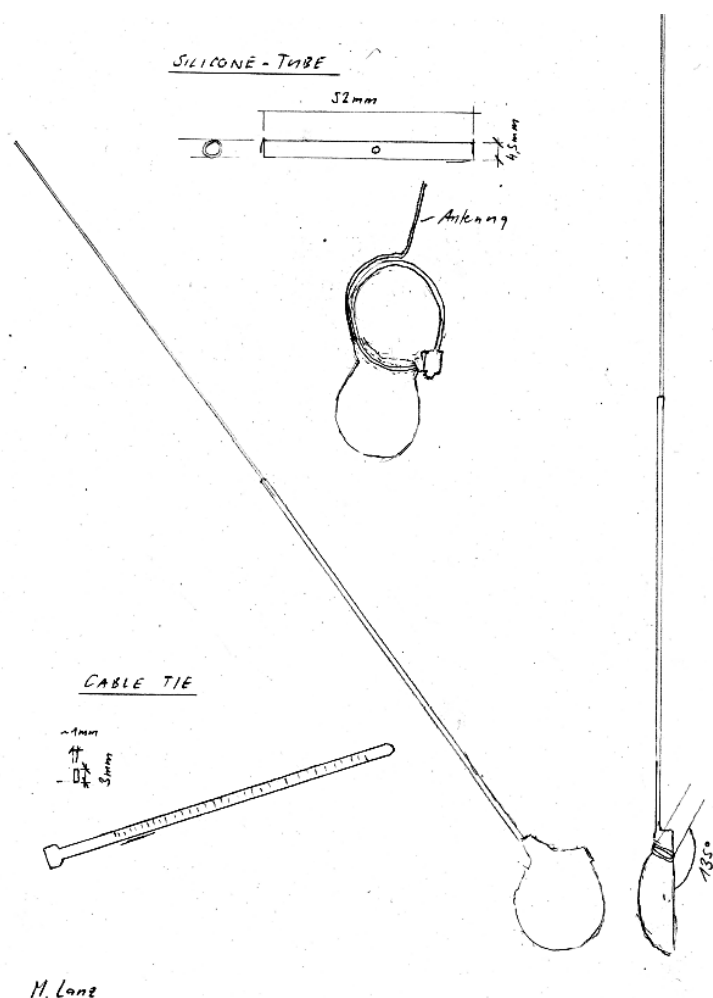
- $SE(\lambda_{det}^p)$ is de standaardfout voor λ_{det} van de variërende modelparameter p
- $\bar{\lambda}_{det}^p = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \lambda_{det}^{pi}$ is het gemiddelde van de λ_{det} van de variërende parameter van de bootstrap datasets

De onder- en bovengrens van het 95% betrouwbaarheidsinterval (95% CI) werden geschat als het 0,025 en het 0,975 kwantiel van de verdeling van λ_{det}^p .

De relatie tussen de deterministische populatiegroeisnelheid en elke geselecteerde modelparameter afzonderlijk, wordt grafisch weergegeven door de schattingen en de bijhorende 95% betrouwbaarheidsintervallen te plotten op een figuur en een trendlijn toe te voegen. Om de relatie tussen de deterministische populatiegroeisnelheid en twee geselecteerde modelparameters simultaan weer te geven, maken we gebruik van surface plots.

Bro *et al.* (1999) bevestigen deze zender met een dunne draad rond de nek. Volgens deze auteurs kan dit wel nadelige effecten hebben op de patrijzen omdat:

- Deze bevestigingsmethode zorgt er ook voor dat de antenne van de zender relatief rechtop staat, wat de dieren mogelijk meer doet opvallen. In tegenstelling tot Bro *et al.* maken we daarom gebruik van de bevestigingsmethode die uitgetest werd door Homberger *et al.* (2021). De zender wordt hierbij met een in een siliconen buisje gehulde kabelspanband bevestigd rond de nek van de patrijs. De antenne wordt daarbij via het midden over de rug naar de staart geleid waardoor die minder rechtop staat (Figuur 3). De zender wordt ook onder een hoek bevestigd rond de nek, waardoor die nauwer aansluit bij het lichaam.



Omdat we werken met zenders met een verwachte levensduur van 12 maanden, is het mogelijk om de gezenderde dieren een volledig jaar op te volgen. Dit laat toe om de

modelparameters i.v.m. winteroverleving en jachtmortaliteit ook met zenders te bepalen, en niet via grootschalige additionele tellingen zoals in de studie van Bro *et al.* (2000).

2.6.2 Vangstmethode en opvolging

2.6.2.1 Vangstperiode

Om patrijzen van een zender te kunnen voorzien, moet je ze eerst vangen. Zowel de winter als het voorjaar komen hiervoor in aanmerking. In de winter leven patrijzen in groepen (= kluchten) en kunnen er dus grotere aantallen in één keer gevangen worden. Het nadeel is dat de kluchten later in het voorjaar uit elkaar vallen om territoriale koppels te vormen. Hierbij is het moeilijk te voorspellen waarheen de dieren zullen trekken om zich te vestigen. Het gekozen territorium valt dus mogelijk buiten het studiegebied.

Een meer geschikte periode om patrijzen te vangen is dan ook het voorjaar (februari-april). In deze periode zijn de patrijzen gekoppeld, al wordt deze koppelvorming pas tegen het einde van het voorjaar stabiel. Vangen na april wordt sterk afgeraden omdat de hennen al vanaf eind april kunnen starten met het eerste legsel.

Vangsten vonden hierdoor hoofdzakelijk plaats in het voorjaar: eind-januari tot eind-april in 2022 en midden-februari tot eind april in 2023.

In het studiegebied in Roeselare (zie 2.7) vonden ook drie vangstdagen plaats in de winterperiode: 13 december 2022, 6 november 2023 en 9 januari 2024. Dit gebeurde met het oog op het verhogen van de staalnamegrootte (zie 2.6.3), maar ook als verkennende studie met betrekking tot dispersieafstanden.

2.6.2.2 Vangstmethode

Er bestaan verschillende vangstmethoden voor patrijs. Hoewel een aantal relatief eenvoudig toepasbaar zijn (bv. mistnetten, kooien), worden hiermee hoofdzakelijk hanen gevangen (bv. Deflem *et al.*, 2021). Omdat de focus van deze studie op de hennen ligt, zijn deze methoden dus minder geschikt. Daarnaast bemoeilijkt de lagere populatiedensiteit, zeker in vergelijking met de andere buitenlandse studies waar patrijzen gevangen worden, ook de praktische uitvoering van een aantal methoden.

Voor deze studie vingen we de patrijzen 's nachts met een net dat door een geweer afgevuurd wordt (CODA-netgun, Coda Enterprises Mesa, Arizona, United States). De patrijzen werden eerst gelokaliseerd met warmtebeeldcamera's en schijnwerpers. Gelokaliseerde patrijzen werden benaderd tot op enkele meters door ze te verblinden met een schijnwerper. Vervolgens werd het net over de patrijzen geschoten.

Van gevangen patrijzen bepaalden we het geslacht, de leeftijdsklasse (subadult of adult) en het lichaamsgewicht. Vervolgens werden de dieren voorzien van een pootring van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen (KBIN) en een zender. Hoewel het populatiemodel enkel gegevens van de hennen vereist, werden ook hanen gezenderd. Op die manier konden we ook hun overleving doorheen het jaar opvolgen (zie 2.9). Na deze handelingen werden de dieren die samen gevangen werden, samen opgesloten in een transportkooi die ter plaatse bleef. De volgende ochtend werden alle dieren tegelijk vrijgelaten op dezelfde locatie.

2.6.2.3 Opvolging

De gebruikte zenders hebben een verwachte levensduur van 12 maanden. Dit laat toe om met één vangstperiode per jaar, de gezenderde dieren het hele jaar op te volgen. Het manueel opvolgen met VHF-zenders vereist een aanzienlijke tijdsinvestering. Patrijzen werden eenmaal per week gelokaliseerd op het terrein. De tijd tussen twee opeenvolgende waarnemingen bedroeg hierdoor gemiddeld 7 dagen. Dankzij de mortaliteitssensor was het mogelijk om na te gaan of het dier in leven was of niet. Het was daarom niet nodig om de dieren bij elke waarneming visueel waar te nemen. Zo vermeden we onnodige verstoring van de dieren.

Tijdens het broeden verlaat de hen haar legsel slechts een of twee keer per dag (Potts, 1980; Birkan & Jacob, 1988). Hierdoor was het mogelijk om broedende hennen op hun nest te lokaliseren en ze tot op een tiental meter te benaderen. In de broedperiode werd hier extra aandacht aan gegeven.

Wanneer de hen telkens op dezelfde locatie gevonden werd, berekenden we de verwachte uitkomstdatum van het legsel. Wanneer de hen na deze datum niet meer op het nest zat, werd getracht het nest terug te vinden om het aantal wel en niet uitgekomen eieren te tellen. Patrijzen zijn immers nestvlieders en de kuikens zullen na het uitgekomen het nest verlaten.

Na zes weken kunnen de kuikens vliegen en werd getracht het aantal nog levende kuikens te tellen die zich bij de gezenderde dieren bevonden. Zoals hoger toegelicht is het met onze frequentie van opvolging nagenoeg onmogelijk om nesten te vinden tijdens de legfase omdat hennen dan niet langdurig op het nest aanwezig zijn. Nesten konden dus pas gelokaliseerd worden wanneer de hen startte met broeden.

2.6.3 Steekpoefgrootte

De meeste modelparameters kunnen direct geschat worden op basis van het aantal gezenderde hennen, hetzij als proportie, hetzij als gemiddelde. Om een betrouwbare proportie of gemiddelde te berekenen (alsook de nauwkeurigheid hiervan), moet de staalname voldoende groot zijn. Belangrijk is dat deze staalnamegrootte voor elke parameter afzonderlijk bekeken wordt.

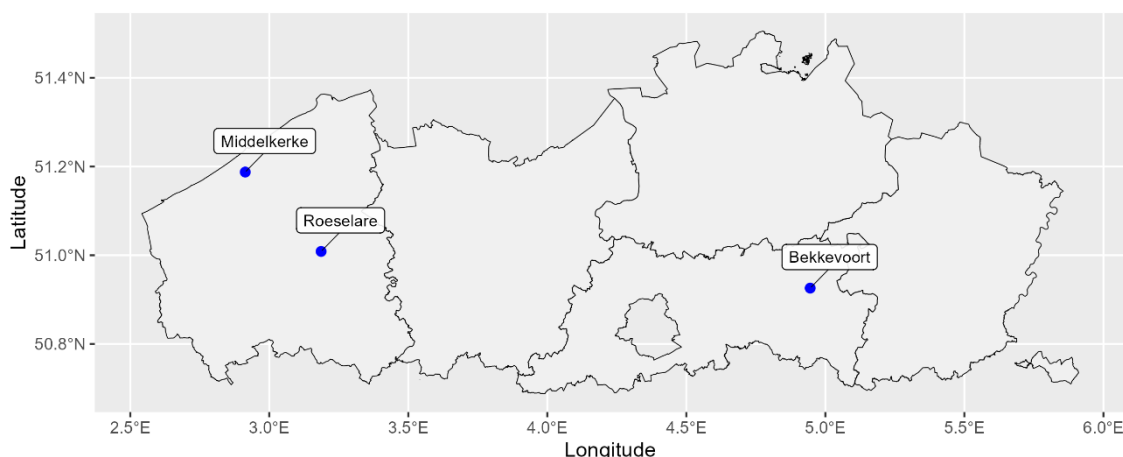
Bijvoorbeeld: doordat patrijshennen een natuurlijk hoge predatiekans kennen, zal het aantal hennen sterk afnemen gedurende de loop van het jaar. Voor de modelparameters die betrekking hebben op het einde van het jaar, zal de staalname dan ook kleiner zijn dan die van bij de start van het jaar. Doordat het aantal hennen in de broedperiode ook opsplijst over verschillende paden in het model, afhankelijk van het succes van het eerste of tweede legsel, is het aantal hennen voor elk van de paden kleiner dan het totaal aantal gezenderde hennen.

Een poweranalyse voor het bepalen van een vereiste steekproefgrootte viel buiten de scope van deze opdracht. Richtinggevend zouden we de steekproefgrootte kunnen afstemmen op deze van Bro *et al.* (2000). Deze onderzoekers volgden per studiegebied gemiddeld 85 hennen op (zie Tabel 4 in Bro *et al.*, 2000). Merk op dat ze origineel 1.009 patrijzen vingden, verdeeld over 10 studiegebieden. Dat komt overeen met gemiddeld ongeveer 100 patrijzen per studiegebied. Het verschil tussen het aantal gevangen en het aantal opgevolgde gezenderde patrijzen is in belangrijke mate te wijten aan vangstmortaliteit (zie 2.8).

Op basis van de studie van Bro *et al.* zou een steekproefgrootte van 100 hennen vooropgesteld kunnen worden. Om organisatorische redenen werd het aantal patrijzen door Bro *et al.* (2000) hoofdzakelijk gevangen in twee vangstperioden in het voorjaar, al dan niet aangevuld met

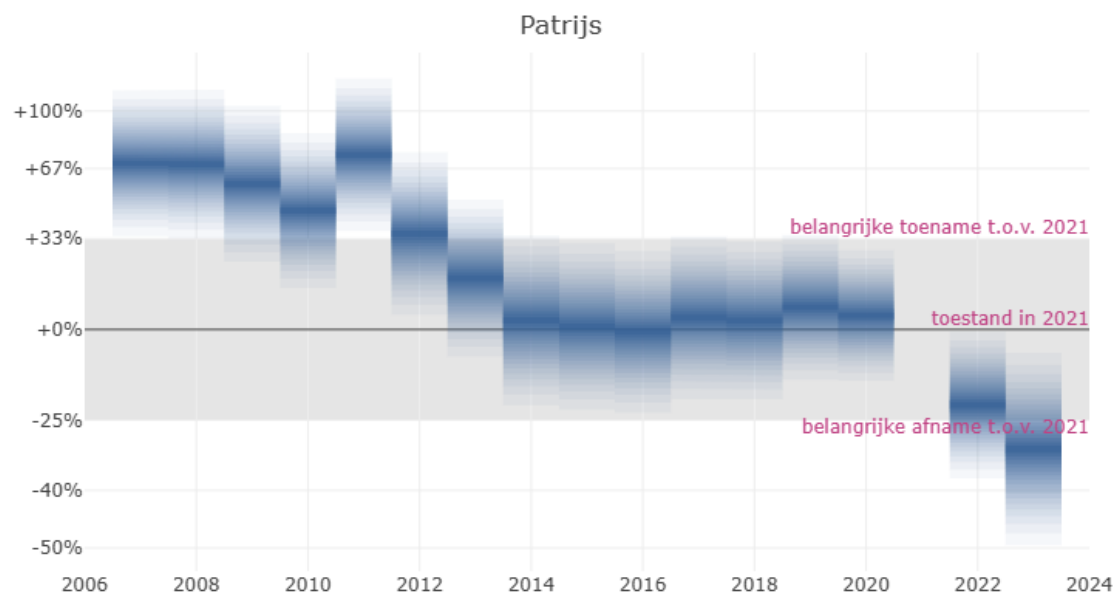
ruimte werd in deze wildbeheereenheid op basis van telgegevens van de wildbeheereenheid geschat op 8,14 in 2022, 6,72 in 2023 en 6,32 in 2024 (Carmen *et al.*, 2023; 2024). Dit studiegebied werd ook gebruikt in 2023.

- Bekkevoort (Vlaams-Brabant): één vangstperiode in het voorjaar van 2023 in samenwerking met wildbeheereenheid De Bekkervortse. De populatiedensiteit in deze wildbeheereenheid was lager dan in de andere twee gebieden. Het aantal koppels per 100 ha open ruimte werd op basis van telgegevens van de wildbeheereenheid geschat op 4,65 in 2022, 3,21 in 2023 en 3,58 in 2024 (Carmen *et al.*, 2023; 2024).



Figuur 4: Locatie van de drie studiegebieden in Vlaanderen.

In alle drie de wildbeheereenheden (dus ruimer dan het studiegebied) daalde de voorjaarsstand sterk tussen 2022 en 2023. In WBE 't Veld (Roeselare) was dat ook het geval in 2024. In WBE De Middenkust-vallei (Middelkerke) en WBE De Bekkervortse (Bekkevoort) bleef de populatie in 2024 min of meer gelijk. Deze dalende populatietrend zien we ook terug op Vlaams niveau in de tellingen van het project 'Algemene Broedvogelmonitoring Vlaanderen' (Figuur 5, Onkelinx *et al.*, 2024). Na een periode van enkele relatief stabiele jaren, daalde de Vlaamse populatie vanaf 2021, waarbij de voorjaarsstand in 2023 32% (90% geloofwaardigheidsinterval: -50% - -7%) lager ligt dan in 2021 en 13% (90% geloofwaardigheidsinterval: -31% - +10%) lager dan in 2022.



Figuur 5: Wijzigingen tussen jaren voor patrijs t.o.v. het jaar 2021 volgens de gegevens van de Algemene Broedvogelmonitoring Vlaanderen 2023. De blauwe band geeft het 90% geloofwaardigheidsinterval (uit Onkelinx *et al.*, 2024).

2.8 VANGSTMORTALITEIT

Verschillende studies stellen een verhoogde mortaliteit vast na het vangen, manipuleren en zenderen van patrijzen (vb. Birkan *et al.*, 1990; Carroll, 1990; Church & Porter, 1990; Reynolds *et al.*, 1991; Putaala *et al.*, 1997; Kaiser, 1999). Predatie is hierbij de voornaamste doodsoorzaak, zowel door roofvogels als zoogdieren (Carroll, 1990; Kaiser, 1999; Bro *et al.*, 1999). Ook worden dieren intact teruggevonden, wat wijst op stressgerelateerde doodsoorzaken (Bro *et al.*, 1999).

Verhoogde mortaliteit doet zich voornamelijk voor in de eerste week na de vangst. Dat wijst erop dat het vangen en het manipuleren hiervoor in hoofdzaak verantwoordelijk zijn (Kaiser, 1999). Capture myopathie is een ernstige en vaak dodelijke spierziekte die veroorzaakt wordt door extreme stress en fysieke inspanningen tijdens het vangen en manipuleren van de dieren. Dit kan resulteren in een plotselinge dood, maar kan de dieren ook tijdelijk verzwakken, waardoor ze gevoeliger zijn voor predatie. Daarnaast kunnen gezenderde dieren zich al dan niet dodelijk kwetsen bij pogingen om zich te ontdoen van de pas aangebrachte zender. Deze verwondingen kunnen ook de effecten van capture myopathie versterken (Höfle *et al.*, 2004).

Tijdens het vangen bestaat de kans dat dieren zich kwetsen en ten gevolge hiervan overlijden, al is deze kans klein. In de studie van Kaiser (1999) bijvoorbeeld, ging het om 1 op 240 gevangen patrijzen).

Naast het mogelijk tijdelijk verzwakken van de dieren door vangen en manipuleren, brengt ook het aanbrengen van de zender een verhoogde kans op predatie met zich mee. Zenders die bevestigd worden rond de nek genieten daarom de voorkeur boven zenders die bevestigd worden met een rugzak (Kaiser 1999). Deze laatste vereisen immers een langere

////////////////////////////////////

Tenslotte is er een verhoogde kans op predatie door de zender zelf. Dit zou te wijten zijn aan een vermindering van de acceleratie- en manoeuvreercapaciteiten (Putala *et al.*, 1997; Homberger *et al.*, 2021). Ook hier geniet het gebruik van zenders rond de nek de voorkeur omdat ze minder beperkend zouden zijn.

De verhouding van het gewicht van de zender tot het lichaamsgewicht bedraagt best niet meer dan 3%. Om negatieve effecten van zenders over langere termijn te beperken, wordt aangeraden om enkel patrijzen te zenderen die meer dan 300 g wegen. Kaiser (1999) stelt voor om patrijzen onder 350 g niet te zenderen.

In de studie van Carroll (1990) in de Verenigde Staten bedroeg de mortaliteit in de eerste week na vangen 39% (N = 100) met een gemiddelde mortaliteit in de weken nadien van 5,4%. De vangstmortaliteit werd hier geschat op 34%. Deze studie maakte gebruik van rugzakzenders die mogelijk een grotere impact hebben dan halsbandzenders.

In Frankrijk stelden Bro *et al.* (1999) een mortaliteit van 15% (N = 348) vast in de eerste week na vangen. De sterfte in de periode 9 tot 21 dagen na vangst bedroeg in deze studie hierbij meestal minder dan 5%. De vangstmortaliteit bij deze studie was dan waarschijnlijk groter of gelijk aan 10%. Bro *et al.* (2001) breidt deze dataset uit tot 1.009 hennen, waarvan er uiteindelijk 849 langer dan één week gemonitord konden worden. Met deze grotere dataset kwamen ze tot een aandeel patrijzen die stierven of waarvan de zender verloren ging in de eerste week na vangen, van 16% (N = 1009).

2.9 OVERLEVENING

Verschillende modelparameters van het gebruikte populatiemodel hebben betrekking op de overleving van de hen gedurende bepaalde perioden of fases van de voortplanting. We schatten deze overleving telkens als het aandeel overlevende hennen t.o.v. het totaal aantal hennen bij de start van de betreffende periode of fase waarvan we weten of ze overleefden of niet. Het voordeel van deze benadering is dat hennen op dezelfde tijdstippen in andere fasen kunnen zitten. Zo zullen niet alle eerste legsels op hetzelfde moment uitkomen of mislukken, maar is er mogelijk wel een verschil in de overleving van hennen die al dan niet nog aan het broeden zijn.

Een andere benadering is een overlevingsanalyse waarbij wel rekening gehouden kan worden met het feit dat niet elk dier tot een bepaald eindpunt opgevolgd kan worden. Een vaak gebruikte methode bij zenderonderzoek is de Kaplan-Meier methode (Kaplan & Meier, 1958). Dit is een niet-parametrische analyse die toelaat om op elk tijdstip overlevingskansen te bepalen voor het aantal dieren die nog in de studie zitten en de zogenaamde survival functie te schatten. Die combineert al deze schattingen over alle tijdstippen heen. Op deze manier wordt het resultaat minimaal beïnvloed door dieren die niet opgevolgd worden tot het eindpunt. In tegenstelling tot de overleving zoals bepaald in het populatiemodel, wordt hier wel gewerkt met vaste tijdstippen, waarbij de dieren zich op een bepaald tijdstip in een andere fase kunnen bevinden.

We gebruiken de Kaplan-Meier methode voor het bepalen van de jaarlijkse overleving. Aangezien de patrijzen voornamelijk gevangen werden in de periode eind-januari tot eind-april, net voor de start van de broedperiode (voor het leggen van het eerste legsel), bekijken we de jaarlijkse overleving over de periode van 1 mei tot 30 april van het volgende jaar. Dit houdt tegelijk ook rekening met de levensduur van de zenders van ± 12 maanden en met het gegeven dat hergebruik van dieren statistisch mogelijk niet als onafhankelijk gezien kan worden (zie 2.2.4). Hoewel er aanpassingen bestaan om rekening te houden met verschillende vangstdagen (zie Pollock *et al.*, 1989), opteren we ervoor om de jaarlijkse overleving te bekijken vanaf de start van de broedperiode (en dus niet vanaf de vangstdatum) tot de start van de volgende broedperiode. Patrijzen die sterven voor de start van de eerste broedperiode na vangen, worden niet meegenomen in de analyse. Putaala *et al.* (2001) gebruiken een gelijkaardige benadering waarbij de overlevingsperiode pas vanaf 1 april bekeken wordt na een vangstperiode van eind-december tot eind-maart.

De uitkomst van een Kaplan-Meier analyse laat toe om de voorspelde overleving visueel weer te geven in een grafiek. Dat is geen vloeiende curve of lijn, maar vertoont een opvallende monotone (één-richting) traprede figuur. De x-as staat voor de tijdstappen (vb. per dag of per week) en de y-as staat voor het percentage van de dieren dat overleeft. Dieren die verdwijnen uit de steekproef doordat niet gekend is of ze nog leven op een bepaald tijdstip, worden weergegeven met een kruisje.

De x-as loopt van 1 mei tot 30 april van het volgende jaar. We visualiseren daarbij de meest relevante perioden: de broedperiode (inclusief 2de legsel: 1 mei tot 31 juli), het jachtseizoen (15 september tot 14 november) en de start van de koppelvorming (rond 1 februari). Merk op dat bij deze methode de tijdstippen voor alle dieren dezelfde zijn. We houden geen rekening met bijvoorbeeld een verschil in de fase van de voortplanting (vb. broeden versus niet broeden).

Naast de Kaplan-Meier analyse om de jaarlijkse overleving te bepalen, gebruiken we een andere methode om de overleving gedurende vijf perioden doorheen het jaar te onderzoeken. We onderscheiden hierbij volgende vijf perioden:

- Broedperiode: 1 mei tot 31 juli
- Zomer: 1 augustus tot 14 september
- Jachtseizoen: 15 september tot 14 november
- Winter: 15 november tot 31 januari
- Koppelvorming: 1 februari tot 30 april

Voor elk van deze vijf perioden bepalen we de overleving als proportie van het aantal dieren die de periode overleven t.o.v. het totaal aantal dieren waarvan geweten is of deze de periode al dan niet overleefden. Ook bepalen we de jaarlijkse overleving over de periode 1 mei tot 30 april via deze benadering om te vergelijken met de bevindingen van de Kaplan-Meier analyse. Hierbij maken we gebruik van bootstrapping met 10^4 verschillende gesimuleerde datasets op basis waarvan we voor elke periode het gemiddelde, de standaardfout (standard error, SE) en bijhorend 95% betrouwbaarheidsinterval (confidence interval, CI) bepalen.

Om een verschil in overleving tussen hanen en hennen te onderzoeken, voeren we bovenstaande analyse uit per geslacht. Ook de Kaplan-Meier analyse laat toe om het verschil in de jaarlijkse overlevingscurve tussen beide geslachten na te gaan. Hiervoor maken we gebruik van de log-rank test, waarbij de nulhypothese is dat beide curves niet van elkaar verschillen.

2.10 DOODSOORZAKEN

Elke gezenderde patrijs werd wekelijks opgevolgd. Via de mortaliteitssensor gingen we daarbij na of het dier nog in leven was. Gaf de sensor aan dat de zender de afgelopen 6 of 12 uur (afhankelijk van de instelling) niet meer bewoog, werd de zender en indien mogelijk het kadaver gelokaliseerd om de doodsoorzaak te achterhalen. De locatie, de onmiddellijke omgeving rond de zender en het eventuele kadaver werden geïnspecteerd op sporen die wijzen op de doodsoorzaak (predatie, aanrijding, ziekte of andere).

In het geval van predatie trachtten we het type roofdier te identificeren. Recht afgebeten veren en bijtsporen op het kadaver of op de zender wijzen op predatie door zoogdieren, geplukte veren op predatie door roofvogels. Intacte kadavers nabij wegen of treinsporen, alsook platgereden volledige kadavers werden toegeschreven aan aanrijdingen met voertuigen. Voor intacte kadavers werd dit bevestigd bij de autopsie door aanwezigheid van breuken en inwendige bloedingen. Vonden we bij intacte exemplaren ziektesymptomen, dan wezen we de doodsoorzaak toe aan ziekte. Waren er onvoldoende aanwijzingen om een bepaalde doodsoorzaak toe te wijzen (bv. in het geval van onvoldoende resten of sporen op het terrein), werd de doodsoorzaak als ongekend ingedeeld.

Vonden we enkel de zender zonder verdere sporen op het terrein, dan konden we niet met zekerheid vaststellen of de patrijs overleden was of dat de zender afgeworpen werd. Deze gevallen deelden we in als 'enkel zender'. In de veronderstelling dat het afwerpen van zenders eerder zou optreden in de periode net na zending, dan zou het terugvinden van enkel de zender beschouwd kunnen worden als predatie.

Op basis van de sporen op het terrein en het kadaver, kunnen we een onderscheid maken tussen predatie door zoogdieren en door roofvogels. Soms zijn er bijkomende indicaties die

een meer specifieke identificatie toelaten, maar in de meeste gevallen was het niet mogelijk om de predatorsoort te identificeren.

Omdat de gezenderde patrijzen slechts eenmaal per week gevolgd werden, kan niet uitgesloten worden dat roofdieren of aaseters kadavers aanvreten. Hoewel de doodsoorzaak anders kan zijn, worden die gevallen ook gecatalogeerd als 'predatie'. Dit resulteert in het overschatten van het aandeel van predatie. Zo stelden Bro *et al.* (2001) experimenteel vast dat 8% (N = 40) van geplaatste kadavers binnen 24 uur werd aangegeten door roofvogels. Ook Watson *et al.* (2007) stelde vast dat bij 31% (N = 30) van geplaatste kadavers er binnen drie dagen sporen van vos gevonden werden of dat het kadaver verdwenen was.

Bovenstaande methodiek voor het toewijzen van doodsoorzaken werd door verschillende studies toegepast (bv. Reitz *et al.*, 1993; Putaala *et al.*, 2001; Millot *et al.*, 2013; Watson *et al.*, 2007; Bro *et al.*, 2001; Millot *et al.*, 2015). Bij het interpreteren van de bevindingen moet men zich echter bewust zijn van het feit dat het achterhalen van de primaire doodsoorzaak niet vanzelfsprekend is (zie ook Millot *et al.*, 2013).

2.11 EERSTE LEGSELS

2.11.1 Nestsucces

In het populatiemodel heeft het nestsucces van het eerste legsel betrekking op de legsels die niet mislukken omwille van het feit dat de hen sterft tijdens het leggen of het broeden van het eerste legsel, aangezien dit vervat zit in de modelparameter S1. Om het lot van de eerste legsels te bekijken, inclusief nesten die mislukken doordat de hen sterft tijdens het leggen en het broeden, beschouwen we voor deze analyse alle eerste legsels en delen we de nesten in naargelang hun lot.

2.11.2 Einde van het eerste legsel

Op basis van de eerste legfels waarvan de datum gekend is waarop het legfel uitkwam of mislukte, kan nagegaan worden op welke datums dit plaatsvond. Omdat we de legfels eenmaal per week controleerden, kan de exacte datum maximaal één week vroeger plaatsgevonden hebben. We maken een onderscheid tussen legfels die uitkwamen en legfels die mislukten, aangezien deze laatste vaak niet de volledige broed doorliepen.

2.11.3 Afbakening broedperiode

Het zenderonderzoek laat toe om op terrein vast te stellen wanneer de legfels uitkwamen. Op die manier kunnen we het einde van de broedperiode bepalen. De start van de broedperiode, namelijk het leggen van het eerste ei, kan met deze methode niet bepaald worden. Om dat te weten te komen, rekenen we terug op basis van de uitgekomen legfels. Hierbij gaan we uit van een broedfase van 24 dagen (Bro, 2016). Hennen leggen met een interval van 1 tot 2 dagen één ei. Door het aantal eieren in het legfel te vermenigvuldigen met gemiddeld 1,5 dagen per ei, kunnen we de start van de eileg schatten. Voor legfels waarvan we het aantal eieren niet kennen, gaan we uit van het gemiddelde aantal eieren in het eerste legfel waarvoor dit aantal wel bepaald kon worden.

3 RESULTATEN

3.1 STEEKPROEFGROOTTE

Tabel 3 geeft per studiegebied een overzicht van het aantal gevangen en gezenderde patrijzen. Het aandeel van Roeselare (64%) is hoger omdat in dit studiegebied gevangen werd in zowel het voorjaar van 2022 als 2023. In de twee andere studiegebieden werd slechts gedurende één voorjaar gevangen: in 2022 in Middelkerke en in 2023 in Bekkevoort. In Roeselare vonden bovendien drie bijkomende vangstdagen plaats in de winterperiode. Het aantal patrijzen dat hierbij gevangen werd, was eerder beperkt (7 hanen en 3 hennen).

In totaal werden 145 unieke patrijzen gevangen: 79 hanen en 66 hennen. Zoals toegelicht in 2.8 nemen we patrijzen die sterven in de eerste week na het vangen, niet mee in de verdere analyse. Het gaat om 12 (15%) hanen en 7 (11%) hennen. Op een totaal van 145 gevangen patrijzen, stierf 13% de eerste week na vangst. De finale dataset bestaat uit 126 unieke dieren: 67 hanen en 59 hennen.

Tabel 3: Overzicht per studiegebied van het aantal gevangen en gezenderde patrijzen, opgedeeld per geslacht. Het aandeel van elk studiegebied per geslacht staat tussen haakjes.

<i>Gebied</i>	<i>Gevangen</i>		<i>Sterfte 1^{ste} week</i>		<i>Finale steekproef</i>	
	Man	Vrouw	Man	Vrouw	Man	Vrouw
<i>Bekkevoort</i>	11 (14%)	9 (14%)	1	4	10 (15%)	5 (8%)
<i>Middelkerke</i>	17 (22%)	17 (26%)	3	1	14 (21%)	16 (27%)
<i>Roeselare</i>	51 (65%)	40 (61%)	8	2	43 (64%)	38 (64%)
<i>Totaal</i>	79	66	12 (15%)	7 (11%)	67	59

Tijdens de vangstperiode in Bekkevoort stierven 4 hennen in de eerste week na het vangen. Gezien de lagere populatiedensiteit in deze wildbeheereenheid, die dat jaar net boven de grens van 3 koppels patrijzen per 100 ha lag om patrijs te mogen bejagen (zie 2.7), werd in samenspraak met de wildbeheereenheid beslist om het vangen vroegtijdig stop te zetten. We wilden zo bijkomende mortaliteit vermijden. De lagere populatiedensiteit maakte het ook moeilijker om patrijzen te lokaliseren voor het vangen. Dit alles maakt dat de steekproefgrootte in dit studiegebied beperkt is.

3.2 MODEL PARAMETERS

Voor het bepalen van de modelparameters beschikken we over een dataset van 59 unieke hennen. Aangezien het populatiemodel start op 1 mei, verwijderen we nog één hen die stierf voor 1 mei van het voorjaar waarin ze gevangen werd. Dit brengt de dataset op 58 unieke hennen. Van 15 hiervan beschikken we over gegevens van een tweede broedseizoen. Dat zijn de zogenaamde ‘hergebruikte hennen’. Dit resulteert in een gecombineerde dataset van 73 hennen.

Hoewel de zenders een verwachte levensduur hadden van 12 maanden, bleken ze in de praktijk vaak langer signaal te versturen. Hierdoor konden we van 15 hennen data verzamelen van het tweede broedseizoen, maar niet van het volledige tweede jaar. Deze hennen leveren dus geen extra informatie op voor de modelparameters op het einde van het tweede jaar.

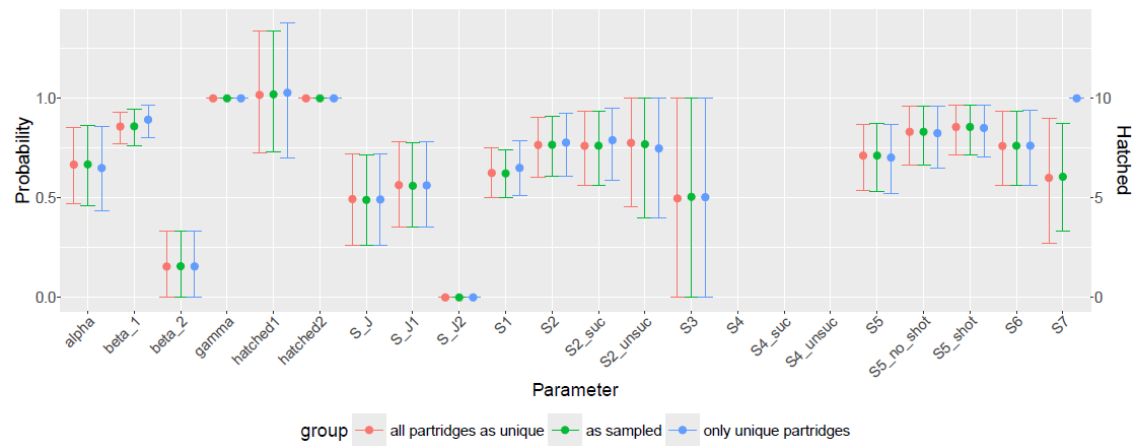
Op basis van de volledige dataset met 73 hennen (met hergebruik) en deze met enkel de 58 unieke hennen met gegevens van hun eerste broedperiode (zonder hergebruik), voerden we de bootstrap-analyse uit. Die resulteerde in schattingen voor de modelparameters met hun bijhorende betrouwbaarheidsinterval voor drie gesimuleerde datasets. Deze datasets zijn 'as sampled', 'only unique partridges' en 'all partridges' (zie 2.2.4).

De wijze waarop de verschillende modelparameters berekend werden, staat toegelicht in 2.2. Voor parameters met betrekking tot de overleving, hielden we enkel rekening met patrijzen waarvan de status 'levend of dood' op het einde van de betreffende fase of periode met zekerheid bepaald kon worden.

Figuur 6 toont de schattingen en bijbehorende betrouwbaarheidsintervallen van de modelparameters voor de drie gesimuleerde datasets. Zoals verwacht brengt de relatief kleine steekproefgrootte enkele beperkingen met zich mee, vooral voor modelparameters die betrekking hebben op het tweede legsel. Zo blijkt dat er geen gegevens beschikbaar zijn om modelparameter S4 te schatten. Merk op dat in de figuur ook een opsplitsing van deze parameter tussen hennen waarvoor het tweede legsel al dan niet mislukte (S4_suc en S4_unsuc) gemaakt werd, maar aangezien er geen gegevens voorhanden zijn voor S4, zijn er ook geen gegevens voor deze eventuele opsplitsing.

De modelparameter S3 is gebaseerd op twee hennen, waardoor deze waarde slechts 0, 0,5 of 1 kan zijn.

Aangezien er ook maar één tweede legsel is en dit 10 eieren betrof waarvan geen kuikens overleven tot 6 weken, is de modelparameter hatched2 steeds 10, gamma (nestsucces van het herlegsel) steeds 1 en de modelparameter S_J2 steeds 0. Daarnaast is de overleving van de hennen zonder legfels (S7) steeds 1 wanneer enkel unieke patrijzen beschouwd worden.



Figuur 6: Schattingen van de modelparameters op basis van drie gesimuleerde type datasets door middel van bootstrapping met 10^4 herhalingen per type dataset. De verticale lijn geeft het 95% betrouwbaarheidsinterval weer. De rechter Y-as is van toepassing voor de modelparameters hatched1 en hatched2 en geeft het aantal uitgekomen eieren weer. De linker Y-as is van toepassing voor de overige modelparameters en geeft telkens de kans (0 tot 1) weer.

S_{J1}	Sk1	SI1	0,56	7	0,56	0,35	0,78
S_{J2}	Skh	SI2	0,00	1	0,00	0,00	0,00
S_J	SJ		0,49	8	0,49	0,26	0,72

3.3 POPULATIEGROEISNELHEID

Omdat weinig hennen een tweede legsel maakten, zijn er te weinig gegevens voor de modelparameters S_3 , γ , hatched_2 en S_{J2} . De schatting ervan is telkens gebaseerd op een of twee individuen of legsels en kan dan ook niet als representatief voor de populatie beschouwd worden.

Op basis van onze steekproef zijn er geen gegevens voorhanden voor het schatten van de modelparameter S_4 . Voor deze waarde vallen we terug op een beperkte dataset van een pilootstudie die uitgevoerd werd door het INBO in de periode 2010-2013 (Ramaekers, 2012). Op basis van deze dataset werd de modelparameter geschat op 0,83 ($N = 6$). Dit komt overeen met de schatting van Bro *et al.* (2000) van 0,89. We gebruiken voor de verdere analyse dan ook de schatting van 0,83 voor S_4 .

Merk op dat, hoewel we in Tabel 4 een onderscheid maken tussen S_2 van succesvolle en onsuccesvolle legsels en S_J van eerste en tweede legsels, we in het populatiemodel enkel de gezamenlijke schatting voor deze modelparameters hanteren, dus S_2 en S_J .

De parameterschattingen van de originele dataset resulteren in een deterministische populatiegroeisnelheid (λ_{det}) van 0,77. Op basis van de bootstrapping-analyse schatten we deze groeisnelheid op 0,74 met een 95% betrouwbaarheidsinterval tussen 0,36 en 1,19.

Het in rekening brengen van omgevings- en demografische stochasticiteit resulteert in een schatting van de stochastische populatiegroeisnelheid (λ_{stoch}) van 0,74 op basis van de Tuljapukar's benadering. Op basis van simulatie schatten we de λ_{stoch} op 0,75 met een 95% betrouwbaarheidsinterval tussen 0,73 en 0,77.

De schattingen van de stochastische populatiegroeisnelheid verschillen niet veel van de deterministische. De betrouwbaarheidsintervallen van beide populatiegroeisnelheden verschillen daarentegen wel sterk: het betrouwbaarheidsinterval van de deterministische populatiegroeisnelheid is veel groter dan dat van de stochastische. Dat komt door het niet in rekening brengen van de onzekerheid over de schattingen van bepaalde modelparameters bij de schatting van de stochastische populatiegroeisnelheid (zie ook 2.3).

3.4 ELASTICITEIT VAN DE MODELPARAMETERS

Op basis van de schattingen van hun elasticiteit kunnen de verschillende modelparameters ingedeeld worden in drie groepen naargelang hun relatieve impact op de populatiegroeisnelheid (Tabel 5). Dezelfde drie groepen komen naar voren in de scenario's zonder of met omgevingsstochasticiteit. Voor het merendeel van de parameters daalt de schatting van de elasticiteit en vernauwt het 95% betrouwbaarheidsinterval wanneer stochasticiteit in rekening wordt gebracht (Figuur 7).

Tabel 5: Schattingen van de elasticiteit met bijhorende onder- en bovengrens van het 95% betrouwbaarheidsinterval op basis van het populatiemodel zonder (deterministisch) en met omgevingsstochasticiteit (stochastisch). De opvulling met grijswaarden geeft de indeling in drie groepen weer naargelang de hun relatieve impact op de populatiegroeisnelheid.

Parameter	Deterministisch			Stochastisch		
	Gemiddelde	Onder	Boven	Gemiddelde	Onder	Boven
<i>S5_no_shot</i>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<i>S5_shot</i>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<i>S6</i>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
<i>S1</i>	0,93	0,86	0,98	0,92	0,85	0,97
<i>S_J</i>	0,63	0,45	0,74	0,51	0,48	0,56
<i>hatched1</i>	0,58	0,38	0,72	0,48	0,39	0,54
<i>alpha</i>	0,51	0,28	0,68	0,43	0,28	0,54
<i>beta_1</i>	0,48	0,11	0,75	0,35	0,02	0,63
<i>S2</i>	0,29	0,21	0,41	0,37	0,31	0,43
<i>S7</i>	0,07	0,02	0,14	0,08	0,03	0,15
<i>S3</i>	0,06	0,02	0,16	0,06	0,02	0,15
<i>gamma</i>	0,05	0,01	0,11	0,04	0,01	0,11
<i>hatched2</i>	0,05	0,01	0,11	0,04	0,01	0,11
<i>beta_2</i>	0,04	0,00	0,11	0,03	-0,01	0,10
<i>S4</i>	0,02	0,00	0,05	0,02	0,01	0,05

Modelparameters met een gemiddelde elasticiteitswaarde zijn gerelateerd aan het eerste legsel:

- de kans op het maken van een eerste legsel (β_1);
- het nestsucces van het eerste legsel (α);
- het aantal uitgekomen eieren van het eerste legsel ($hatched_1$);
- de overleving van de kuikens (SJ);
- de overleving van de hen gedurende de zomer zonder herlegsel (S_2).

Een laatste groep met slechts geringe impact op de populatiegroeisnelheid heeft betrekking op het herlegsel:

- de kans op het maken van een tweede legsel (beta_2);
- het nestsucces van het tweede legsel (gamma);
- het aantal uitgekomen eieren van het tweede legsel (hatched2);
- de overleving van de hen gedurende het leggen en broeden van het tweede legsel (S3);
- de overleving gedurende de zomer met herlegsel (S4).

Ook de overleving van hennen zonder legsels (S7) valt in deze groep.

3.5 SENSITIVITEITSANALYSE

Voor de sensitiviteitsanalyse focussen we ons op de modelparameters die uit de elasticiteitsanalyse naar voor komen met de grootste impact op de populatiegroei snelheid:

- de overleving gedurende het jachtseizoen (waarbij we een onderscheid maken tussen afschot (S5_shot) en andere doodsoorzaken (S5_no_shot));
- de winteroverleving (S6);
- de overleving van de hen gedurende het leggen en broeden van het eerste legsel (S1).

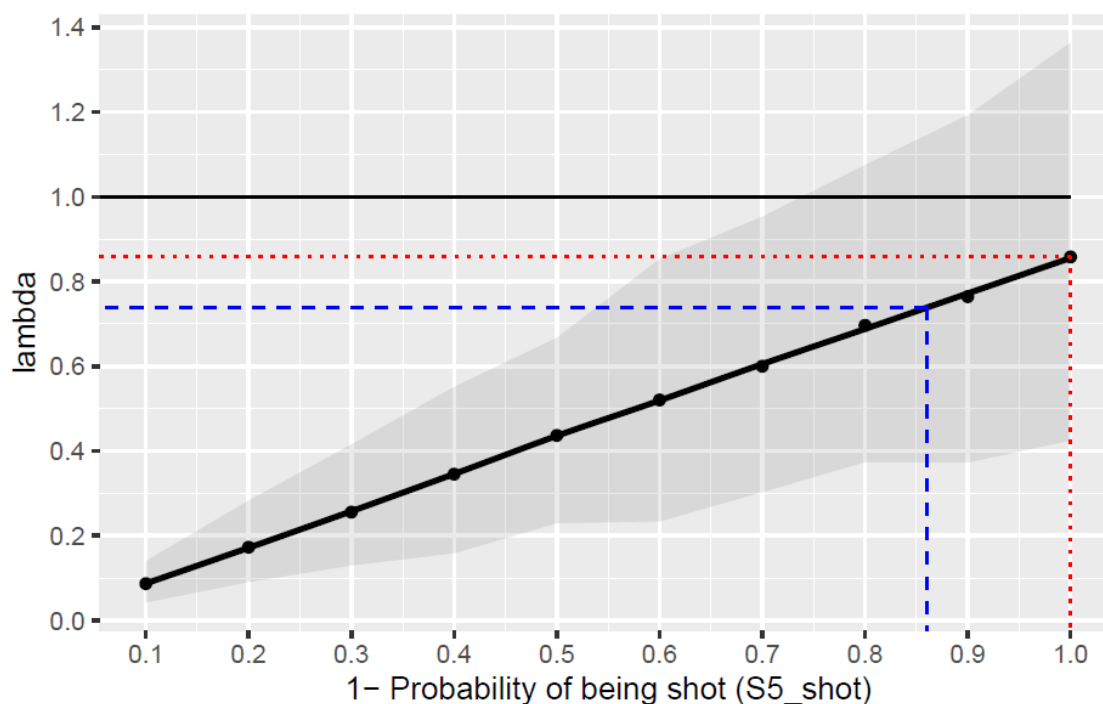
Daarnaast bekijken we ook het nestsucces van het eerste legsel (alpha) en de kuikenoverleving (SJ). Hoewel deze parameters een gemiddelde impact zouden hebben op de populatiegroeisnelheid, komen ze als belangrijk naar voren in een literatuurstudie naar de achteruitgang van de patrijs (Kuijper *et al.*, 2009).

Voor elke modelparameter of combinatie van twee modelparameters geven we de relatie met de deterministische populatiegroeisnelheid weer. Tegelijk duiden we de huidige geschatte waarde van de modelparameter en de maximale waarde aan. Dit laat toe om te evalueren welke waarde de modelparameter zou moeten hebben voor een stabiele populatiegroei ($\lambda = 1$) en welke marge voor verbetering er nog mogelijk is.

3.5.1 Relatie tussen de populatiegroeisnelheid en een enkele modelparameter

3.5.1.1 Afschot gedurende het jachtseizoen

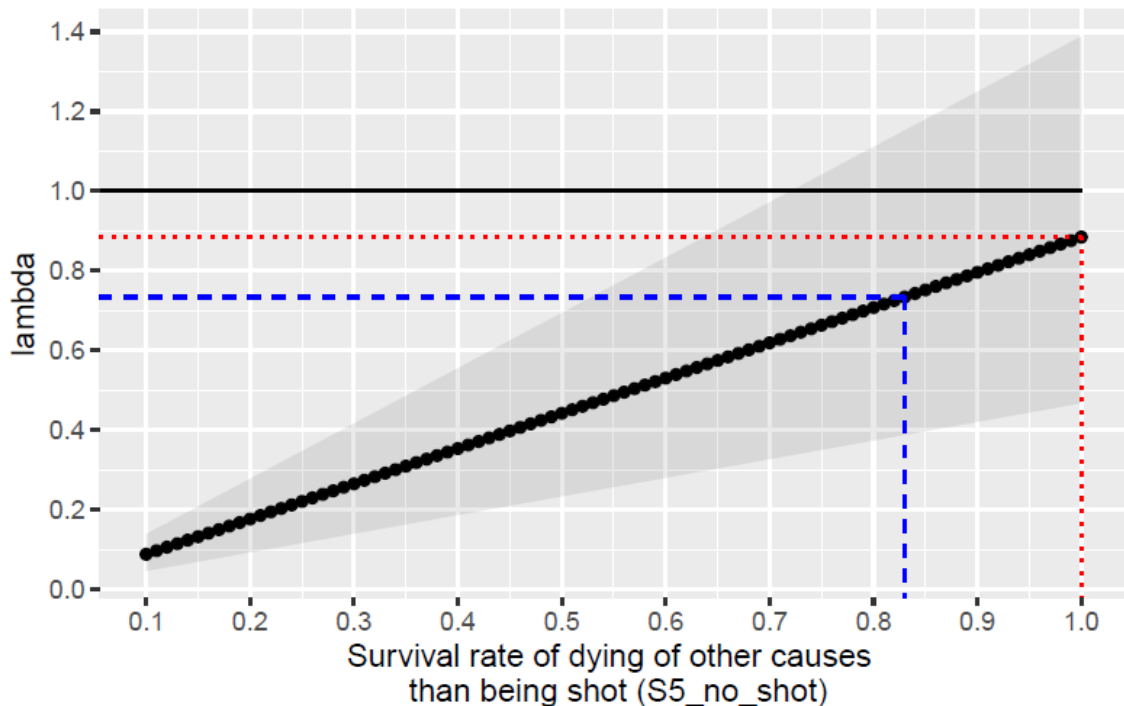
Figuur 8 toont de relatie tussen de kans om niet geschoten te worden gedurende het jachtseizoen ($S5_shot$) en de populatiegroeisnelheid. Het stopzetten van het afschot van patrijs ($S5_shot = 1$) op zich resulteert hierbij niet in een stabiele populatie. De populatiegroeisnelheid bedraagt in dat scenario 0,86. Merk op dat omwille van het grote betrouwbaarheidsinterval deze schatting echter niet significant verschillend is van een stabiele populatie ($\lambda = 1$). Op basis van de data van deze studie bedraagt de overleving gedurende het jachtseizoen 86% ($S5_shot = 0,86$), waarbij het afschot dus 14% bedraagt.



Figuur 8: Relatie tussen de modelparameter $S5_shot$ en de deterministische populatiegroeisnelheid λ . De blauwe stippellijn toont de huidige schatting van de modelparameter op basis van deze studie en de bijhorende λ . De rode stippellijn toont de maximale waarde voor de modelparameter ($S5_shot = 1$) en de bijhorende λ . De zwarte horizontale lijn toont een stabiele populatiegroei ($\lambda = 1$).

3.5.1.2 Kans om te sterven gedurende jachtseizoen door andere oorzaken dan jacht

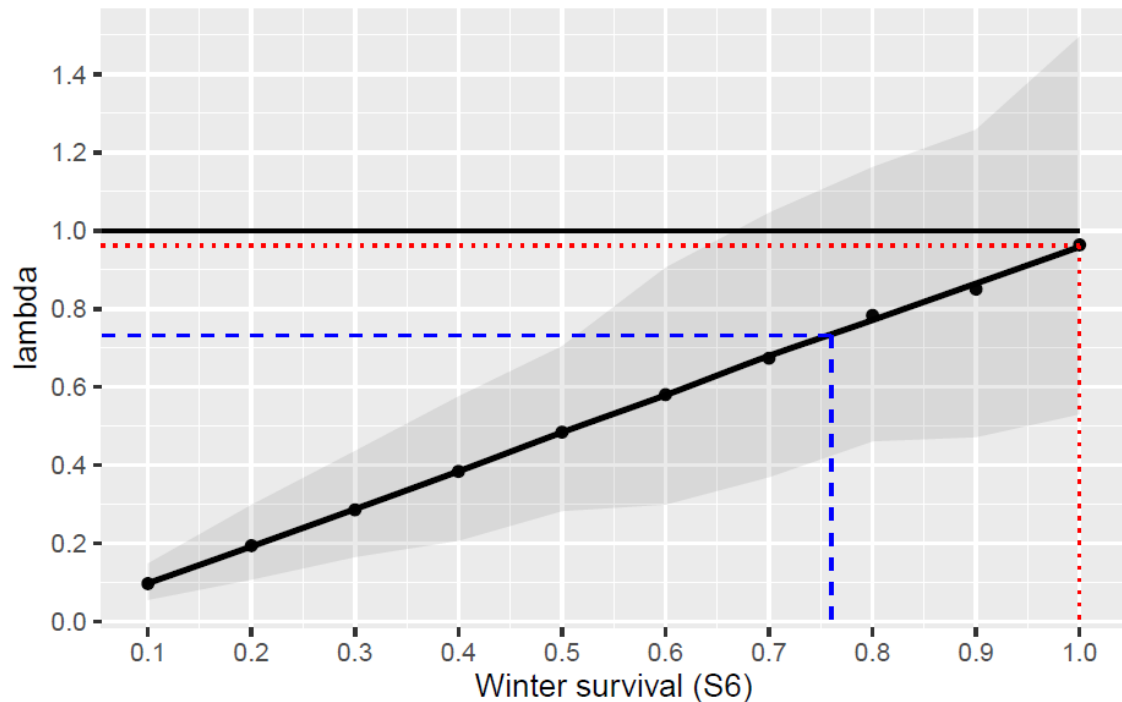
Figuur 9 toont de relatie tussen de kans om niet te sterven aan andere oorzaken dan jacht tijdens het jachtseizoen ($S5_no_shot = 1$) en de populatiegroeisnelheid. Zelfs bij een maximale overleving ($S5_no_shot = 1$) stabiliseert de populatie niet. Merk op dat omwille van het grote betrouwbaarheidsinterval deze schatting echter niet significant verschillend is van een stabiele populatie ($\lambda = 1$).



Figuur 9: Relatie tussen de modelparameter $S5_no_shot$ en de deterministische populatiegroei snelheid λ . De blauwe stippellijn toont de huidige schatting van de modelparameter op basis van deze studie en de bijhorende λ . De rode stippellijn toont de maximale waarde voor de modelparameter ($S5_no_shot = 1$) en de bijhorende λ . De zwarte horizontale lijn toont een stabiele populatiegroei ($\lambda = 1$).

3.5.1.3 Winteroverleving

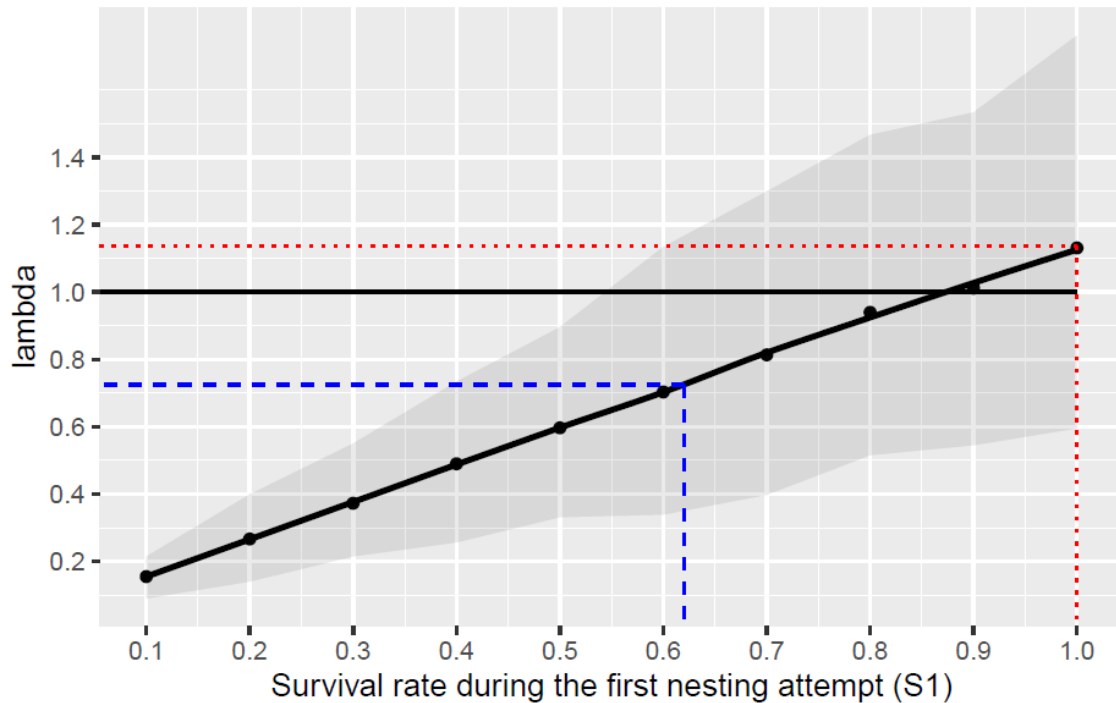
De relatie tussen de winteroverleving (S_6) en de deterministische populatiegroeisnelheid λ laat zien dat met een maximale winteroverleving ($S_6 = 1$) de populatiegroei net niet stabiel is (Figuur 10). Merk op dat omwille van het grote betrouwbaarheidsinterval deze schatting echter niet significant verschillend is van een stabiele populatie ($\lambda = 1$).



Figuur 10: Relatie tussen de modelparameter S_6 en de deterministische populatiegroeisnelheid λ . De blauwe stippellijn toont de huidige schatting van de modelparameter op basis van deze studie en de bijhorende λ . De rode stippellijn toont de maximale waarde voor de modelparameter ($S_6 = 1$) en de bijhorende λ . De zwarte horizontale lijn toont een stabiele populatiegroei ($\lambda = 1$).

3.5.1.4 Overleving tijdens het leggen en het broeden van het eerste legsel

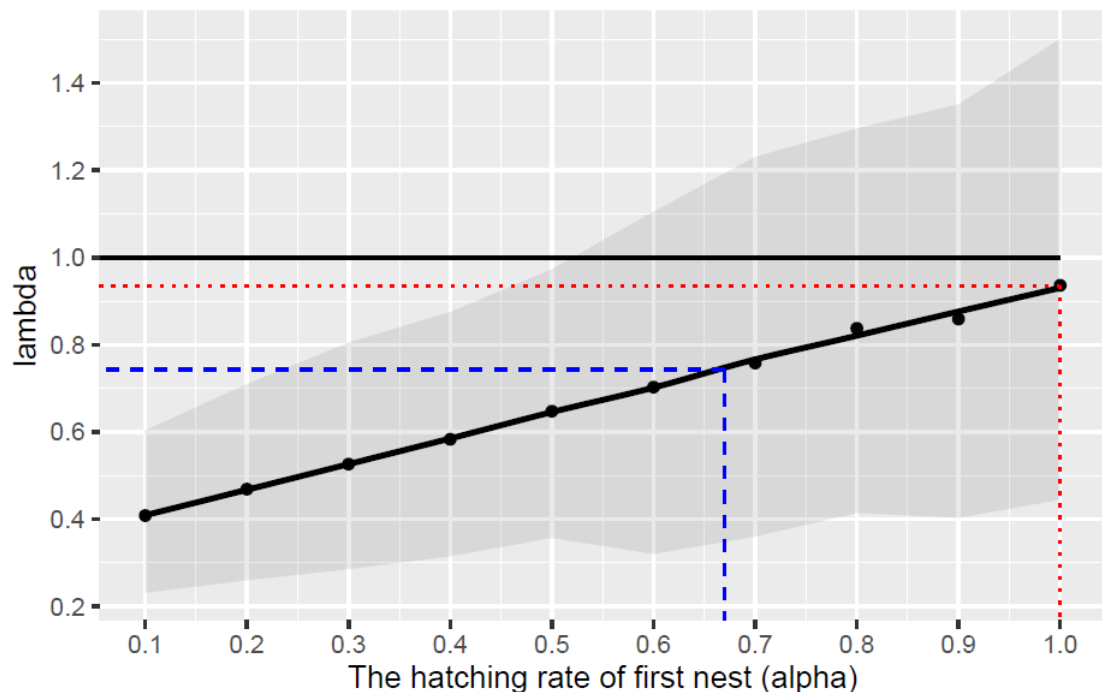
Het laten toenemen van de overleving van de hen tijdens het leggen en het broeden van het eerste legsel (S_1) tot boven 0,88 leidt ertoe dat de populatiegroei (λ) groter wordt dan 1 en de populatie toeneemt (Figuur 11).



Figuur 11: Relatie tussen de modelparameter S_1 en de deterministische populatiegroeisnelheid λ . De blauwe stippellijn toont de huidige schatting van de modelparameter op basis van deze studie en de bijhorende λ . De rode stippellijn toont de maximale waarde voor de modelparameter en de bijhorende λ . De zwarte horizontale lijn toont een stabiele populatiegroei ($\lambda = 1$).

3.5.1.5 Nestsucces van het eerste legsel

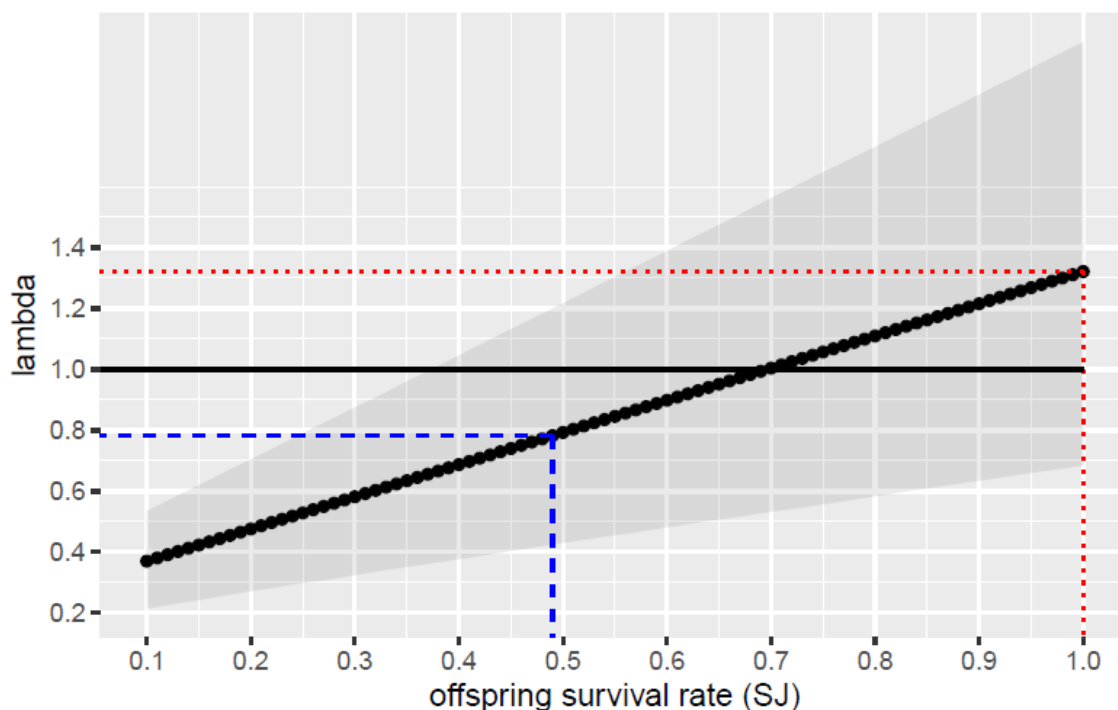
Het maximaliseren van het nestsucces van het eerste legsel ($\alpha = 1$) op zich leidt niet tot een stabilisatie van de populatie (Figuur 12). Merk op dat omwille van het grote betrouwbaarheidsinterval deze schatting echter niet significant verschillend is van een stabiele populatie ($\lambda = 1$).



Figuur 12: Relatie tussen de modelparameter α en de deterministische populatiegroeisnelheid λ . De blauwe stippellijn toont de huidige schatting van de modelparameter op basis van deze studie en de bijhorende λ . De rode stippellijn toont de maximale waarde voor de modelparameter en de bijhorende λ . De zwarte horizontale lijn toont een stabiele populatiegroei ($\lambda = 1$).

3.5.1.6 Kuikenoverleving

Hoewel de kuikenoverleving (SJ) uit de elasticiteitsanalyse naar voren komt als een modelparameter met een gemiddelde impact op de populatiegroeisnelheid, toont Figuur 13 dat door het verhogen van de kuikenoverleving van actueel 49% naar 70%, de populatie stabiliseert ($\lambda = 1$; 95%-betrouwbaarheidsinterval: 0,53 – 1,56). Het verder verhogen van de kuikenoverleving leidt zelfs tot een toename van de populatie.



Figuur 13: Relatie tussen de modelparameter SJ en de deterministische populatiegroeisnelheid lambda. De blauwe stippellijn toont de huidige schatting van de modelparameter op basis van deze studie en de bijhorende lambda. De rode stippellijn toont de maximale waarde voor de modelparameter en de bijhorende lambda. De zwarte horizontale lijn toont een stabiele populatiegroei (lambda = 1).

3.5.1.7 Besluit

De modelparameters S5, S6, S1, alpha en SJ vertonen een lineair verband met de deterministische populatiegroeisnelheid. De standaardfout en het betrouwbaarheidsinterval nemen toe bij een toenemende waarde van de variërende modelparameter.

Bij de modelparameters S1 en SJ resulteert het verhogen van een enkele modelparameter tot het herstel van de populatie ($\lambda > 1$). In het geval van de overleving van de hen (S1) moet deze minstens 88% bedragen, terwijl de kuikenoverleving (SJ) verhoogd moet worden tot minstens 70%.

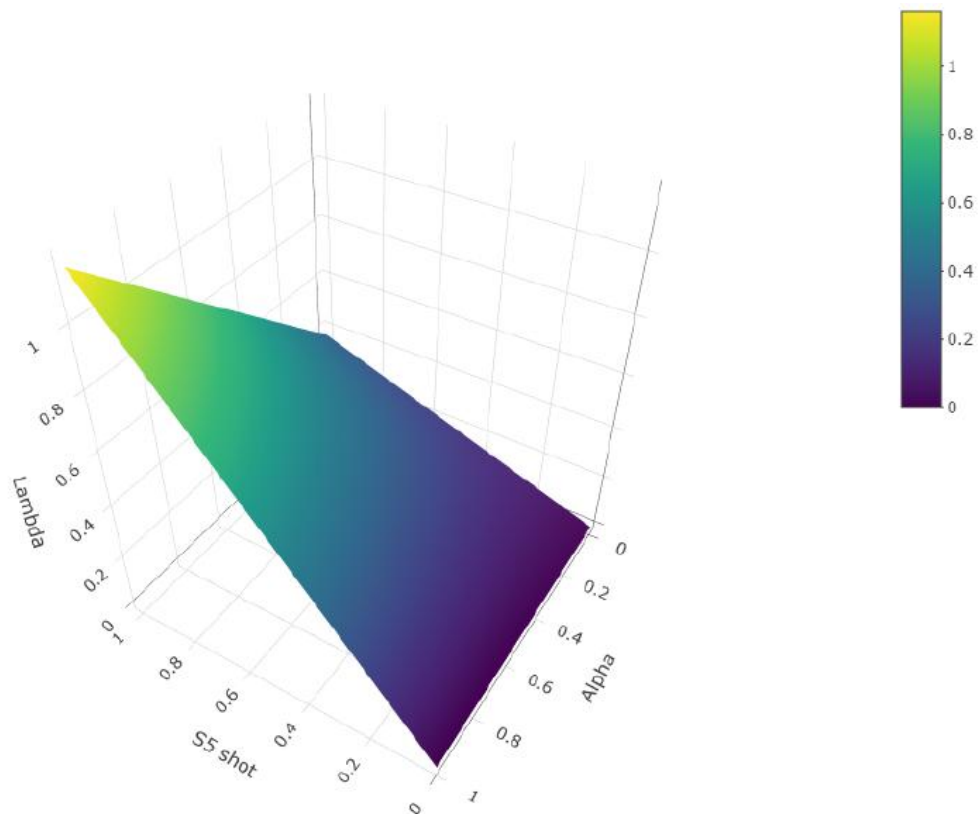
Bij de overige modelparameters zal het dus nodig zijn om simultaan andere modelparameters te verhogen om de populatie te laten herstellen.

Het grote betrouwbaarheidsinterval rond de schatting bemoeilijkt hierbij wel het statistisch aantonen van verschillen van een stabiele populatie ($\lambda = 1$).

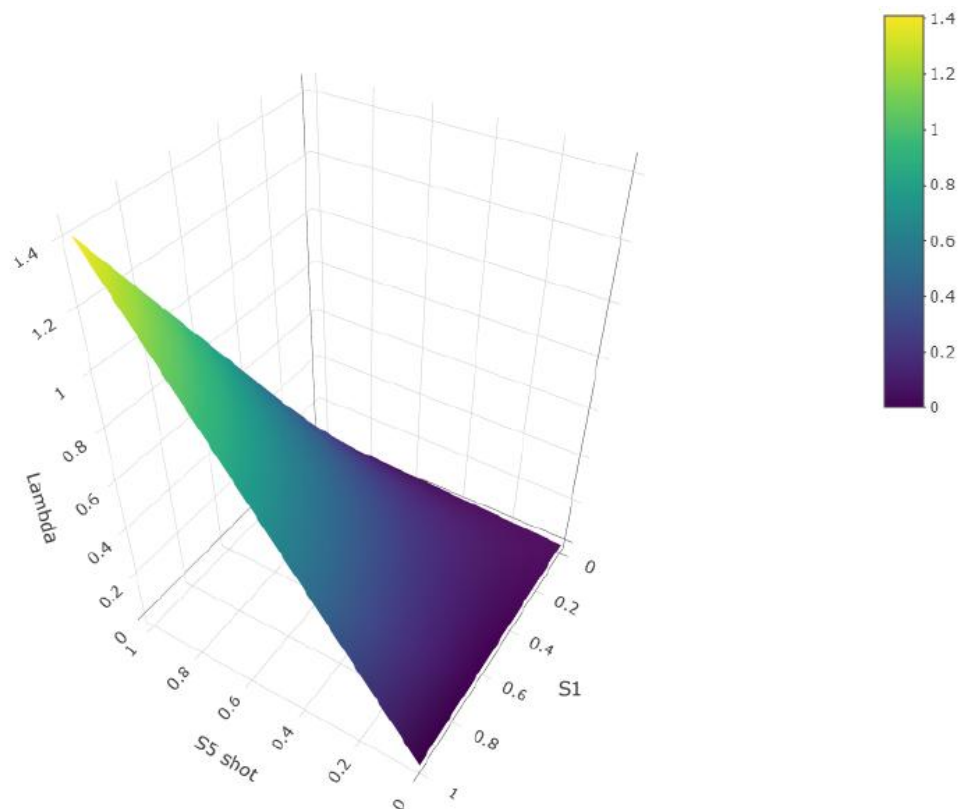
3.5.2 Relatie tussen de populatiegroeisnelheid en twee modelparameters

Oppervlakteplots laten toe om de relatie tussen twee variërende modelparameters en de deterministische populatiegroeisnelheid te evalueren terwijl de overige modelparameters constant gehouden worden. Onderstaande figuren laten zien dat het mogelijk is om met verschillende combinaties de populatie theoretisch te stabiliseren en zelfs te laten toenemen.

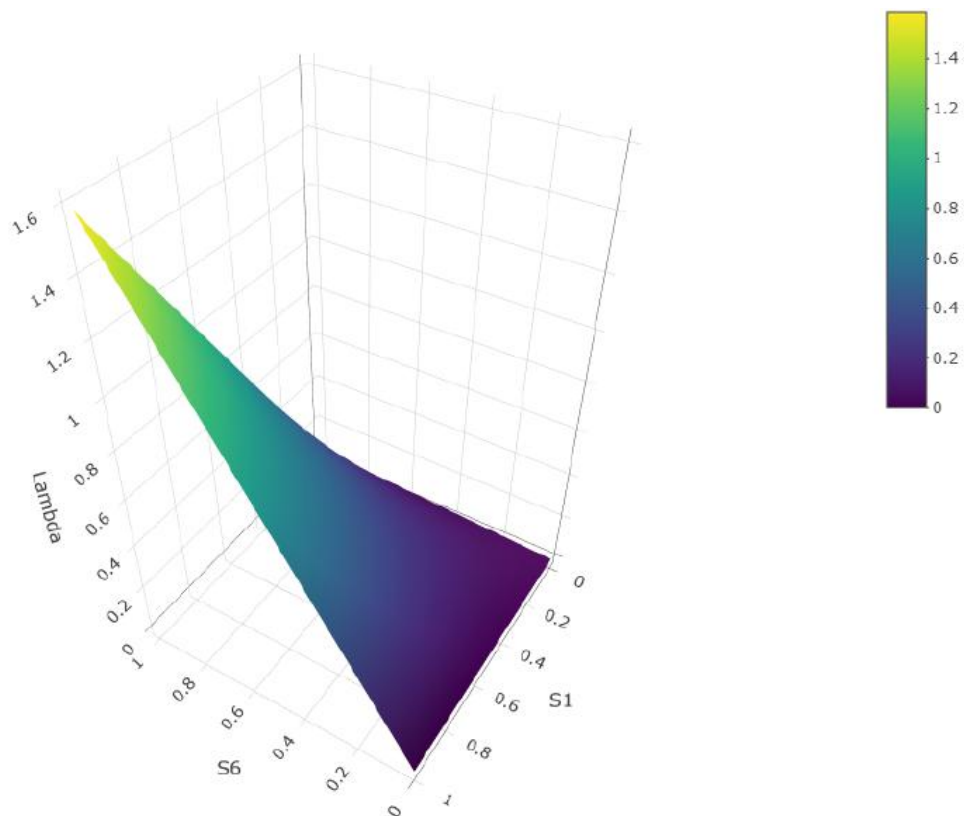
We tonen niet alle combinaties van modelparameters. De onderstaande combinaties dienen voornamelijk om het effect te illustreren bij een beheer waarbij meerdere modelparameters simultaan beïnvloed worden.



Figuur 14: Relatie tussen de modelparameters alpha en S5_shot en de deterministische populatiegroeisnelheid lambda. De kleurenlegende geeft de waarde van lambda weer.

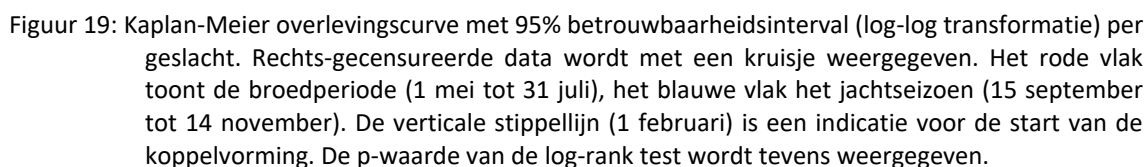


Figuur 16: Relatie tussen de modelparameters S1 en S5_shot en de deterministische populatiegroeisnelheid lambda. De kleurenlegende geeft de waarde van lambda weer.



Figuur 17: Relatie tussen de modelparameters S1 en S6 en de deterministische populatiegroeisnelheid λ . De kleurenlegende geeft de waarde van λ weer.

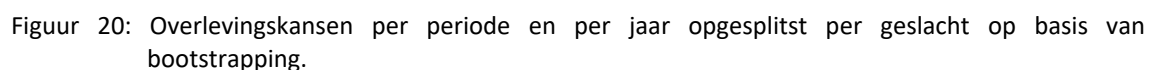
De Kaplan-Meier overlevingscurven tonen het patroon van de overleving vanaf 1 mei tot 30 april van het volgende jaar (Figuur 19). Op basis van de verzamelde data wordt de jaarlijkse overleving geschat op 35% (95% betrouwbaarheidsinterval: 22%-49%) voor hennen en 22% (95% betrouwbaarheidsinterval: 11%-35%) voor hanen. De jaarlijkse overleving tussen beide geslachten verschilt hierbij niet ($p = 0,84$). Bekijken we echter de overleving in de belangrijke levensfasen doorheen het jaar, dan merken we gedurende het broedseizoen een lagere overleving van de hennen t.o.v. de hanen. Gedurende de zomerperiode is er nagenoeg geen sterfte. Tijdens het jachtseizoen daalt de overleving van beide geslachten. Na het jachtseizoen, gedurende de winter tot aan de periode van de koppelvorming, zien we slechts een beperkte daling in de overleving. Daar waar de overleving van de hen gedurende de periode van de koppelvorming nagenoeg constant is, merken we een belangrijke daling in de overleving van de hanen.



////////////////////////////////////

www.vlaanderen.be/inbo doi.org/10.21436/inbor.140588810 Pagina 59 van 88

De belangrijkste periode van sterfte bij de hen vindt plaats tijdens de broedperiode, met een geschatte overleving van 58% (95%-betrouwbaarheidsinterval: 44%-72%). De overleving van de hanen ligt hoger, 72% (95%-betrouwbaarheidsinterval: 59%-83%), maar dat verschil is niet significant.

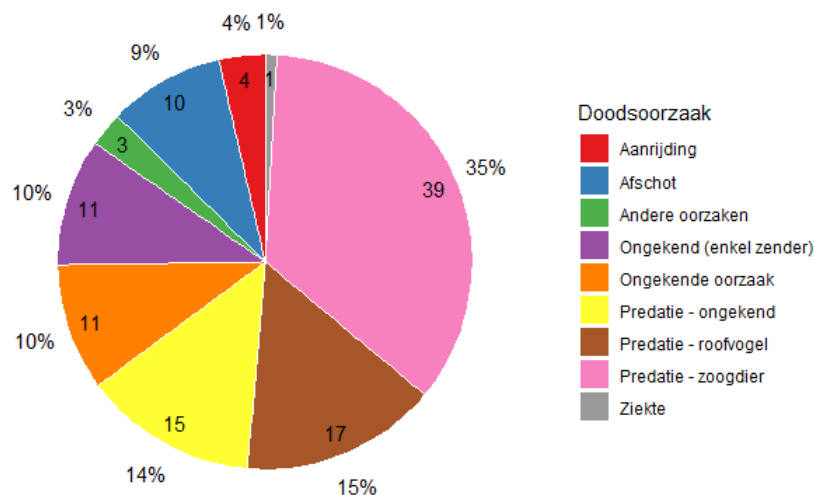


3.7.1 Volledige dataset

Van de 126 unieke dieren die gezenderd werden en de eerste week na vangen overleefden, kon voor 14 dieren geen doodsoorzaak bepaald worden. Van die dieren ontvingen we van de zender geen signaal meer. Dit kan te wijten zijn aan een lege batterij of omdat het dier het studiegebied verlaten had. Lege batterijen werden effectief vastgesteld door een afnemende sterkte van het signaal en door waarnemingen van dieren met zenders waarvan geen signaal meer opgevangen kon worden. Daarnaast was er nog een dier met een actieve zender in leven

op het einde van de studie. Dit maakt dat er voor 111 gezenderde dieren een einde aan de opvolging op het terrein bepaald kon worden (Figuur 21).

Predatie was de belangrijkste doodsoorzaak van de gezenderde patrijzen: 71 (64%) dieren werden gepredeerd. Voor de gevallen waarbij de predatie kon worden toegewezen aan een specifieke groep (N = 56), bedroeg de predatie door zoogdieren 70% (N = 39) en door roofvogels 30% (N = 17).



Figuur 21: Taartdiagram met de verdeling over de verschillende doodsoorzaken van de gezenderde patrijzen (N = 111). Cijfers binnen de taart geven het aantal dieren per categorie weer, cijfers buiten de taart het percentage.

Van 11 dieren waren er te weinig aanwijzingen om de doodsoorzaak te bepalen.

Van 11 patrijzen vonden we enkel de zender terug, zonder verdere aanwijzingen van predatie of andere doodsoorzaken. De gemiddelde tijd tussen het vangen en het terugvinden van de zender bedroeg in deze gevallen 157 dagen (min: 53 – max: 517). Mogelijk is de zender afgefallen, al verwachten we dat eerder kort na het aanbrengen van de zender. Van één hen die de zender verloor tijdens de broedperiode, zagen we de gezenderde partner solitair terug. Dat wijst er op dat de hen dood was. Desalniettemin beschouwen we het terugvinden van een zender zonder verdere aanwijzingen als een aparte categorie (Ongekend (enkel zender)).

De drie patrijzen die vallen onder de categorie 'Andere oorzaken', zijn twee hennen die doodgemaakt werden tijdens de broedperiode en één hen die op het nest vertrappeld werd door paarden of koeien.

Tien patrijzen werden geschoten tijdens het jachtseizoen. Over de volledige periode van opvolging bedroeg het percentage dat stierf door jacht 9%.

Vier patrijzen stierven na een aanrijding in het verkeer of met een landbouwvoertuig.

Van één patrijs werd in het laboratorium vastgesteld dat deze door ziekte overleden was.

3.8 EERSTE LEGSELS

3.8.1 Nestsucces

Van de gecombineerde dataset van 73 hennen (inclusief de 'hergebruikte hennen', zie 3.2) zijn er 61 die overleven tot de start van het broedseizoen én overgaan tot het maken van een eerste legsel. Van deze eerste legsels kunnen we een overzicht maken van hun lot (Figuur 25). We maken een onderscheid tussen legsels waarvan de hen overleden is door predatie (Henpredatie: N = 16) of door andere oorzaken (Hen overleden: N = 5). Andere doodsoorzaken zijn:

- doodgemaakt op het nest (N = 2);
- vertrappeld door paarden of koeien (N = 1);
- ziekte (N = 1);
- een onbepaalde doodsoorzaak (N = 1).

In vijf gevallen vonden we enkel de zender terug zonder bijkomende indicaties. Doordat de nestlocatie niet nauwkeurig bepaald kon worden, vonden we de nesten van deze hennen niet terug waardoor hun lot niet gekend is.

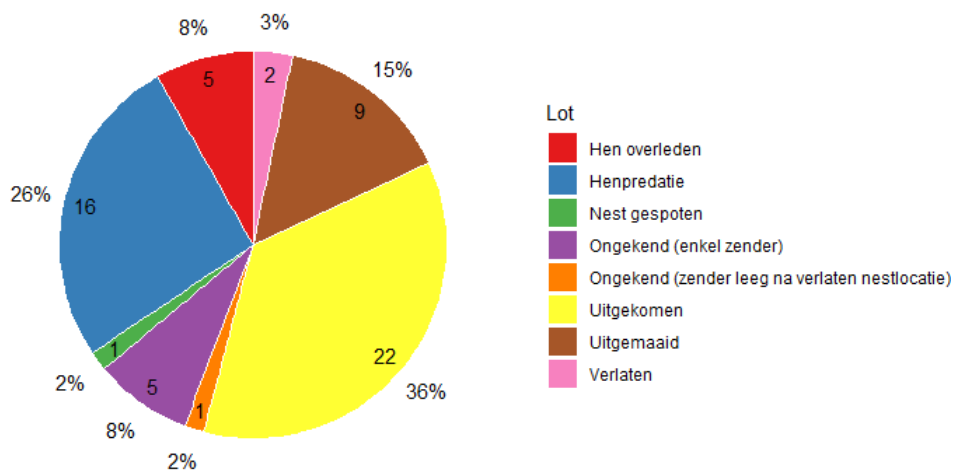
Twee legsels werden verlaten. De reden waarom deze legsels verlaten werden zijn niet duidelijk. Voor één legsel zou dit mogelijk te wijten kunnen zijn aan predatie van de eieren, aangezien één van de 10 eieren kapot teruggevonden werd in het nest. Al was het niet duidelijk hoe dit ei beschadigd is geraakt.

Eén nest mislukte nadat de akkerrand behandeld werd met bestrijdingsmiddelen ('nest gespoten').

Bij één legsel viel de zender uit nadat de hen het nest verlaten had, maar voordat we konden vaststellen of de hen al dan niet kuikens had. Omdat we de nestlocatie niet terugvonden, is ook het lot van dit legsel onbekend.

Maaien leidde in negen gevallen tot het verlies van het legsel. In deze gevallen bleef de hen wel nog in leven.

Van de 61 legsels waren er uiteindelijk 22 succesvol en brachten kuikens voort.



Figuur 25: Taartdiagram met de verdeling over de verschillende categorieën van het lot van het eerste legsel (N = 61). Cijfers binnen de taart geven het aantal dieren per categorie weer, cijfers buiten de taart het percentage per categorie.

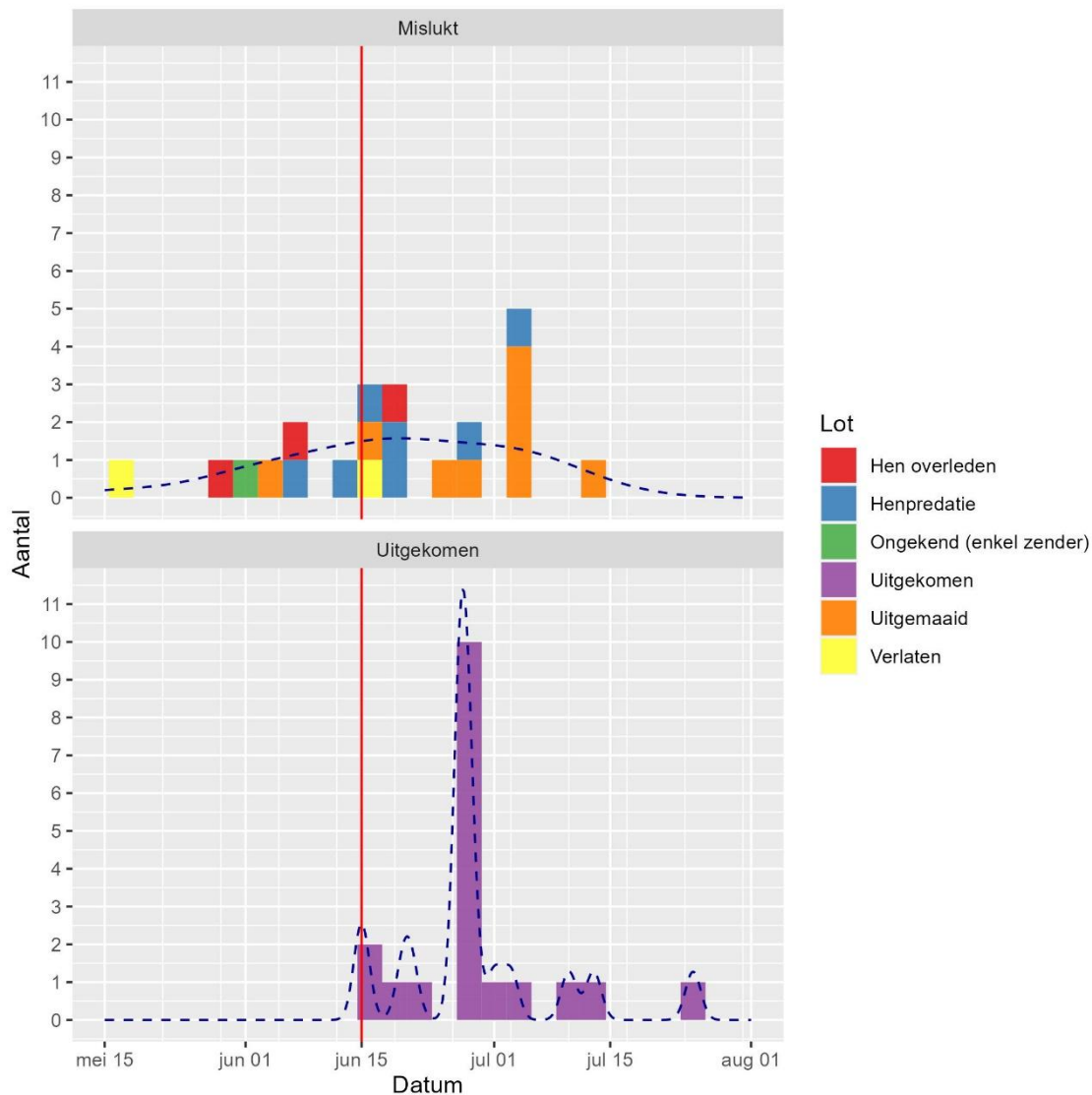
Van de 55 eerste legfels waarvan we hun precieze lot kennen, was 40% (22/55) succesvol. Predatie van de hen was verantwoordelijk voor een verlies van 29% (16/55) van de eerste legfels. Het uitmaaïen van de nesten was de tweede belangrijkste oorzaak van verlies: 16% (9/55). Brengen we ook de twee hennen die doodgemaaid werden op het nest in rekening, dan stijgt dit aandeel tot 20% (11/55).

3.8.2 Einde van het eerste legsel

Van 41 eerste legfels kennen we de datum waarop het legsel uitkwam of mislukte. De nesten werden wekelijks gecontroleerd. De exacte datum kan hierdoor dus maximaal één week vroeger plaatsgevonden hebben. 19 legfels kwamen uit en 22 mislukten. De gemiddelde datum van uitkomen lag in de onderzochte periode op 28 juni (Figuur 26). Door de wekelijkse opvolging zou deze datum kunnen liggen tussen 21 juni en 28 juni.

Legsels die mislukken hebben vaak niet de volledige broedcyclus doorlopen. Hun einde vindt dan ook eerder vroeger plaats in vergelijking met de succesvolle legsels. Na predatie is het uitmaaïen van nesten de belangrijkste oorzaak van het mislukken van de eerste legsels (3.8.1). Wanneer nesten in bermen (langsheen wegen en beken), graslanden of grasstroken gelegen zijn (zie verder), lopen deze een risico om uitgemaaid te worden. Het Bermbesluit¹ bepaalt dat bermen niet vóór 15 juni gemaaid mogen worden. Het merendeel van de uitgemaaide nesten trad op na 15 juni, wanneer ook de piek van uitkomen was (Figuur 26).

¹ 27 JUNI 1984. - Besluit van de Vlaamse Executieve houdende maatregelen inzake natuurbehoud op de bermen beheerd door publiekrechtelijke rechtspersonen



Figuur 26: Overzicht van uitgekomen (N = 19) en mislukte (N = 22) eerste legfels waarvoor de datum bepaald kon worden. De kleurcodes tonen de reden van het mislukken van het eerste legfel. De verticale rode lijn is de datum van 15 juni waarna gemaaid kan worden volgens het Bermbesluit.

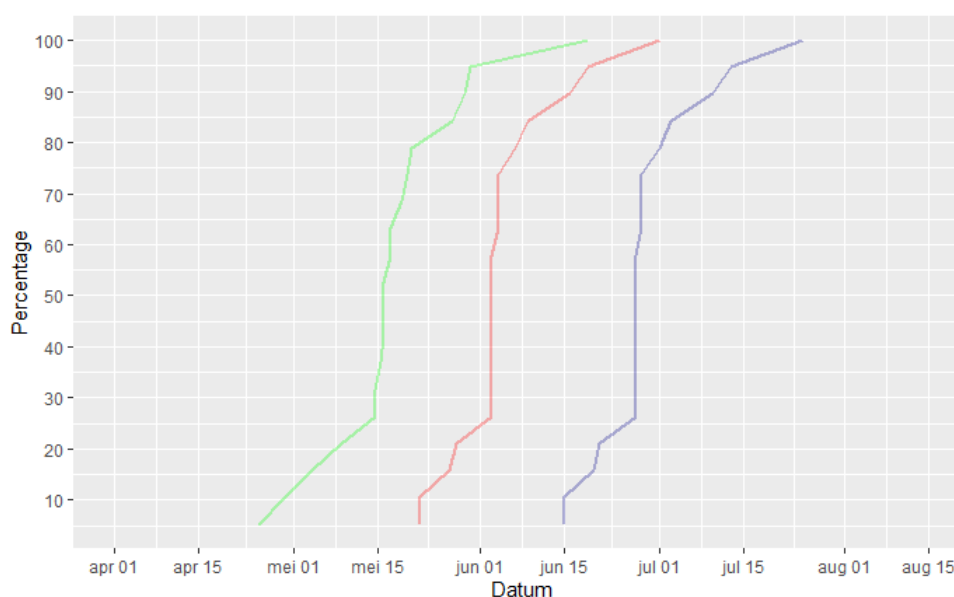
3.8.3 Afbakening van de broedperiode

Op basis van de uitgekomen eerste legfels waarvan de datum bepaald kon worden op het terrein (N = 19), kunnen we de broedperiode afbakenen. Wanneer we rekening houden met een broedperiode van 24 dagen (Bro, 2016) kan de startdatum van het broeden bepaald worden.

Van 12 legfels kenden we het aantal eieren. Het gemiddelde aantal eieren hiervan bedroeg 12. We gebruiken dit gemiddelde als schatting van het aantal eieren in de overige 7 legfels waarvan het aantal eieren onbekend was.

Hennen leggen met een interval van 1 tot 2 dagen één ei. Door het aantal eieren in het legfel te vermenigvuldigen met gemiddeld 1,5 dagen per ei, kan de start van het leggen geschat worden. Figuur 27 toont het cumulatieve percentage van de start van leggen, broeden en uitkomen van de eerste legfels (N = 19).

////////////////////////////////////



Figuur 27: Het cumulatieve percentage van de start van het leggen (groen), het broeden (rood) en het uitkomen (blauw) van de eerste legfels waarvan de datum van uitkomen gekend is (N = 19).

Op basis van deze analyse schatten we dat het leggen van het eerste legsel start eind april – begin mei. Twee legfels startten op het einde van april. Dit waren ook de twee grootste legfels met respectievelijk 18 en 19 eieren. De laatste hen startte met leggen op 19 juni.

Het broeden startte op 22 mei. De laatste hen begon met broeden op 1 juli. Het uitkomen van de legfels begon op 15 juni. Bij het laatste legsel was dat het geval op 25 juli.

Samenvattend loopt de broedperiode van het eerste legsel van eind-april – begin-mei tot eind juli. Gedurende heel deze periode bestaat het risico op het verstoren van het nest. Zoals hoger toegelicht kan de exacte datum telkens maximaal een week vroeger liggen omwille van het wekelijkse schema van opvolging.

3.8.4 Nestlocatie

Van 43 legfels, 41 eerste en 2 tweede legfels, kenden we de locatie. Het landgebruik op de nestplaatsen was zeer divers (Tabel 6). In wegbermen of bermen langsheen beken vonden we 9 nesten, alsook in weiden (9 nesten). Akkerranden (6 nesten), graslanden (5 nesten) en graanakkers (4 nesten) werden daarnaast ook vaak gebruikt.

Tabel 6: Het landgebruik op 43 nestlocaties (zowel eerste (N = 41) als tweede legfels (N = 2)), gerangschikt volgens afnemend aantal nesten. De aanduiding met * verwijst naar het voorkomen van een tweede legsel in die categorie.

Landgebruik	Aantal nesten	Percentage nesten
Berm (weg/beek) *	9	21%
Weide *	9	21%
Akkerrand	6	14%
Grasland	5	12%
Graanveld	4	9%
Bloemenstrook	2	5%
Grasstrook	2	5%

4 DISCUSSIE

4.1 INTERPRETATIE VAN DE RESULTATEN

Het doel van deze studie is tweeledig:

1. inzicht krijgen in het relatieve belang van de verschillende factoren op de populatiegroei van de patrijs in Vlaanderen;
2. nagaan welke effecten verwacht kunnen worden bij het verbeteren van die factoren.

We maakten gebruik van populatiemodellering en zenderonderzoek om schattingen van de modelparameters te bekomen. Vooraleer in te gaan op de resultaten, wijzen we op een aantal beperkingen van deze onderzoeksaanpak.

4.1.1 Impact van zenderonderzoek

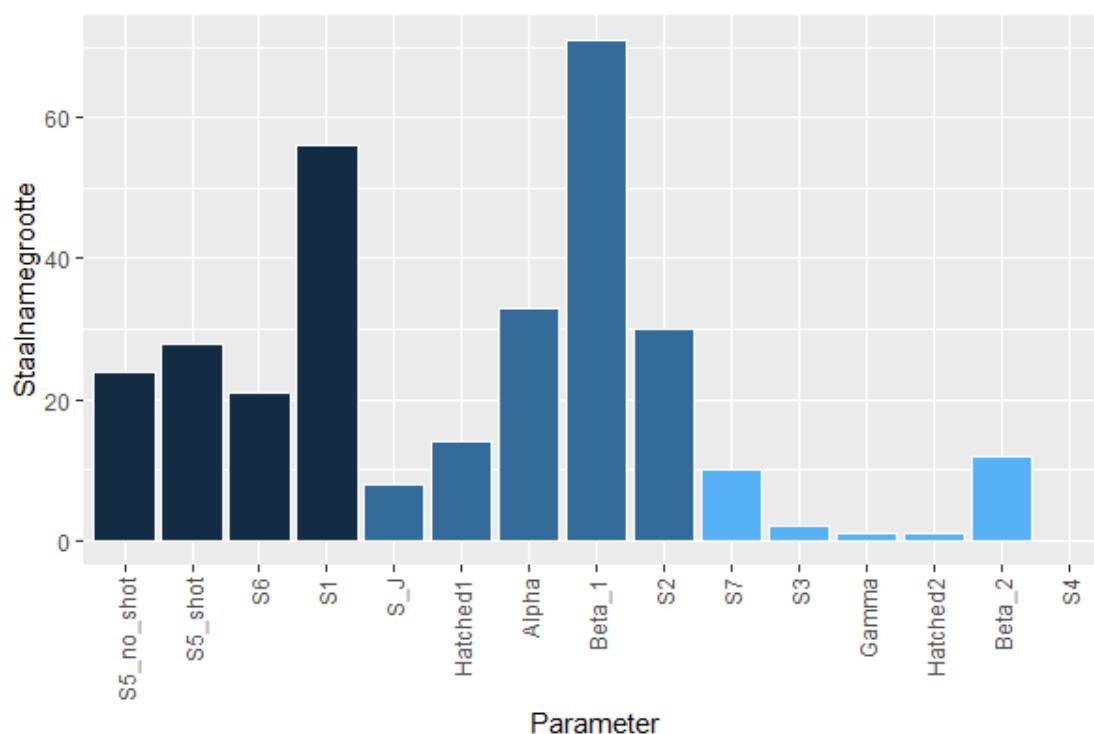
Het vangen en het dragen van een zender kan stress veroorzaken bij de gevangen dieren. Dat kan leiden tot een verhoogde mortaliteit en dus een vertekend beeld van de werkelijkheid. In deze studie werden maatregelen genomen om het effect hiervan zoveel mogelijk te reduceren (zie 2.6. en 2.8), maar dit volledig uitsluiten is onmogelijk.

Om die negatieve effecten op het schatten van de modelparameters zoveel mogelijk uit te sluiten, namen we patrijzen die stierven of waarvan de zender teruggevonden werd in de eerste week na vangen, niet op in de analyses (zie 2.8). Het ging om 12 (15%) hanen en 7 (11%) hennen. Het aandeel patrijzen dat stierf in de eerste week na het vangen bedroeg 13%. Dit percentage is vergelijkbaar met andere studies in het buitenland (bv. Kaiser (1999): 12%; Putaala *et al.* (2001): 12%, Bro *et al.* (2001): 16%, Bro *et al.* (2013): 8,9% hennen en 7,1% hanen).

Hoewel op deze manier de belangrijkste impact van het zenderen op de overleving gecorrigeerd kan worden (Bro *et al.*, 2000), kan het dragen van de zender alsnog een vermindering van de acceleratie en manoeuvreercapaciteiten met zich meebrengen (Putala *et al.*, 1997; Homberger *et al.*, 2021). Dat zich kan vertalen in een verhoogde mortaliteit ook na de eerste week na het vangen. Hierdoor kunnen de geschatte overlevingskansen in werkelijkheid hoger zijn (Kaiser, 1999).

Naast negatieve effecten op overleving, kan het gebruik van gezenderde dieren voor het bepalen van het reproductiesucces resulteren in zowel een overschatting als een onderschatting (Bro *et al.*, 1999). Volgens Bro *et al.* (2000; 2013) zijn de afwijkingen van het reproductiesucces tussen gezenderde en niet-gezenderde dieren echter minder uitgesproken en mogelijk het gevolg van een verschillende staalnamegrootte tussen de twee groepen.

Naast effecten van het vangen en het dragen van een zender, kan verstoring door de opvolging van de dieren ook andere negatieve effecten veroorzaken. Buner (2009) stelt dat recreatiedruk een verstorend effect kan hebben op de overleving en het broedsucces en dat patrijzen in de zomer gebieden met hoge menselijke verstoring vermijden. Om de impact van het opvolgen van de gezenderde patrijzen op het terrein te minimaliseren, beperkten we de opvolging tot eenmaal per week. We maakten daarnaast gebruik van een mortaliteitssensor waardoor we vanop afstand konden bepalen of het dier al dan niet nog in leven was. Deze opvolgingsfrequentie is vergelijkbaar of lager dan in andere studies (vb. Buner (2009);



Figuur 28: Staalnamegrootte voor de verschillende modelparameters, gerangschikt volgens de dalende schatting van de elasticiteitsanalyse. Hoe donkerder de kleur hoe groter hun relatieve impact op de populatiegroeisnelheid.

4.1.2.5 Vertekening van de doodsoorzaken

Tijdens de studie gingen we wekelijks na of de dieren nog in leven waren. Indien niet trachtten we de doodsoorzaak te achterhalen volgens de methodiek die ook in verschillende andere studies toegepast werd (zie 2.10). Bij het interpreteren van de bevindingen moet men zich er bewust van zijn dat het achterhalen van de primaire doodsoorzaak niet vanzelfsprekend is (zie ook Millot *et al.*, 2013). Zo is het niet uitgesloten dat roofdieren of aaseters kadavers opruimen, waardoor het aandeel van predatie overschat wordt.

4.1.3 Berekening van de modelparameters

Ook in het buitenland werden studies uitgevoerd naar overleving en reproductie van patrijs. Wil je de bekomen schattingen tussen studies vergelijken, dan moet je weten hoe de schatting tot stand kwam en waarop ze juist betrekking heeft.

Het in deze studie gebruikte populatiemodel is grotendeels gebaseerd op het populatiemodel van Bro *et al.* (2000), maar wijkt op bepaalde stappen af. Dit heeft dan ook een invloed op de schatting van de modelparameters. De schattingen zijn daardoor niet altijd rechtstreeks vergelijkbaar. Zo gaan Bro *et al.* (2000) ervan uit dat alle hennen overgaan tot broeden. In ons populatiemodel brengen we in rekening dat dit niet altijd het geval is.

Aangezien hennen die leggen en broeden een hoger risico op predatie hebben, zal het foutief meenemen van niet-broedende hennen leiden tot een overschatting van de overleving gedurende deze periode. Dit maakt dat de modelparameter S1 zoals berekend volgens Bro *et al.* (2000) hoger zal liggen dan wanneer deze berekend wordt zoals in onze studie. Ook kan een modelparameter via een andere methodiek bepaald worden. Zo bepalen Bro *et al.* (2000) de winteroverleving (S6) op basis van tellingen, waardoor ook effecten van emigratie en

Je moet je bewust zijn van deze nuances bij het vergelijken van schattingen van modelparameters tussen studies.

Populatiemodellen zijn vereenvoudigingen van de werkelijkheid om de essentie van de populatiedynamiek te vatten. Deze modellen reduceren complexe systemen tot een aantal modelparameters die de trend kunnen verklaren, maar vaak bevatten ze niet alle details. Zeker voor het exact voorspellen van populatietrends is het noodzakelijk om gedetailleerde informatie toe te voegen.

Daarnaast moet het echter ook mogelijk zijn om veldgegevens te hebben voor het bekomen van betrouwbare schattingen van de modelparameters. Voor het bepalen van de winteroverleving van juvenielen zal het bijvoorbeeld noodzakelijk zijn om via een extra vangstperiode in het najaar dieren te voorzien van een zender. Ook maakt ons populatiemodel wel een onderscheid in de kuikenoverleving van het eerste en het tweede legsel, maar zelfs met een grotere steekproef is ook Bro *et al.* (2000) gedwongen de gegevens van beide legfels samen te nemen voor een goede schatting van de gezamenlijke kuikenoverleving.

Het is dus belangrijk om de uitkomsten van dit populatiemodel niet als harde absolute waarden te beschouwen (Bro *et al.*, 2000). Het laat wel toe om inzicht te krijgen in het relatieve belang van de verschillende modelparameters en na te gaan welke effecten verwacht kunnen worden bij het verhogen ervan.

4.2 POPULATIETREND

Op basis van de parameterschattingen uit deze studie en een eerder uitgevoerde pilootstudie, werd de deterministische populatiegroeisnelheid (λ_{det}) via simulatie geschat op 0,74 (95%-CI: 0,36-1,19), waarbij een waarde lager van 1 duidt op een dalende populatie. Het in rekening brengen van stochasticiteit resulteerde in een vergelijkbare schatting van de stochastische populatiegroeisnelheid (λ_{stoch}) van 0,75 (95%-CI: 0,73-0,77). Het verschil in betrouwbaarheidsinterval is hierbij te wijten aan het niet in rekening brengen van de onzekerheid van bepaalde modelparameters bij de schatting van de stochastische populatiegroeisnelheid (zie 2.3). Dat de schattingen van beide groeisnelheden dicht bij elkaar liggen, kan verklaard worden doordat er slechts op een beperkt aantal parameters stochasticiteit werd toegevoegd (zie 2.3).

Beide schattingen tonen een dalende populatietrend ($\lambda < 1$). Dit was ook de verwachting, gegeven de sterk dalende populatietrend in Vlaanderen (inclusief in de deelnemende wildbeheereenheden) gedurende de periode van deze studie (zie 2.7).

Godin *et al.* (2021) bespreken de populatiegroei­sel­heid voor noord­-centraal Frankrijk. Ze maken hierbij een onderscheid in de periode voor 2005 (1979-2004) en nadien (2005-2014). In de periode voor 2005 bedroeg de populatie­groei­sel­heid er gemiddeld 1,01 en was de populatie dus stabiel. In de periode 2005-2014 bedroeg de populatie­groei­sel­heid gemiddeld 0,89, wat op een dalende populatie duidt. Deze populatie­groei­sel­heden werden bepaald zonder jachtmortaliteit. Halen we de jachtmortaliteit uit onze berekening, dan bekomen we in onze studie een groei­sel­heid van 0,86 (zie 3.5.1.1). Deze schatting komt overeen met de schatting van Godin *et al.* (2021).

Dat we met deze studie een dalende populatietrend vaststellen, is dus niet verrassend. Hierbij merken we op dat de bootstrap-simulatie resulteerde in een groot betrouwbaarheidsinterval rond de schatting van de populatiegroeisnelheid. Dit is het gevolg van de onzekerheid van bepaalde parameterschattingen. Eerder dan het bepalen van de populatiegroeisnelheid, was het doel van deze studie om inzicht te krijgen in de relatieve impact van de verschillende modelparameters onderling en na te gaan welke modelparameters het best verbeterd zouden worden in het kader van populatieherstel.

4.3 FOCUS VOOR POPULATIEHERSTEL

Op basis van de elasticiteitsanalyse deelden we de modelparameters in drie groepen in naargelang hun relatieve impact op de populatiegroeisnelheid.

De parameters in de groep met de hoogste impact hebben allen betrekking op de overleving van de hen vanaf de start van het jachtseizoen tot en met het broeden van het eerste legsel. Het gaat over jachtmortaliteit, andere mortaliteit gedurende het jachtseizoen, winteroverleving en overleving tijdens het broeden van het eerste legsel.

De parameters in de groep met een gemiddelde impact op de populatiegroeisnelheid zijn gerelateerd aan het eerste legsel.

De derde groep, met slechts geringe impact op de populatiegroeisnelheid, heeft betrekking op het tweede legsel en de overleving van hennen die niet overgaan tot broeden.

Dit komt overeen met de bevindingen van Bro *et al.* (2000).

Weersomstandigheden hebben een belangrijke impact op de kuikenoverleving, meer bepaald de temperatuur en het aantal regendagen in juni (Panek, 1992). Weersomstandigheden verklaarden in hoofdzaak de fluctuaties in kuikenoverleving in de periode voor 1950 (Kuijper *et al.*, 2009).

Ook predatie heeft invloed op de kuikenoverleving. Zoals bij de overleving van de hen zijn ook hier opnieuw verschillende predatoren bij betrokken (Bro, 2016).

Naast de twee bovenstaande modelparameters, hebben nog andere een belangrijke impact op de populatiegroeisnelheid, maar zal het verhogen van één enkele ervan niet resulteren in een stabiele populatie.

- Stopzetten van de jacht op patrijs zou wel een verhoging van de overleving gedurende het jachtseizoen tot gevolg hebben, maar tegelijk kunnen de positieve effecten op andere modelparameters, door de inspanningen die jagers leveren voor de soort, wegvallen. Dit gecombineerde effect kan dan mogelijk alsnog resulteren in een lagere populatiegroeisnelheid.
- Jagers moeten zich bewust zijn van de negatieve impact die afschot veroorzaakt op de populatiegroeisnelheid. In dat opzicht moeten ze ervoor zorgen dat hun beheerinspanningen effectief resulteren in een verhoging van de andere modelparameters opdat deze bijkomende sterfte volledig gecompenseerd wordt (Godin *et al.*, 2021).

Na predatie van de hen (29% van de legfels), was uitmaaïen van de nesten (16%) de tweede belangrijkste reden van het mislukken van het eerste legfel. Wanneer we ook de twee hennen meerekenen die door maaïen stierven op het nest, was maaïen verantwoordelijk voor 20% van de verliezen. Een verklaring hiervoor is dat de gemiddelde datum van uitkomen van de eerste nesten 28 juni is (mogelijk vroeger tot 21 juni). Het vroegst uitgekomen legfel was op 15 juni (maximaal één week vroeger). Wanneer we kijken naar de uitgemaalde legfels, zien we dat dat hoofdzakelijk plaatsvond na 15 juni (Figuur 26).

Het leggen van de eieren van het eerste legsel start eind-april – begin-mei. Om de nesten niet te verstoren raden we aan om geen beheer uit te voeren in de periode eind-april tot eind juli. Hiermee kan bijvoorbeeld rekening gehouden worden bij bermbeheer of bij beheerovereenkomsten. Recent zenderonderzoek in Nederlands Limburg toonde eveneens aan dat patrijzen in belangrijke mate gebruik maken van akkerranden, wegbermen en slootkanten (Vogelbescherming Nederland, 2025). Ook deze auteurs roepen op om het maaien ervan uit te stellen tot 15 juli, bij voorkeur tot 1 augustus. Het belang van wegbermen als nestlocatie in het uitgekilde landbouwlandschap en het risico op maaien werden ook door Carroll & Crawford (1991) vastgesteld in de Verenigde Staten. Een aangepast maaibeheer is dan ook een belangrijke maatregel voor de soort. Een doordacht maaibeheer kan daarnaast ook resulteren in een meer kruidenrijke vegetatie en op deze manier tevens functioneren als kuikenhabitat.

Hoewel theoretisch mogelijk, is het weinig realistisch dat het verbeteren van één modelparameter zal resulteren in een stabiele populatie. We raden daarom aan om in functie van populatieherstel meerdere modelparameters simultaan te verhogen. Deze studie toont dat het theoretisch gezien mogelijk is om een stabiele populatie te bekomen bij verschillende combinaties van reeds twee modelparameters. We sluiten ons dan ook aan bij de stelling van Bro *et al.* (2000) dat beheer zich moet richten op meerdere modelparameters tegelijkertijd. Dit kan bijvoorbeeld door het verhogen van de overleving tijdens 'het leggen en het broeden van het eerste legsel' en het verbeteren van het reproductiesucces door een verhoging van het nestsucces en de kuikenoverleving. Dit kan bereikt worden door het voeren van een effectief

predatiebeheer, het verbeteren van nest- en kuikenhabitat, en het afstemmen van het maaibeheer op de broedperiode. In gebieden waar op dergelijk beheer ingezet wordt kan het tijdelijk niet bejagen overwogen worden om de kans op populatieherstel verder te verhogen (Scheppers *et al.*, 2019).

4.4 JAARLIJKSE OVERLEVING

Hoewel patrijzen in het wild een leeftijd tot 4-5 jaar kunnen bereiken (Bro, 2016), bedraagt de gemiddelde levensverwachting slechts 1,5 jaar (Pegel, 1987 in Brewin *et al.*, 2020). Zo stelt Panek (2005) in de periode 1991-2003 in Polen een jaarlijkse adultenoverleving van 25% tot 33% vast. In Frankrijk stellen Bro *et al.* (2001) dat deze overleving varieert tussen 25% en 65%. Ook in onze studie stelden we een lage jaarlijkse overleving van de adulten vast: 33%-35% voor hennen en 19%-22% voor hanen (afhankelijk van de methodiek).

De jaarlijkse overleving verschilt hierbij niet significant tussen beide geslachten, maar de perioden met de grootste sterfte verschillen wel. Hennen kennen de hoogste mortaliteit gedurende het broedseizoen. Tijdens het leggen en het broeden van het legsel zijn ze kwetsbaar voor predatie. Hoewel de mortaliteit van de hanen tijdens het broedseizoen ook relatief hoog is, treedt de hoogste mortaliteit vroeger op, met name tijdens de koppelvorming. In deze periode zijn hanen druk aan het vechten of in de fase van dispersie op zoek naar een partner, waardoor ze kwetsbaarder zijn voor predatoren. De overleving van de hen tijdens deze fase is relatief hoog. Tijdens de zomer is de overleving van beide geslachten hoog, terwijl ze gedurende het jachtseizoen voor beide geslachten daalt.

De jaarlijkse verliezen onder adulten zijn dus groot en in hoofdzaak te wijten aan predatie, waarbij de gevoeligste periode verschilt tussen beide geslachten. Deze hoge jaarlijkse mortaliteit resulteert in een hoge turnoversnelheid van de populatie.

5 CONCLUSIES

Het doel van deze studie was tweeledig:

- inzicht krijgen in het relatieve belang van verschillende factoren op de populatiegroei van de patrijs in Vlaanderen;
- nagaan welke effecten verwacht kunnen worden bij het verbeteren van deze factoren.

Om actuele schattingen van de parameters te bekomen, maakten we gebruik van zenderonderzoek. Tabel 4 geeft een overzicht van de modelparameters en de schattingen berekend in deze studie. Op basis hiervan stelden we via populatiemodellering een dalende populatietrend vast. Dit is in lijn met de sterk dalende populatietrend in heel Vlaanderen die via monitoring ten tijde van deze studie vastgesteld werd.

Om deze dalende trend te kunnen keren, gingen we eerst na welke impact de verschillende modelparameters hebben op de populatiegroeisnelheid. Vervolgens deelden we ze in drie groepen in naargelang hun relatieve impact:

1. De groep met de hoogste impact heeft betrekking op de overleving van de hen vanaf de start van het jachtseizoen tot en met het broeden van het eerste legsel. Het gaat om jachtmortaliteit, andere mortaliteit gedurende het jachtseizoen, winteroverleving en overleving van de hen tijdens het leggen en broeden van het eerste legsel.
2. De groep met een gemiddelde impact is gerelateerd aan het eerste legsel.
3. De derde groep met geringe impact heeft betrekking op het tweede legsel en de overleving van hennen die niet overgaan tot broeden.

Beheermaatregelen focussen zich bij voorkeur op de verbetering van de modelparameters met de meeste impact op de populatiegroei, rekening houdend met de huidige schattingen van de verschillende parameters. Op basis van onze analyses lijkt het weinig realistisch dat het verbeteren van enkel één modelparameter zal resulteren in een stabiele populatie. In het kader van populatieherstel raden we dan ook aan om meerdere modelparameters simultaan te verhogen.

Dit kan bijvoorbeeld door het verhogen van de overleving van de hen tijdens de leg- en broedfase van het eerste legsel, en door het verbeteren van het reproductiesucces via een toename van nestsucces en kuikenoverleving. Dergelijke demografische verbeteringen kunnen worden ondersteund door gerichte beheermaatregelen, waaronder effectief predatiebeheer, verbetering van nest- en kuikenhabitat en afstemming van het maaibeheer op de broedperiode. In gebieden waar dergelijke maatregelen worden toegepast, kan daarnaast een tijdelijke opschorting van de jacht worden overwogen om de totale sterfte te beperken en de kans op populatieherstel te vergroten.

6 REFERENCES

- Baert K., Casaer J., Courtens W., D'hondt B., Devos K., Dochy O., Faveyts W., Gouwy J., Huysentruyt F., Jansen J., Lathouwers M., Petersen F., Rutten A., Scheppers T., Spanoghe G., Steen F. (2025). Effecten van predatie op populaties van grondbroedende akker- en weidevogels en hoe mogelijk negatieve effecten te remediëren. Literatuurstudie. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2025 (21). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: doi.org/10.21436/inbor.123364107.
- Birkan M. & Jacob M. (1988). *La Perdrix Grise*. Hatier, Paris, France.
- Birkan M., Serre D., Pelard E. & Skibnienski S. (1990). Effects of irrigation on adult mortality and reproduction of gray partridge in a wheat farming system. *Perdix V: Gray Partridge and Ring-Necked Pheasant Workshop* (eds K.E. Church, R.E. Warner & S.J. Brady), pp. 257–271. Kansas Department of Wildlife and Parks, Emporia, KS.
- Brewin J., Buner F. & Ewald J. (2020). Farming with nature – promoting biodiversity across Europe through partridge conservation. The Game & Wildlife Conservation Trust, Fordingbridge, UK.
- Bro E. (2016). La perdrix grise - Biologie, écologie, gestion et conservation. Biotope, 504 p. <https://www.standaardboekhandel.be/p/la-perdrix-grise-9782366621921>.
- Bro E., Clobert J., & Reitz F. (1999). Effects of Radiotransmitters on Survival and Reproductive Success of Gray Partridge. *The Journal of Wildlife Management*, 63(3), 1044–1051. <https://doi.org/10.2307/3802820>.
- Bro E., Deldalle B., Massot M., Reitz F. & Selmi S. (2003). Density dependence of reproductive success in grey partridge *Perdix perdix* populations in France: management implications. *Wildlife Biology* 9 (2): 93-102. <https://doi.org/10.2981/wlb.2003.031>.
- Bro E., Millot F., Delorme R., Polvé C., Mangin E., Godard A., Tardif F., Gouache C., Sion I., Brault X., Durlin D., Gest D., Moret T., Tabourel R. & Bouteiller R. (2013). PeGASE, bilan synthétique d'une étude perdrix grise «population-environnement». *Faune Sauvage*, 298, 17–48.
- Bro E., Reitz F., Clobert J., Migot P. & Massot M. (2001). Diagnosing the environmental causes of the decline in Grey partridge *Perdix perdix* survival in France. *Ibis* 143:120–132. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2001.tb04176.x>
- Bro E., Sarrazin F., Clobert J., & Reitz F. (2000). Demography and the decline of the grey partridge *Perdix perdix* in France. *Journal of Applied Ecology*, 37(3), 432-448. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00511.x>.
- Browne S.J., Aebischer N.J., Moreby S.J. & Teague L. (2005). The diet and disease susceptibility of grey partridges *Perdix perdix* on arable farmland in East Anglia, England. *Wildlife Biology*, 12, 3-10.
- Buner F. (2009). How to re-introduce gray partridges - conclusions from a releasing project in Switzerland. Pages 391-395 in Cederbaum S.B., Faircloth B.C., Terhune T.M., Thompson J.J.,

- Carroll J.P., eds. Gamebird 2006: Quail VI and Perdix XII. 31 May - 4 June 2006. Warnell School of Forestry and Natural Resources, Athens, GA, USA.
- Carmen R., Onkelinx T. & Scheppers T. (2023). Aantal patrijzenkoppels per wildbeheereenheid op basis van gestandaardiseerde tellingen. Resultaten voor 2023. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2023 (36). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: 10.21436/inbor.97063682
- Carmen R., Onkelinx T. & Scheppers T. (2024). Aantal patrijzenkoppels per wildbeheereenheid op basis van gestandaardiseerde tellingen. Resultaten voor 2024. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2024 (36). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
- Carroll J.P. (1990). Winter and Spring Survival of Radio-Tagged Gray Partridge in North Dakota. *The Journal of Wildlife Management*, 54(4), 657–662. <https://doi.org/10.2307/3809365>.
- Carroll J. P., & Crawford R. D. (1991). Roadside Nesting by Gray Partridge in North-Central North Dakota. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 19(3), 286–291. <http://www.jstor.org/stable/3782518>.
- Caswell H. (1989). Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation. Sunderland, Mass: Sinauer Associates.
- Caswell H. (2006). Matrix Population Models. In Encyclopedia of Environmetrics (eds A.H. El-Shaarawi and W.W. Piegorsch). <https://doi.org/10.1002/9780470057339.vam006m>
- Church K.E. & Porter W.F. (1990) Population responses by gray partridge to severe winter conditions. Proceedings Perdix V: Gray Partridge and Ring-Necked Pheasants Workshop (eds K.E. Church, R.E. Warner & S.J. Brady), pp. 295±303. Kansas Department of Wildlife & Parks, Emporia, KS.
- Deflem I., Mouton C., De Regge N., Van Breusegem A., Neyrinck S. & Mergeay J. (2021). Genetische structuur en herkomst van patrijs (*Perdix perdix*) in Vlaanderen. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (57). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: doi.org/10.21436/inbor.62125143
- EEA (2025). Common bird index in Europe (<https://www.eea.europa.eu/en/european-zero-pollution-dashboards/indicators/common-bird-index-in-europe-indicator>).
- Höfle U., Millán J., Gortázar C., Buenestado F. J. Marco I. & Villafuerte R. (2004). Self-Injury and Capture Myopathy in Net-Captured Juvenile Red-Legged Partridge with Necklace Radiotags. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 32(2), 344–350.
- Homberger B., Jenni L., Duplain J., Lanz M. & Schaub M. (2021). Strong effects of radio-tags, social group and release date on survival of reintroduced grey partridges. *Anim. Conserv.*, 24: 677-688. <https://doi.org/10.1111/acv.12673>.
- GWCT (2013). Conserving the grey partridge - A practical guide produced by the Game & Wildlife Conservation Trust. Fordingbridge, Hampshire, UK.
- Godin S., Reitz F., Bacon L., Bro E. (2021). Recent changes in the reproductive success of farmland birds: conservation and management implications. The declining grey partridge *Perdix perdix* as a case study. *Wildlife Biology*, 2021(4), wlb.00806.

- Gottschalk, E. & Beeke, W. (2014). How can the drastic decline in the grey partridge (*Perdix perdix*) be stopped? Lessons from ten years of the Grey Partridge Conservation Project in the district of Göttingen. *Berichte zum Vogelschutz*, 51: 95–116.
- Kaiser W. (1999). Impact of radiotransmitters and trapping on mortality of adult grey partridges (*Perdix perdix*). *Hung. Small Game Bull.* 5, 183–189.
- Kaplan E.L. & Meier P. (1958). Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*. 1958;53:457–481.
- Kuijper D.P., Oosterveld E. & Wymenga E. (2009). Decline and potential recovery of the European grey partridge (*Perdix perdix*) population—a review. *European Journal of Wildlife Research* 55: 455–463.
- Millot F., Berny P., Decors A. & Bro E. (2015). Little field evidence of direct acute and short-term effects of current pesticides on the grey partridge. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 117: 41–61.
- Millot F., Guery E., Decors A. & Bro E. (2013). La prédation des perdrix grises s'exerce-elle sur des oiseaux affaiblis? Apports de l'étude PeGASE. *Faune Sauvage*, 301(4) : 10-17.
- Morris W.F. & Doak D.F. (2002). *Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer.
- Onkelinx T., Dochy O., Vermeersch G. & Devos K. (2024). Trends op basis van de Algemene Broedvogelmonitoring Vlaanderen (ABV). Technisch achtergrondrapport voor de periode 2007-2023. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2024(15). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: [10.21436/inbor.102669823](https://doi.org/10.21436/inbor.102669823)
- Onkelinx T., Dochy O., Vermeersch G. & Devos K. (2025). Trends op basis van de Algemene Broedvogelmonitoring Vlaanderen (ABV). Technisch achtergrondrapport voor de periode 2007-2024. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2025(8). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: [10.21436/inbor.119461371](https://doi.org/10.21436/inbor.119461371).
- Orzack S.H. & Tuljapurkar S. (1989). Population Dynamics in Variable Environments. VII. The Demography and Evolution of Iteroparity. *The American Naturalist*, 133(6), 901–923. <http://www.jstor.org/stable/2462043>.
- Panek M. (1992). The Effect of Environmental Factors on Survival of Grey Partridge (*Perdix perdix*) Chicks in Poland During 1987-89. *Journal of Applied Ecology*, 29(3), 745–750. <https://doi.org/10.2307/2404484>.
- Panek M. (2019). Long-term changes in chick survival rate and brood size in the Grey Partridge *Perdix perdix* in Poland. *Bird Study*, 66(2), 289–292. <https://doi.org/10.1080/00063657.2019.1638342>
- Panek M. (2005). Demography of grey partridges *Perdix perdix* in Poland in the years 1991–2004: reasons of population decline. *Eur J Wildl Res* 51, 14–18. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0079-y>
- PECBMS (2024). Pan-European Common Bird Monitoring Scheme: European Wild Bird Indices, 2024 update (<https://pecbms.info/european-wild-bird-indices-2024-update/>).

- Pegel M. (1987). Das Rebhuhn (*Perdix perdix* L) im Beziehungsgefuge seiner Um- and Mitweltfaktoren. Arbeitskreis Wildbiologie Justus-Liebig-Universitat Giessen 18 (121).
- Pollock K.H., Winterstein S.R., Bunck C.M. & Curtis P.D. (1989). Survival Analysis in Telemetry Studies: The Staggered Entry Design. *The Journal of Wildlife Management*, 53(1), 7–15. <https://doi.org/10.2307/3801296>.
- Potts, G.R. (1980). The effects of modern agriculture, nest predation and game management on the population ecology of partridges (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*). *Advances in Ecological Research*, 11, 1-79.
- Potts G.R. (1986). The Partridge. Pesticides, Predation and Conservation. Collins. London.
- Putaala A., Oksa J., Rintamäki H., & Hissa R. (1997). Effects of Hand-Rearing and Radiotransmitters on Flight of Gray Partridge. *The Journal of Wildlife Management*, 61(4), 1345–1351. <https://doi.org/10.2307/3802136>.
- Putaala A., Turtola A. & Hissa R. (2001). Mortality of wild and released hand-reared Grey Partridges (*Perdix perdix*) in Finland. - *Game and Wildlife Science* 18: 291-304.
- Ramaekers W. (2012) Populatiodynamiek en ruimtelijk gebruik van de Europese patrijs (*Perdix perdix*) in Vlaanderen. Masterproef Katholieke Hogeschool Kempen.
- Reitz F., Mayot P., Leonard Y. & Mettaye G. (1993). Importance de la predation dans les causes de mortalite printaniere et estivale de la perdrix grise (*Perdix perdix*) en petite Beauce du Loir-et-Cher. In Migot, P & Stahl, Ph. (eds) Actes du Colloque Predation et Gestion des Predateurs: 63-70. Paris: ONC-UNFDC.
- Reynolds J., Dowell S., Brockless M., Blake K. & Boatman N. (1991). Tracking partridge predation. *The Game Conservancy Annual Review* 23: 60-62.
- Roodbergen, M. (2013). *Het Jaar van de Patrijs: Kennisupdate* (Sovon-rapport 2013 12). Sovon Vogelonderzoek.
- Samaranayaka A. & Fletcher D. (2010). Modelling environmental stochasticity in adult survival for a long-lived species. *Ecological Modelling*, Elsevier, vol. 221(3), pages 423-427. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.10.016>.
- Scheppers T., Carmen R., Vanhecke N., Cnuts M., Hollands R., Gelaude E., Vercammen J., Neukermans A. (2025). De impact van de Code Goede Praktijk voor de inzet van voedertonnen in functie van kleinwildjacht. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2025 (75). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: doi.org/10.21436/inbor.135941365.
- Scheppers T., Verzelen Y., Devos K., Huysentruyt F., Casaer J., Adriaens T., De Bruyn L., Van Den Berge K., Van Daele T., Vermeersch G. (2019). De impact van jacht op patrijzenpopulaties: Wat kunnen populatiemodellen ons leren? Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2019 (29). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: doi.org/10.21436/inbor.15402520.
- Southwood T.R. & Cross D.J. (2002). Food requirements of grey partridge *Perdix perdix* chicks. *Wildlife Biology*, 8: 175-183. <https://doi.org/10.2981/wlb.2002.031>

Lijst van figuren

Figuur 1: Vlaamse trend voor patrijs t.o.v. het jaar 2007 op basis van de Algemene Broedvogelmonitoring Vlaanderen (ABV). De blauwe band geeft het 90% geloofwaardigheidsinterval weer, waarbij de band donkerder wordt in stappen van 30%. Het donkerste deel van het interval komt overeen met het 30% interval. Naarmate het interval lichter wordt, neemt de onzekerheid toe (uit Onkelinx <i>et al.</i> , 2025).	13
Figuur 2: Schematische weergave van het gebruikte populatiemodel. Voor toelichting over de modelparameters verwijzen we naar de tekst.	17
Figuur 3: Schets van de bevestigingsmethode van de zender RI-2BM door Michael Lanz (Swiss Ornithological Institute, Sempach, Switzerland).	31
Figuur 4: Locatie van de drie studiegebieden in Vlaanderen.	35
Figuur 5: Wijzigingen tussen jaren voor patrijs t.o.v. het jaar 2021 volgens de gegevens van de Algemene Broedvogelmonitoring Vlaanderen 2023. De blauwe band geeft het 90% geloofwaardigheidsinterval (uit Onkelinx <i>et al.</i> , 2024).	36
Figuur 6: Schattingen van de modelparameters op basis van drie gesimuleerde type datasets door middel van bootstrapping met 10^4 herhalingen per type dataset. De verticale lijn geeft het 95% betrouwbaarheidsinterval weer. De rechter Y-as is van toepassing voor de modelparameters hatched1 en hatched2 en geeft het aantal uitgekomen eieren weer. De linker Y-as is van toepassing voor de overige modelparameters en geeft telkens de kans (0 tot 1) weer.	42
Figuur 7: Schattingen van de elasticiteit met het 95% betrouwbaarheidsinterval voor de verschillende modelparameters (a) zonder rekening te houden met stochasticiteit en (b) met omgevingsstochasticiteit. De parameters werden gerangschikt op basis van dalende elasticiteit.	46
Figuur 8: Relatie tussen de modelparameter S5_shot en de deterministische populatiegroeisnelheid lambda. De blauwe stippellijn toont de huidige schatting van de modelparameter op basis van deze studie en de bijhorende lambda. De rode stippellijn toont de maximale waarde voor de modelparameter (S5_shot = 1) en de bijhorende lambda. De zwarte horizontale lijn toont een stabiele populatiegroei (lambda = 1).	48
Figuur 9: Relatie tussen de modelparameter S5_no_shot en de deterministische populatiegroeisnelheid lambda. De blauwe stippellijn toont de huidige schatting van de modelparameter op basis van deze studie en de bijhorende lambda. De rode stippellijn toont de maximale waarde voor de modelparameter (S5_no_shot = 1) en de bijhorende lambda. De zwarte horizontale lijn toont een stabiele populatiegroei (lambda = 1).	49
Figuur 10: Relatie tussen de modelparameter S6 en de deterministische populatiegroeisnelheid lambda. De blauwe stippellijn toont de huidige schatting van de modelparameter op basis van deze studie en de bijhorende lambda. De rode stippellijn toont de maximale waarde voor de modelparameter (S6 = 1) en de bijhorende lambda. De zwarte horizontale lijn toont een stabiele populatiegroei (lambda = 1).	50
Figuur 11: Relatie tussen de modelparameter S1 en de deterministische populatiegroeisnelheid lambda. De blauwe stippellijn toont de huidige schatting van de modelparameter op basis van deze studie en de bijhorende lambda. De rode stippellijn toont de maximale waarde voor de	

