

Hoe verhoudt door predatoren veroorzaakte (jongen) sterfte zich tot andere factoren die de afname van de Boomvalk als broedvogel in het westen van Noord-Brabant kunnen verklaren?

Hans Potters

De waarneming

Na enkele duizenden uren te hebben besteed aan observaties bij broedplaatsen van Boomvalken in het westen van Noord-Brabant was ik er in 2009 voor het eerst rechtstreeks getuige van hoe een Havik een jonge Boomvalk te grazen nam. Een en ander voltrok zich in cultuurland nabij Achtmaal, een dorp dat ongeveer 10 km ten zuidoosten van Roosendaal ligt. Sinds de eerste nestvondst in 1992 is hier vrijwel jaarlijks een paar Boomvalken gelokaliseerd dat met wisselend succes gebruik maakt van kraaienbouwsels die zich in rijen met Zomereiken *Quercus robur* bevinden (Foto 1).



Foto 1. Broedgebied van Boomvalk in het cultuurland bij Achtmaal, 14 augustus 2003 (Hans Potters). *Breeding habitat of Hobby in farmland in the study area in Noord-Brabant, 14 August 2003.*

Dit jaar bleek dezelfde bomenrij te zijn bezet als in de twee voorafgaande seizoenen. De 10-15 m hoge eiken worden aan weerszijden geflankeerd door grasland dat onder meer wordt gebruikt als boerengolfterrein. Bij het eerste bezoek op 26 juli wees het gedrag van het volwassen vrouwtje (voeding gevolgd door bebroeding) op de aanwezigheid van kleine jongen. Op 9 augustus vond een controle van het nest plaats. Er zat slechts een enkel jong op dat een vleugellengte van 145 mm en een gewicht van 285 gram had, een (vermoedelijk) vrouwtje met een leeftijd van 20 dagen (Foto 2). Een extra ei werd niet aangetroffen maar omdat 1-legsels slechts zelden voorkomen is bij de berekening van het legbegin uitgegaan van een 2-legsel. Het legbegin komt zodoende op 20 juni. Waarnemingen verricht vanaf de grond maakten duidelijk dat het jong een week later nog steeds present was, over een nagenoeg donsvrij venkleed beschikte en binnen afzienbare tijd zou uitvliegen.



Het enige jong van het paar Boomvalken dat dit seizoen bij Achtmaal broedde, 9 augustus 2009 (Hans Potters). Tijdens de meting had de vogel een leeftijd van 20 dagen en leek toen aanzienlijk meer verzet te bieden dan tegen de Havik die twee weken later zou toeslaan. *Nest with single Hobby chick, about 20 days old, 9 August 2009.*

Op 23 augustus betrok ik om 06.30 uur mijn observatieplek langs de rand van een maïsveld dat op enkele tientallen meters afstand van de eikenrij lag. Op weg daar naartoe werden zowel het uitgevlogen jong als het ouderlijke vrouwtje opgemerkt.

Om 08.00 uur stipt bracht het mannetje een prooi. Het vrouwtje nam de buit over en landde vervolgens in een boom niet ver van de plek waar het jong vertoefde. Deze laatste reageerde vreemd genoeg pas na enkele minuten op de voedselleverantie. In plaats van de prooi uit de klauwen van de oudervogel te grissen - het normale gedrag van juveniele Boomvalken die al minstens enkele dagen zijn uitgevlogen - wachtte het jong geduldig op een voeding die door het vrouwtje zelf werd verzorgd. Om 08.51 uur kwam het mannetje opnieuw met een prooi aanzetten, een Boerenzwaluw *Hirundo rustica* naar later bleek. Wederom verroerde het jong zich niet en kon het vrouwtje de overhandigde zwaluw ongestoord in een eik plukken. Vervolgens gebeurde er ongeveer een half uur niets tot het moment waarop de Havik toesloeg.

Dat er een Havik in de buurt van de eikenrij rondhing, was eerder op de ochtend kenbaar gemaakt door alarmerende Zwarte Kraaien *Corvus corone* en in paniek opvliegende duiven. Wellicht werd de superpredator aangelokt door de plaatselijk hoge dichtheid van Houtduiven *Columba palumbus*, waarvan enkele paren geconcentreerd bij het boomvalkennest broedden. Ook zou het kunnen dat de Havik hier al vaker met succes op kleinere roofvogels had gejaagd want de jongen van een paar Torenvalken *Falco tinnunculus*, grootgebracht in een nestkast ongeveer 400 m verderop, bleken nergens meer terug te vinden. Het volwassen boomvalkvrouwtje kwam echter niet in actie tegen het naderende gevaar, zelfs niet toen de Havik naar de boom vloog waar het jong zat. Het is overigens nauwelijks voorstelbaar dat de oudervogel de roofvijand niet heeft zien aankomen omdat het jong zich slechts op een afstand van c. 50 m bevond en ik de Havik ondanks het beperkte uitzicht wel in het vizier kreeg. Aan het oprichten van de kop was af te lezen dat de juveniele Boomvalk de predator ook in de smiezen had, maar vluchten kwam niet bij het jong op. Enkele seconden later greep de Havik het slachtoffer uit stand en ging er met de buit vandoor. Pas op dat ogenblik reageerde de adulte Boomvalk en zette de achtervolging in. Ongeveer 100 m van de plaats van het delict landde de Havik op de grond en voerde het vrouwtje enkele duikvluchten uit op de boosdoener. Binnen een minuut keerde ze terug op haar stek in de eiken terwijl de Havik al prooidragend uit beeld verdween.

Beschreven geval van predatie stond niet op zich

Het zal niet helemaal toevallig zijn geweest dat het juist dit seizoen lukte de vangst van een jonge Boomvalk door een Havik live te volgen. Gerelateerd aan het geringe aantal vondsten van boomvalkennesten, vijf stuks in totaal, lag het aantal gevallen van (partiële) predatie in 2009 namelijk ongekend hoog. Uit één nest werden zelfs alle jongen geroofd voordat de broedselgrootte kon worden bepaald. Over de identiteit van de dader bestaat geen zekerheid maar wel viel op dat er bij het eerste bezoek langdurig een volwassen Buizerd *Buteo buteo* rond de broedplaats scharrelde. Die werd door de adulte Boomvalken nauwelijks lastig gevallen en zelfs niet geattaqueerd toen ie het nest op 50 m afstand passeerde.

Een ander paar beschikte aanvankelijk over drie nestjongen maar daarvan zijn er slechts twee uitgevlogen (Foto 3). Later werden niet ver van de broedplaats verschillende slag- en staartpennen ontdekt van een boomvalkjong dat zeer waarschijnlijk door een

Havik was opgepeuzeld. Verdere verliezen traden niet op en dat mag een klein wonder heten. Het (kraaien)nest zat namelijk voor predatoren goed zichtbaar in de top van een Zwarte Den *Pinus nigra* langs de buitenrand van een naaldbosje. Des te opmerkelijker was de lauwere reactie van een aanwezige oudervogel op een adulte Wespendif *Pernis apivorus*, een soort die normaliter fel wordt aangevallen, welke zeker een minuut lang slechts een meter of vijf boven het nestperceel bleef cirkelen. Voorts ligt de plek in het jachtgebied van een Havik die van wanten weet en vorig jaar in dezelfde omgeving werd betrapt op het demonteren van een levende Zwarte Kraai. Verspreid liggende resten van geplukte Houtduiven en een Ekster *Pica pica* bewezen dat het boomvalkenbosje vaker door Haviken werd bezocht.



Foto 3. Nest met drie jonge Boomvalken van c. 21-22 dagen bij Roosendaal, 4 augustus 2009 (Hans Potters). Dit nest zat in de top van een Zwarte Den langs de buitenrand van een naaldbosje. Het broedsel was zelfs vanaf de grond op grote afstand zichtbaar en dus erg gevoelig voor predatie. Ondanks de matige nestverdediging zou slechts één jong niet uitvliegen: de restanten ervan (slag- en staartpennen) werden later in de buurt van de broedplaats teruggevonden en vermoedelijk heeft een Havik het jong opgevreten. *Nest with three Hobby chicks of 21-22 days old, near Roosendaal, 4 August 2009. This nest in the top of a Pinus nigra was highly exposed, and one of the nestlings was depredated by – presumably – a Goshawk.*

Relatieve importantie van predatie

Mortaliteit van (nest)jongen door toedoen van predatoren vormde in 2009 dus een forse aanslag op het broedsucces. Met de afname van de Boomvalk als broedvogel die zich in het westen van Noord-Brabant vanaf medio jaren negentig, toen er nog 30-35 paren voorkwamen, begon af te tekenen heeft het echter vermoedelijk weinig te maken. Deze conclusie werd een aantal jaren geleden al getrokken (Potters 2001) en de situatie is sindsdien niet veranderd. Een verband tussen de aanwezigheid van potentiële roofvijanden alsmede het optreden van predatie en het opgeven van broedplaatsen door Boomvalken lijkt te ontbreken. De verspreiding van de resterende paren laat geen relatie zien met het voorkomen van Havik en Buizerd, in tegenstelling tot bijvoorbeeld de Ransuil *Asio otus* die naar roofvogelluwe plekken is teruggedrongen. Vrij recent zijn zelfs diverse malen succesvolle broedgevallen van Boomvalken zonder verliezen onder uitgevlogen jongen opgetekend die plaatsvonden op resp. 400-500 m en 100-150 m van bewoonde havik- en buizerdnesten.

Verslechtering van broedresultaten

De constatering destijds dat de afname van de broedpopulatie in westelijk Noord-Brabant zich zou beperken tot de zandgronden en dat de zeelei buiten schot leek te blijven kan inmiddels naar de prullenbak worden verwezen. De achteruitgang heeft namelijk de gehele regio getroffen, het Holocene deel kwam pas in een later stadium aan de beurt. Een gemeenschappelijk patroon op vrijwel alle voormalige broedlocaties was de geleidelijke verslechtering van de broedresultaten. Dit uitte zich in een kleiner wordend aantal geproduceerde eieren en jongen, een verlating van het legbegin en het vervolgens geheel uitblijven van eileg. Sommige plaatsen zijn daarna geheel door Boomvalken ontruimd maar op veel andere hangen tot op de dag van vandaag nog steeds solitaire en vooral mannelijke vogels rond.

Momenteel lijkt de stand zich in de regio Bergen op Zoom/Roosendaal overigens te stabiliseren op een tiental paren met mogelijk een licht herstel op de noordelijke Brabantse Wal. Het vaststellen van de aantalsontwikkeling wordt tegenwoordig evenwel gefrustreerd door het vaak zeer onopvallende gedrag van de broedvogels (zie verderop). Lokalisatie van broedende Boomvalken, zeker indien ze in bosrijk terrein huizen, kost dan ook beduidend meer tijd en moeite dan 20 jaar geleden toen met grootschalige inventarisaties werd begonnen. Het jaarlijks bestrijken van het gehele werkgebied (87.000 ha) is daarom onmogelijk, zeker gezien het feit dat ik de enige ben die zich met speciaal op de soort toegesneden onderzoek bezighoudt. Niettemin is het opvallend dat de veronderstelde stabilisatie samenvalt met een toename van waarnemingen - en dan vooral in de nazomer - van vogels die boven de grotere naaldhoutcomplexen op de West-Brabantse zandgronden op insecten jagen. In 2008 werd op 8 september bij een ven in de omgeving van Ossendrecht zelfs een tijdelijke concentratie van 13 exemplaren gezien waarna de Boomvalken zich verspreidden over de omliggende bossen. De groep bevatte geen juveniele beesten maar (op grond van de bruine zweem op de bovenzijde van de vleugels) misschien wel veel individuen in hun tweede kalenderjaar. Als deze determina-

tie zou kloppen is het een raadsel waar al die vogels vandaan kwamen. Dat ze grotendeels van westelijk Noord-Brabantse origine waren, is niet aannemelijk omdat de jongenproductie hier al jaren op een laag pitje staat.

Heeft een tekort aan prooien de Boomvalken parten gespeeld?

Gebrek aan voedsel door een afnemend aanbod aan geschikte vogelprooien met als gevolg daarvan een tanend broedsucces werd tot voor kort als voornaamste oorzaak gezien van de teruglopende aantallen broedparen bij de Boomvalk (Potters 2001). Nu hebben vooral mussen- en zwaluwenpopulaties de laatste decennia flinke klappen opgelopen, maar Boomvalken tonen zich redelijk flexibel in hun voedselkeuze. Zo worden bijvoorbeeld mezen en vinkachtigen ook frequent geslagen en die zijn over het algemeen juist toegenomen. Soms blijken de valken onverwachte bronnen aan te boren want onderzoek heeft uitgewezen dat in september Heggenmussen *Prunella modularis* een belangrijk deel van het menu uitmaken. Die flexibiliteit maakt het bepalen van kwantitatieve veranderingen in het gehele prooienspectrum in feite onmogelijk.

Daar komt nog bij dat voedselaanbod en broedsucces bij Boomvalken niet zonder meer één op één lopen. Zo bestaan er jaarlijkse schommelingen in het aantal voortgebrachte jongen per paar die vermoedelijk groter zijn dan en misschien niet eens parallel lopen aan fluctuaties in de omvang van de (zang)vogelpopulaties waaruit de valken kunnen putten. Verder valt er nauwelijks een samenhang te bespeuren tussen de voedselrijkdom rond de nestplaats en de prestaties van de broedvogels. Al jaren houden zich paren op bij Markiezaat en Dintelse Gorzen, gebieden in westelijk Noord-Brabant die het gehele seizoen door hoge dichtheden van geschikte prooien herbergen. Desondanks worden hier de laatste tijd bedroevend weinig jongen grootgebracht. Als er al broedpogingen worden ondernomen, duren ze meestal kort of leveren niet veel op. Kenmerkend waren de gebeurtenissen in 2009 bij het Markiezaat waar de Boomvalken pas rond 25 juni met de leg begonnen en slechts één jong produceerden. Daarentegen worden in doorsnee cultuurland, waar op het oog geen al te weelderige voedselsituatie heerst, tegenwoordig nog steeds regelmatig 3-broedsels getraceerd. Dergelijke verschillen zijn eigenlijk alleen goed te begrijpen als aan individuele verschillen in eigenschappen van de volwassen vogels als jachtactiviteit en nestverdediging een rol van betekenis wordt toegekend.

Als een paal boven water staat echter nog steeds dat het gemiddelde aantal aangevoerde vogelprooien per nest in de loop der jaren fors is geslonken. Die vaststelling is niet alleen gebaseerd op de gedaalde frequentie van voedselaanvoer zoals waargenomen tijdens observaties bij broedplaatsen, maar blijkt tevens uit de vermindering van de aangetroffen hoeveelheden plukresten bij de nesten. Dit zou op een substantiële inkrimping van het totale bestand aan geschikte prooien kunnen duiden. Een andere mogelijkheid is dat de oudervogels, in het bijzonder de mannelijke, minder actief zijn gaan jagen en juist die verklaring lijkt aannemelijker te worden.



Foto 4. Jonge Boomvalk bij het nest langs het Markiezaat enkele dagen na het uitvliegen, 27 augustus 2009 (Hans Potters). Net als het jong van het broedgeval bij Achtmaal maakte deze vogel een lamledige indruk. Gebedeld werd er nauwelijks en soms zat of lag het beestje urenlang op dezelfde afgebroken populierenstam. Ondanks de voedselrijke omgeving, met onder meer kolonie Oeverzwaluwen *Riparia riparia* op een steenworp afstand van de broedplaats, was de prooiaanvoer pover. De oudervogels ageerden wel iets feller tegen grotere roofvogels dan het paar van Achtmaal. Het feit dat het jong hier de kritieke fase wel overleefde, kan hebben gelegen aan de afwezigheid van een actief jagende Havik. *Juvenile Hobby near nest at Markiezaat, 27 August 2009, a few days after fledging. This fledgling was inactive for long periods of time.*

Verklaren gedragsveranderingen de afname van de Boomvalk?

Het patroon van het verloop van de achteruitgang van de broedpopulatie pleit ervoor belang te hechten aan de specifieke eigenschappen van de paren. Het verdwijnen van broedplaatsen geschiedde namelijk - afgezien van enige vertraging in de pas later gekoloniseerde zoekleipolders - in geografisch opzicht willekeurig, onafhankelijk van terreintype en tamelijk verspreid in de tijd. Tevens liepen het moment waarop en het tempo waarin de verslechtering van het voortplantingssucces optraden per locatie uiteen. Van een gezamenlijke en plotselinge ineenstorting van de prestaties van de broedparen was geen sprake. Indien omgevingsfactoren zoals predatiedruk en voedselaanbod verantwoordelijk zouden zijn voor de afname zou deze waarschijnlijk gelijkmatiger en meer simultaan over een groot gebied hebben plaatsgevonden.

Wijzigingen die zich in het gedrag van de Boomvalken hebben voorgedaan kunnen dus (deels) de achteruitgang van de soort verklaren. Het is evident dat een vermindering van prooiaanvoer als gevolg van een lagere jachtactiviteit bij volwassen mannetjes een directe, negatieve uitwerking kan hebben op de reproductie. Hetzelfde geldt voor een afname in felheid bij het verdedigen van het nest en uitgevlogen jongen tegen predatoren, een taak die in hoofdzaak door het vrouwtje wordt verzorgd. Voor het optreden van laatstgenoemde gedragsverandering zijn de afgelopen jaren eveneens aanwijzingen gevonden. Het bepalen van de mate van agressie tegen mogelijke roofvijanden - waartoe ik gemakshalve ook de mens reken - die zich in de omgeving van de broedplaats wagen is echter niet eenvoudig. Deze varieert namelijk gedurende het seizoen, met een climax in het late nestjongenstadium en kort na het uitvliegen, en lijkt ook een dagelijks verloop te hebben. Tijdens nestcontroles die door mij in de vroege ochtend werden uitgevoerd aageerden de oudervogels doorgaans veel kordater en tweemaal leidde dit tot fysieke aanvaringen. Bij controles later op de dag zijn dergelijke aanvallen nooit vastgesteld. Verder kan gewinning aan mensen optreden indien de broedplaats dicht bij een druk bezochte plek is gesitueerd.

Desondanks mag bij het gemiddelde boomvalkpaar van een toegenomen onverschilligheid jegens mensen worden uitgegaan. Zo duurde het vroeger bij observaties op de broedplaats vaak veel langer dan tegenwoordig voordat de volwassen vogels aan mijn aanwezigheid gewend raakten en het alarmgeroep verstomde. In enkele gevallen lukte het nooit het nest onopgemerkt te benaderen en bleven de ouders tekeergaan tot ik mijn biezen had gepakt. Ook het fanatisme waarmee vrouwtjes hun legsel of kleine jongen bebroedden, was eertijds doorgaans groter. Sommige vogels zaten zo vast dat zelfs het afrappen van de nestboom geen effect had. In hoeverre potentiële rovers van jonge Boomvalken met dezelfde gestegen lankmoedigheid zijn geconfronteerd is lastiger te bepalen. Verschillende ervaringen, waaronder de hierboven beschreven gebeurtenissen op enkele broedplaatsen in 2009, duiden in ieder geval wel op een overeenkomstige evolutie.

Resumerend kan gesteld worden dat de regionale broedpopulatie van de Boomvalk in de loop der jaren aan vitaliteit heeft ingeboet en dat dit de voornaamste reden is geweest voor de achteruitgang. Wat deze ontwikkeling in gang heeft gezet, valt voor de eenvoudige veldonderzoeker moeilijk te doorgronden. Het heeft er nochtans veel van weg dat de vogels gebukt zijn gegaan onder een verslechtering in fysiologische gesteldheid. De toegenomen gezapigheid op veel nestlocaties die nog steeds zijn bezet heeft zich namelijk niet alleen geopenbaard tijdens de broedfase en bij het grootbrengen van de jongen maar is ook zichtbaar aan het nagenoeg verdwijnen van ostentatieve gedragingen, zoals baltsvluchten en langdurige roepduetten, voorafgaande aan de eileg. Bovendien is er bij ieder broedpaar afzonderlijk sprake van een zekere coherentie tussen de besproken gedragseigenschappen en het voortplantingssucces. Juist op plaatsen waar weinig prooien worden aangevoerd laten zowel broeddrijf als waakzaamheid en agressie van de oudervogels tegen mogelijke gevaren dikwijls te wensen over en ligt het aantal grootgebrachte jongen meestal onder het gemiddelde. Vergelijkbare conclusies, maar dan voorzien van een statistische onderbouwing,

trokken Sergio & Bogliani (2001) die in het noorden van Italië de nestverdediging door volwassen Boomvalken bestudeerden. Zij kwantificeerden de mate van agressie tegen mensen en daaruit kwamen grote individuele verschillen naar voren. Vrouwtjes die consequent feller van leer trokken, vertoonden een grotere broeddrift en brachten meer jongen groot dan minder fanatieke soortgenoten. Daarnaast werd onderzocht in hoeverre agressief gedrag de activiteiten van (ei)predatoren beïnvloedde door op verschillende afstanden van een boomvalkennest kunstmatige bouwsels met kwarteleieren te plaatsen. Hieruit bleek het percentage gepredeerde kunstnesten een significant positief verband te vertonen met de afstand tot de broedplaats en negatief te correleren met de intensiteit van de nestverdediging. Dit experiment leert dat agressie efficiënt kan zijn bij het op afstand houden van mogelijke roofvijanden, in dit geval vooral kraaien.

Onopgehelderd blijft echter de vraag of de felheid waarmee volwassen Boomvalken predatoren te lijf gaan inderdaad een bepalende factor is bij het aantal jongen dat wordt grootgebracht of dat agressie gepaard gaat met een hogere productiviteit. Dit laatste werd namelijk aangetoond bij Smellekens *Falco columbarius* waarvan de broedselgrootte werd gemanipuleerd (Wiklund 1990). Oorzaak en gevolg zijn bij dit soort kwesties dus lastig te ontrafelen. Buiten kijf staat echter dat de prestaties die de Boomvalken leveren per paar uiteenlopen en ook bestaan er verschillen in broedsucces tussen jaren. Dat de hoge predatiegraad bij de bestudeerde nesten in 2009 samenviel met een dieptepunt in de voedselvoorziening zal dan ook geen coïncidentie zijn geweest. Predatie kan zodoende eerder als een bijkomend effect dan als een verklaring van de huidige malaise onder de regionale boomvalkenpopulatie worden gezien.

De laconieke houding van de jonge Boomvalk tegenover de Havik bij de waarneming waarmee het artikel begon past in dit plaatje. Het afwerende gedrag van volwassen vogels dat op ongewenste indringers is gericht dient niet alleen om hun nakomelingen lichamelijk te beschermen. Het is ook bedoeld om de jongen op mogelijke gevaren te wijzen. Zelf heb ik diverse malen ondervonden dat de sterkte van de vocale reactie van de adulte valken op mijn aanwezigheid omgekeerd evenredig was met de afstand waarop de jongen zich van de observatieplek bevonden. Als de ouders echter onvoldoende alarmeren en nalaten een vijandbeeld bij hun kroost in te prenten zullen de jongen predatoren niet als een gevaar beschouwen en er evenmin voor vluchten.

Summary

Potter H. 2010. The decline of the Hobby *Falco subbuteo* in western Noord-Brabant: what factors are responsible? De Takkeling 18: 138-147.

In 2009, three out of five Hobby nests in a study plot in the SW-Netherlands near Roosendaal were (partially or completely) depredated. Goshawk and Buzzard were suspected in two cases, in another instance the capture of the only fledgling of a Hobby nests in a hedgerow with *Quercus robur* was witnessed from nearby. The fledgling, nor the adult female, had shown any response as to the approach of the Goshawk; the latter started alarm-calling and dive-bombing only after the Goshawk flew away with the victim.

In this part of The Netherlands (87,000 ha), as elsewhere, the Hobby seriously declined as a breeding bird; in the mid-1990s still 30-35 pairs had been recorded. This decline was evident throughout the region, although it started on the breeding grounds on sandy soil and later engulfed the territories situated on clay (the latter regio had been colonised at a later date than the Pleistocene region). In synchrony with the decline, clutch and brood size declined, egg laying was delayed and an increasing number of pairs refrained from laying. Nowadays, some territories have been deserted, but many others still hold single, often male, Hobbies. The present local population is estimated at 10 pairs.

Neither predation nor food shortage is thought to have played a key role in the decline. Rather, a change in behaviour has been noted throughout the nesting cycle, in which many parents gradually have lost their vigour in nest defense. This change in behaviour may have made the species more prone to predation.

Literatuur

- Potters H. 2001. Niet Havik maar voedselgebrek nekt Boomvalken op West-Brabantse zandgronden. Werkgroep Roofvogels Nederland, Steunpunt Brabant. Jaarverslag 2001: 25-35.
- Sergio F. & Bogliani G. 2001. Nest defense as parental care in the Northern Hobby *Falco subbuteo*. Auk 118: 1047-1052.
- Wiklund C.G. 1990. Offspring protection by Merlin *Falco columbarius* females: the importance of brood size and expected offspring survival for defense of young. Behav. Ecol. Sociobiol. 26: 217-223.

Adres: Robijndijk 42, 4706 LW Roosendaal.