

Limitaties voor insectivore vogels in het duinvoedselweb

Vooronderzoek 2015

November 2015

H. Herman van Oosten

Arnold B. van den Burg

(Oenanthe Ecologie, Stichting BioSFeer)

Wijze van citeren:

Van Oosten, H. H. & A. B. van den Burg, 2015. Limitaties voor insectivore vogels in het duinvoedselweb – vooronderzoek 2015. Rapport Oenanthe Ecologie & Stichting BioSFeer. Rapportnummer Oe2015-02.

Oenanthe Ecologie & Stichting BioSFeer zijn niet aansprakelijk voor gevolgschade, noch voor schade die voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van de opstellers van dit rapport; opdrachtgevers vrijwaren de opstellers van dit rapport alsmede Oenanthe Ecologie & Stichting BioSFeer van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

Niets uit dit rapport mag weergegeven en/of gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier gebruikt worden zonder schriftelijke toestemming van de opdrachtgevers.

Inhoud

Samenvatting	4
Introductie	7
Aanpak 2015	10
Methode	11
Resultaten	13
1. Aantal nesten en territoria	13
2. Gifbelasting	14
3. Broedbiologie en voedselkeuze	17
4. Nestsucces en predatie	30
Discussie	31
Conclusie	38
Literatuur	40

Samenvatting

Het doel van het onderzoek is het krijgen van inzicht in het voedselweb, toegespitst op het ontrafelen van precieze schakels tussen veranderingen in het ecosysteem en populatieveranderingen van de fauna. Als de effecten van genoemde stressoren in kaart zijn gebracht kunnen beheersmaatregelen worden voorgesteld om, indien mogelijk, effecten van bijvoorbeeld N-depositie op de fauna te mitigeren. Het onderzoek spitst zich toe op het inzichtelijk maken van: **(1)** de gifbelasting voor zangvogels door organische gifstoffen; **(2)** de voedselkwaliteit in termen van aminozuren (en plantengifstoffen die onder invloed van stikstofdepositie worden gemaakt) en **(3)** de voedselabundantie voor zangvogels.

Het voorkomen van diersoorten in de droge duinen wordt mogelijk als er voldoende voedsel is, zowel in kwantiteit (zoals voldoende waardplanten voor vlinders, voldoende insecten voor insectivoren) als kwaliteit (zoals waardplanten met een goede balans aan nutriënten, lage accumulatie persistente gifstoffen, insecten van de juiste grootte en verteerbaarheid). Hiernaast zijn landschapselementen en vegetatiestructuren nodig die de dieren een ‘thuis’ bieden, zoals steilwandjes voor bijen en beschutting voor grondbroedende zangvogels. Tenslotte kan predatie of enkel de aanwezigheid van predatoren het voorkomen van soorten limiteren of zelfs in het geheel verhinderen. Gezien de recente veranderingen in de vogelgemeenschap van droge duinen, waarbij van oudsher karakteristieke soorten lokaal tot regionaal van zuid naar noord verdwijnen, veranderen deze schakels in de leefgemeenschap. We willen weten welke schakels op welke manier veranderen, en hoe daar met beheer op in te springen is. Hiertoe maken we gebruik van zangvogels met verschillende populatietrends, in het Noord-Hollands Duinreservaat en de Amsterdamse Waterleidingduinen. Door aan de hand van modelsoorten vergelijkenderwijs naar verschillende duingraslanden te kijken, kunnen veranderingen in de schakels gevonden worden. Door de oorzaken van deze veranderingen tot aan de basis bloot te leggen, kan vervolgens het beheer worden bijgesteld om verdere achteruitgang tegen te gaan en waar mogelijk de leefgemeenschap te herstellen.

Doelstelling (1)

Er zijn drie modelsoorten geselecteerd. De Graspieper is de afgelopen decennia toegenomen in de duinen maar vertoont sinds ongeveer 2005 lokaal een sterke afname. Roodborsttapuit is sterk toegenomen maar groei vlakt momenteel af. De Tapuit is zeer sterk afgenomen sinds 1990 en broedt nog maar zeer lokaal in duingraslanden.

Uit de basisgegevens die in 2015 zijn verzameld, komt al naar voren dat de drie soorten deels andere prooien aan hun jongen voeren. Hierdoor staan de jongen in verschillende intensiteit bloot aan persistente organische gifstoffen (stressor via ondergrondse prooien), en gebrekkige prooikwaliteit (en mogelijk prooikwantiteit) door hoge N-belasting (stressor via bovengrondse prooien). Het is een belangrijke vraag in hoeverre de verschillende blootstellingen aan beide groepen stressoren de conditie van nestjongen beïnvloedt (zoals de in dit onderzoek vastgestelde wisselende conditie van jonge Graspiepers).

De hoeveelheden gifstoffen in eieren van Graspiepers en Roodborsttapuiten zijn even hoog als bij Tapuiten (in 2010-2012), maar de ei-uitkomst van Graspiepers en Roodborsttapuiten

was in 2015 veel hoger dan bij Tapuiten (5-9% van de gelegde eieren kwam niet uit; bij Tapuiten gemiddeld 20%). Een verklaring voor dit grote verschil kan zijn dat Graspiepers en Roodborsttapuiten mogelijk minder gevoelig zijn voor organische gifstoffen op basis van hun receptortype of dat Graspiepers en Tapuiten in 2015 heel andere prooien hebben gegeten dan in 2013 toen de gifstofanalyses gedaan zijn. Begin 2016 komen gegevens van de verschillende vogelsoorten beschikbaar over het receptortype waarmee organische gifstoffen een interactie hebben (of juist bijna niet bij de ongevoelige receptortypen).

Toch zijn ook bij Graspiepers en Roodborsttapuiten embryonale afwijkingen vastgesteld en zijn er jongen met verbloede buikholttes gevonden. Dit duidt erop dat niet alles koek-en-ei is voor beide soorten. Omdat een gebrek aan bepaalde nutriënten ook tot embryonale afwijkingen kan leiden, ligt het voor de hand om de aandacht ook te richten op mogelijke effecten van de hoge N-depositie in de hele keten N-belasting (met name accumulatie in de bodem) → plantkwaliteit → herbivore insecten → insectivore vogels. Bij nutriëntengebreken verwacht je niet dat veel eieren niet uitkomen, maar zijn de niet-uitkomende eieren het tipje van een voor het overige verborgen ijsberg van misère: de eileg stagneert of het wijfje gebruikt voedingstoffen uit haar eigen lichaam wat ten koste zal gaan van haar functioneren en overlevingskansen. Onderzoek naar deze keten is tot dusver in de duinen sterk onderbelicht gebleven als potentieel belangrijke stressfactor voor de natuurkwaliteit, terwijl uit onderzoek in bos- en heidegebieden in het binnenland blijkt dat dit een belangrijke stressor is (Van den Burg et al. 2014).

Door hoge N-belasting in combinatie met een laag mineralenaanbod wordt de vorming van aminozuren gehinderd in planten waardoor de samenstelling van aminozuren in (waard)planten uit balans raakt. Populaties herbivore insecten, zoals nachtvlinders, kunnen hierdoor afnemen, waardoor populaties insectivore vogels ook worden geraakt. Waarschijnlijk speelt dit effect zowel in kalkrijke als extreem kalkarme bodems, maar minder sterk in licht ontkalkte bodems omdat daar mineralen niet sterk gebonden zijn (aan kalk of ijzer) of zijn uitgespoeld (in extreem zure bodems).

Doelstelling (3)

Voor de beantwoording van **doelstelling (3)** zijn in 2015 de eerste stappen gezet. Voor Graspiepers en Roodborsttapuiten zijn groeicurves gemaakt (voor de Tapuit is deze al beschikbaar), een arbeidsintensieve bezigheid maar bijzonder zinvol om de komende jaren relaties te leggen tussen voedselbeschikbaarheid en voedselkwaliteit in duingraslanden. Roodborsttapuiten in de AWD wegen minder dan in het NHD. Wat de achterliggende oorzaken zijn, is nog onbekend, maar omdat de AWD schraler en zandiger oogt dan het NHD is het mogelijk dat de insectenabundantie er lager is dan in het NHD. Omdat de totale aantallen zangvogels lager lijken in de AWD dan in het NHD is het zaak hier meer duidelijkheid over te krijgen in de komende jaren.

Aan de hand van de groeicurves hebben we ook kunnen zien dat jonge Graspiepers in één nest onderling sterk in gewicht kunnen verschillen op latere leeftijd. Het blijkt dat deze variatie toeneemt in de loop van het broedseizoen, en met name wordt veroorzaakt doordat het gewicht van de zwaarste jongen in het nest toeneemt, terwijl het gewicht van de lichtste

jongen niet verandert. Bij Roodborsttapuiten blijven de gewichten bijzonder constant gedurende het seizoen. Een toenemend maximaal gewicht wijst erop dat de voedselcondities beter worden in de loop van het seizoen voor Graspiepers en dus in het begin suboptimaal zijn. Omdat eerstejaars overleving van jongen hoger is voor vroege nesten, en overleving mede wordt bepaald door het uitvlieggewicht, is de habitatkwaliteit mogelijk niet optimaal voor Graspiepers: juist uit de vroege nesten vliegen geen jongen uit met een hoog gewicht. Blijkbaar zijn er knelpunten in het voedselweb waardoor Graspiepers bij vroege nesten gelimiteerd worden.

Graspiepers en Roodborsttapuiten maken op verschillende manieren gebruik van het voedselweb: ze voeren hun jongen deels met andere prooien. Graspiepers voeren meer imago's en minder larven dan Roodborsttapuiten. Roodborsttapuiten beginnen wat eerder met broeden –misschien omdat larven eerder in het jaar al voldoende beschikbaar zijn en imago's pas later verschijnen? Daarnaast is het opvallend dat kevers (onder andere de in beide gebieden talrijke Rozenkever) een belangrijke prooigroep vormen voor Roodborsttapuiten en Tapuiten, maar niet voor Graspiepers (dat was ook al niet het geval in een steekproef uit 2009). Bovendien voeren Roodborsttapuiten en Tapuiten veel vaker de grote rupsen van Uiltjes dan Graspiepers doen. Graspiepers voeren meer spinnen en langpootmuggen, en met name veel meer kleine prooien, waarschijnlijk kleine diptera, per voering (ook in 2009).

De predatiedruk op Graspiepers en Roodborsttapuiten door vermoedelijk Vossen en kraaiachtigen is in de AWD dermate hoog dat er vrijwel geen jongen uitvliegen: slechts ongeveer 4% van alle nesten is succesvol. In het NHD is ongeveer 20% succesvol. Dit strookt met veldwaarnemingen: vrijwel geen alarmerende Graspiepers en Graspiepers met voer in de snavel in de AWD. De frequentie waarmee vossen zijn gezien in de AWD is bijna twee keer hoger dan in het NHD, terwijl de aantallen Konijnen vergelijkbaar zijn. Waarschijnlijk leven er inderdaad meer Vossen in de AWD vanwege de vele damhertoverblijfselen die verspreid door het duin liggen (meer jongen/betere winteroverleving). Indien predatiedruk elk jaar zo hoog is, en 2015 dus geen uitzonderlijk jaar was, is het onwaarschijnlijk dat (a) populaties van beide soorten op eigen benen kunnen staan en dus afhankelijk zijn van immigratie, en (b) dat Tapuiten succesvol kunnen terugkeren in de AWD; ze voeren vaker dan beide andere soorten en zullen, opvallende vogels die ze zijn, zeker de aandacht van Vossen trekken. Dit staat nog los van eventuele voedselkwaliteit en –kwantiteit perikelen.

Introductie

De fauna van de open duinen (beheertype N08.02, habitatype H2130 grijze duinen, natuurdoeltype ‘droog kalkrijk duingrasland’; Ommering 2010) is de afgelopen decennia sterk veranderd, zonder dat we goed weten wat de directe oorzaken van die veranderingen zijn. Subtiële veranderingen in het ecosysteem worden vaak pas zichtbaar in populatieveranderingen van vogels, de meest in het oog lopende exponent van deze fauna. Belangrijke veranderingen in duingraslanden van de afgelopen decennia worden toegeschreven aan de sterk afgenomen konijnenpopulatie en de overvloedige stikstofneerslag (Kooijman *et al.* 1998). Konijnen houden de vegetatie kort, waardoor grondfoerageerders als de Tapuit uit de voeten kunnen, maar waardoor ook bepaalde insecten en andere arthropoden een thuis hebben. Daarnaast maken sommige vogels gebruik van oude konijnenholen om in te broeden, zoals de Tapuit. Door stikstofneerslag zijn stikstofminnende planten, in de kalkrijke duinen met name grassen als Duinriet *Calamagrostis epigejos* en Zandzegge *Carex arenaria*, niet meer beperkt in hun groei en kunnen flink doorgroeien ten koste van langzamer groeiende kruidachtigen (Bobbink *et al.* 2010, Stevens *et al.* 2004), zeker wanneer ook fosfaat beschikbaar is. Hierdoor wordt de vegetatie eenvormiger, waardoor de insectendiversiteit zal afnemen (Haddad *et al.* 2001, Koricheva *et al.* 2000, Otway *et al.* 2005, Schaffers *et al.* 2008, Siemann 1998). Hoewel het waarschijnlijk is dat beide genoemde factoren een rol spelen in de avifaunale veranderingen, zijn de precieze mechanismes onbekend. Zonder kennis van die mechanistische schakels tussen de populatietrends en veranderingen in het ecosysteem blijft de uitkomst van eventuele beschermingsmaatregelen ongewis. Om uiteindelijk knelpunten te kunnen benoemen is het ondermeer zaak de (broed)ecologie van deze duingraslandsoorten te kennen

De problemen waar insectivore vogels mee te kampen hebben zijn waarschijnlijk divers, spelen op verschillende schaalniveaus en delen de notie dat precieze effectgrootte en/of werking van schakels tussen ecosysteem en fauna –aan de hand van insectivore vogels– onbekend zijn. Een aantal (mogelijke) factoren voor de veranderingen in fauna van de open duinen wordt hieronder besproken.

- Een deel van de problemen wordt veroorzaakt door de diverse effecten van **N-depositie** op het voedselweb, waardoor de flora verarmd is (Veer & Kooijman 1997, Bobbink *et al.* 2010). Floristische verarming leidt over het algemeen tot een verarming van arthropodengemeenschappen (Siemann 1998, Koricheva *et al.* 2000, Haddad *et al.* 2001, Otway *et al.* 2005, Schaffers *et al.* 2008) die uiteindelijk kan doorwerken op veranderingen in de vogelbevolking (Vickery *et al.* 2001, Britschgi *et al.* 2006, Schekkerman & Beintema 2007), de meest in het oog springende exponent van een faunagemeenschap. Naast deze meer in het oog springende effecten van N-depositie (in samenhang met P-beschikbaarheid (Kooijman *et al.* 1998), vermoeden we dat N-depositie ook leidt tot afname van plantkwaliteit, dalende insectenaantallen en minder insectivore vogels in ecosystemen waar P en andere plantennutriënten minder beschikbaar zijn, zoals kalkrijke duinen met een hoge pH. Planten nemen de extra stikstof wel op, maar het kan niet worden omgezet in aminozuren, de bouwstenen van eiwitten, omdat de daarvoor

benodigde sporenelementen ook gebonden zijn (net als P), wat leidt tot een andere aminozuursamenstelling (Klein *et al.* 1980, Näsholm en Ericsson 1990, Boxman *et al.* 1998) en lagere eiwitgehalten van de planten. Recent werk van Van den Burg *et al.* (2014) laat zien dat rupsen hierdoor sterven. In kalkarmere bodems, zoals ontkalkende duinen, daalt de pH en komt P beschikbaar, naast andere mineralen, zodat de vergrassing kan optreden.

- **Persistente gifstoffen als dioxines en PCB's** zijn aangetroffen in eieren van een aantal insectenetende zangvogels van duingraslanden. Bovendien zijn embryonale afwijkingen aangetroffen die deels veroorzaakt zouden kunnen worden door deze gifstoffen (Van Oosten & Van den Burg 2012, 2014). Vogelsoorten verschillen sterk in de mate waarin ze gevoelig zijn voor deze organische gifstoffen (Karchner *et al.* 2006, Head *et al.* 2008, Manning *et al.* 2012, Farmahin *et al.* 2013a,b), waardoor overeenkomende concentraties gifstoffen bij sommige soorten wel tot afwijkingen zouden kunnen leiden maar bij andere soorten niet. Deze gifstoffen binden aan het organisch materiaal in de bodem en spoelen vrijwel niet uit met het grondwater; ze zijn erg persistent en blijven tientallen jaren in de bodem (Sinkkonen & Paasvirta 2000). Bodembewonende insecten nemen deze stoffen op uit de organische laag; hoe langer hun larvale verblijf in de bodem is, hoe hoger de opgebouwde concentraties (Van Oosten & Van den Burg 2014). Maar omdat de gifstoffen nauwelijks in water oplossen, nemen planten ze niet op uit het grondwater. Hierdoor staan planteneters (rupsen, sprinkhanen) vrijwel niet bloot aan de gifstoffen en ze blijken ook maar zeer lage concentraties te bevatten (Van Oosten & Van den Burg 2014). Kortom, het dieet bepaalt de mate waarin deze gifstoffen worden opgenomen en de gevoeligheid voor de stoffen in hoeverre er dan ook effecten te verwachten zijn, op bijvoorbeeld ei-uitkomst.
- **Gebrek aan dynamiek** leidt tot voortschrijdende vegetatiesuccessie en toenemende vegetatie-uniformiteit in de open duinen, zeker in combinatie met N-depositie en de afgenomen konijnenbegrazing (Drees & Van Manen 2005, Drees *et al.* 2006). Door afgenomen overstuiving, zowel uit de zeereep als uit stuifkuilen in het stabiele middenduin, zullen pionierstadia van de vegetatie afnemen in oppervlakte waardoor planten en dieren die aangepast zijn aan deze successiestadia afnemen (Van Oosten *et al.* 2008, Wouters & Remke 2012). Bovendien buffert overstuiving met kalkrijk zand de verzurende werking van N-depositie, waardoor vergrassing deels wordt vertraagd. Door het succesvol in verstuiving brengen kunnen deze pioniersvegetaties (uiteindelijk) weer ontstaan, met de daaropvolgende ijlbegroeide duingraslanden.
- **Begrazing** wordt vaak ingezet in de kustduinen om vergrassing tegen te gaan en hierdoor zowel de aanwezigheid als de kwaliteit van het open duinlandschap te verbeteren (Van Oosten *et al.* 2012, Wouters & Remke 2012, Nijssen *et al.* 2014). Wat de vegetatie betreft is begrazing succesvol: in begraasde terreinen is de grasvegetatie en biomassa lager dan in onbegraasde terreinen (Van Oosten *et al.* 2012, Nijssen *et al.* 2014). Toch zijn de effecten op de fauna niet altijd succesvol en zijn de causale mechanismes niet altijd goed bekend (Wouters & Van Oosten 2013). Insecten, zoals sprinkhanen, kunnen sterk reageren op veranderingen in microklimaat (Kleukers *et al.* 1997). Begrazing leidt tot het uitstoelen van de wortelmat waardoor de bodem moeilijk doordringbaar wordt en waardoor het microklimaat in de bovenbodem minder sterk wisselt (Wouters & Remke 2012). Hierdoor is de ontwikkelingsduur van sprinkhanen weliswaar korter dan in sterk vergraste situaties,

maar toch langer dan in oorspronkelijk ijle duingraslanden (Wouters & Remke 2012). Ook voor rupsen is begrazing niet onverdeeld positief (Pöyry *et al.* 2004, 2005, Littlewood 2008). Dus hetzij via voedselbeschikbaarheid, hetzij door fysieke verstoring is begrazing niet altijd een gunstige maatregel voor (grondbroedende) vogels, zoals ook naar voren komt uit recent werk (Mandema *et al.* 2013, Nijssen *et al.* 2014).

Stressoren, zoals hierboven geschetst, kunnen op verschillende ruimtelijke schalen hun effecten doen gelden op de fauna van open duinen. Op ruime schaal spelen atmosferemoduleerde processen, zoals de neerslag van stikstof en organische gifstoffen uit de lucht. Andere stressoren zullen meer lokaal van karakter zijn, zoals bijvoorbeeld de intensiteit van begrazing, predatie en verstuiving. Toch zal de intensiteit van al de verschillende stressoren inzichtelijk moeten worden, wanneer we willen begrijpen waarom de onderzochte zangvogels -als model voor de veranderingen in de natuurkwaliteit, waarvan ze slechts exponenten zijn- zo algemeen of zo schaars zijn als ze zijn. Uiteindelijk doel van dit begrip is het ontwikkelen van beheersmaatregelen zodat kan worden bijgestuurd om natuurwaarden te behouden en herstellen.

Het doel van gepland onderzoek in 2017-2019 is het krijgen van inzicht in het voedselweb, toegespitst op het ontrafelen van preciese schakels tussen veranderingen in het ecosysteem (door genoemde stressoren) en populatieveranderingen van de fauna. Als de effecten van genoemde stressoren in kaart zijn gebracht kunnen beheersmaatregelen worden voorgesteld om, indien mogelijk, effecten van bijvoorbeeld N-depositie op de fauna te mitigeren. De werkzaamheden met betrekking tot deze doelen sluiten nauw op elkaar aan en borduren bovendien direct voort op eerder uitgevoerd onderzoek aangaande beperkingen voor Tapuiten in de duinen (Van Oosten 2015). Uit het tapuitenonderzoek komt onder andere naar voren dat zijn hun jongen met slechts enkele prooigroepen grootbrengen (Rozenkevers, larven van kniptorren, rupsen, met name van Uiltjes). Deze prooien komen grotendeels vooral voor in doorgesloten grasvegetaties maar Tapuiten vangen ze op korte vegetatie want voor de Tapuit zijn hoge grasvegetatie slecht toegankelijk. Daarnaast blijkt dat de overleving van jongen uit vroege nesten (mei, begin juni) veel hoger is dan die uit late nesten (midden juni, begin juli). Ten slotte komt bij Tapuiten gemiddeld 20% van de eieren niet uit in het NHD, waardoor de populatie-ontwikkeling geremd wordt.

Graspieper, Roodborsttapuit en Tapuit zijn insecteneters en komen alle drie naast elkaar voor in duingraslanden. Hoewel ze alle drie insecten vangen op de grond, verschilt hun foerageergedrag waarschijnlijk toch. Bij een eerdere verkennende studie bleek dat Graspiepers vaak foerageren op korte delen in hoge opgaande grasvegetatie. Tapuiten foerageren met name op korte, open vegetatie (Van Oosten *et al.* 2014) en Roodborsttapuiten mogelijk ook, maar omdat die veel algemener zijn dan Tapuiten is het waarschijnlijk dat er toch belangrijke verschillen in de ecologie van beide soorten is. Bovendien zijn de aantallen territoria van Roodborsttapuiten in bijvoorbeeld het NHD veel lager dan van Graspiepers (Veenstra *et al.* 2012, 2013), maar we hebben geen onderbouwd idee waarom dit zo is. Mogelijk zijn de details van de broedbiologie een verklaring voor de deels verschillende populatietrends van de drie vogelsoorten. Graspiepers zijn tot 2005 sterk toegenomen in de

duinen maar vertonen sindsdien lokaal een forse afname (Hustings & Vergeer 2002, Reisen 2011). Roodborsttapuiten –voor veel mensen dé algemene duinvogelsoort, waarschijnlijk omdat ze zo zichtbaar zijn- zijn ook sterk toegenomen maar vertonen in de duinstreek ook tekenen van afname (Hustings & Vergeer 2002, Reisen 2011). Tapuiten zijn bijzonder zeldzaam en broeden in de kalkrijke duinen alleen nog in het NHD, na een sterke afname vanaf ongeveer 1990 (Hustings & Vergeer 2002, Boele *et al.* 2013).

Door hun ecologie in detail te ontrafelen kunnen we gaan begrijpen waarom deze soorten zo verschillen in hun populatieontwikkeling, ondanks ogenschijnlijk een in de basis zelfde levenswijze. Het lijkt erop dat veranderingen van het duinecosysteem de Tapuit sterker negatief beïnvloeden dan de Graspieper en Roodborsttapuit. Hoe kan dit?

Aanpak 2015

In 2015 is onderzocht in hoeverre insectivore vogelsoorten die het leefgebied van de Tapuit delen, verschillen in hun broedecologie als eerste stap naar ontrafeling van causale mechanismes tussen habitataantastingen en veranderende populatietrends. We hebben in 2015 zoveel mogelijk nesten van Graspiepers, Roodborsttapuiten en Tapuiten gezocht om aan de hand van basale parameters als aantal gelegde eieren, conditie van nestjongen en niet-uitkomen van eieren te bepalen of er zich in graspieper- en roodborsttapuitnesten problemen voordoen, die lijken op de problematiek bij de Tapuit (lage ei-uitkomst, sterfte nestjongen). Uit de resultaten van 2015 zal blijken of er verschillen zijn in dieet tussen de soorten, of de verschillende insectivoren prooien voeren met verschillende routes in het ecosysteem (ondergronds of herbivoor) en of er op het eerste gezicht sterke verschillen zijn in aanbod van prooien in duingraslanden, als gevolg van beheer of andere, nog niet onderkende factoren.

We deden dit gedurende het hele broedseizoen, omdat bijvoorbeeld Graspiepers wellicht minder legsels produceren in bepaalde terreinen dan in andere terreinen als effect van gebrekkige voedselvoorziening. Bovendien verzamelden we basale kennis die nodig is voor vervolgonderzoek in de komende jaren, zoals het vaststellen van groeicurves van de nestjongen. Deze aanpak was sterk arbeidsintensief maar zeer zinvol om een eerste indruk te krijgen van het optreden van verschillen in voedselaanbod en om kennis te ontwikkelen over problemen bij de ei-uitkomst bij de verschillende insectivoren in de twee gebieden. Op basis van de verzamelde gegevens uit 2015 hebben we inzicht gekregen in de ecologische en broedbiologische verschillen en overeenkomsten tussen de verschillende modelsoorten (Graspieper, Roodborsttapuit, Tapuit). Op basis hiervan zal in overleg met de ecologen van de duinwaterbedrijven besloten worden met welke soort(en) er het beste verder gewerkt kan worden om aantastingen van het voedselweb verder te onderzoeken.

Methode

Het onderzoek van 2015 vond plaats in twee studiegebieden in de duinen van Noord-Holland, te weten: een deel van het Noord-Hollands Duinreservaat (NHD, kaart 2) en een deel van de Amsterdamse Waterleidingsduinen (AWD, kaart 2). De in 2015 verzamelde gegevens zijn vergeleken met tapuitengegevens die vanaf 2007 in het NHD verzameld worden (Van Oosten 2015).

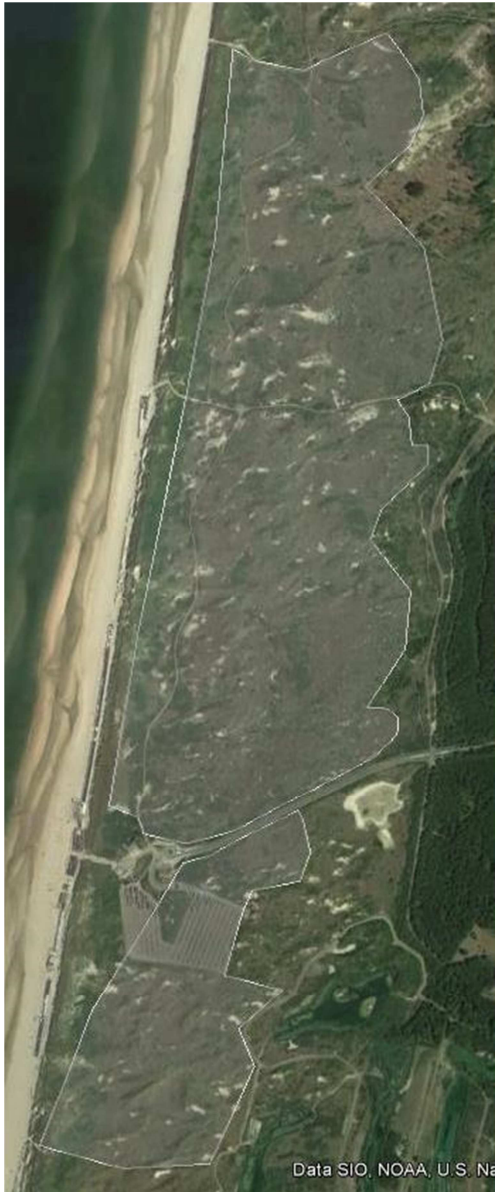
Tussen 7 april en 27 juli 2015 zijn gedurende 56 dagen nesten gezocht, gevolgd en gefilmd van Graspieper, Roodborsttapuit en Tapuit in de twee studiegebieden. Beide studiegebieden zijn ongeveer 136 hectare groot en bestaan uit duingraslanden afgewisseld met duindoorn- en kruipwilgstruwelen en stuifkuilen. Konijnen *Oryctolagus cuniculus* komen talrijk voor in beide gebieden, in naar schatting even grote aantallen (Mann-Whitney U toets, $U = 250$, $p = 0.23$; AWD 19 ± 9.2 en NHD 20 ± 6.9 per plot, 25 taartvormen (26 cm doorsnee) per gebied in 2015). Omdat de gebieden dus in grote lijnen overeenkomen wat vegetatie betreft zijn ze goed vergelijkbaar, met dien verstande dat Tapuiten nog wel broeden in het NHD maar niet meer in de AWD en dat Damherten *Dama dama* algemeen zijn in de AWD (www.waternet.nl/damhertdossier) maar niet of nauwelijks voorkomen in het NHD-studiegebied.

Nesten zijn opgespoord door volwassen vogels te volgen naar hun nest, gedurende nestbouw, broeden of het voeren van hun jongen. Elk nest werd gevolgd tot uitvliegen of het moment van mislukken. Gewicht, vleugel- en tarsuslengte werden bij ieder bezoek bepaald om de lichaamsontwikkeling in de 14 dagen nesttijd te volgen voor de drie soorten. Aan de hand van nesten met jongen van bekende leeftijd zijn groeicurves opgesteld. Bij zangvogels groeit de vleugel over het algemeen door, ook in tijden van voedselschaarste (Nilsson & Svensson 1996, Nilsson & Gårdmark 2001). Daarom is de vleugel een goede maat voor leeftijd. Met deze groeicurves kon vervolgens de leeftijd van de nestjongen worden bepaald (± 1 dag). Met de aannames dat de onderzochte vogels elke dag een ei leggen, beginnen met broeden op de dag dat het laatste ei gelegd is en dat ze 14 dagen broeden (Glutz & Bauer 1985, 1988), kon van elk nest de datum worden berekend waarop het eerste ei gelegd is.

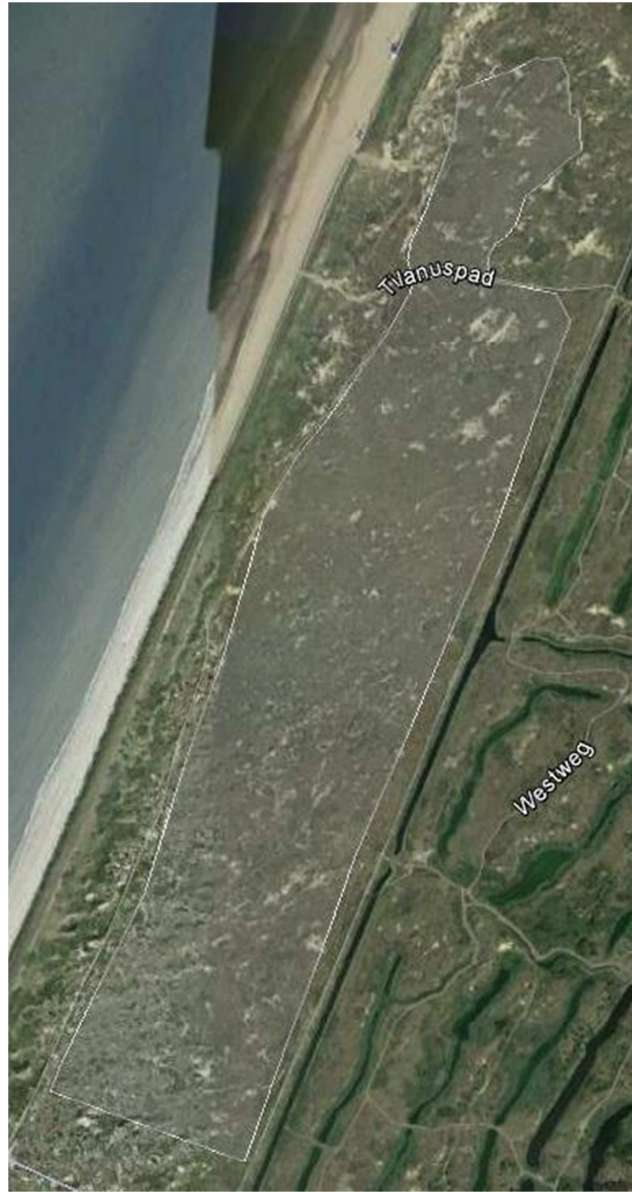
Uiteindelijk is het Mayfield nestsucces bepaald per soort per studiegebied.

Om het nestjongendieet, het aantal gevoerde prooien en de voerfrequentie te bepalen zijn voerende oudervogels gefilmd bij het nest, indien de vegetatie rond het nest de plaatsing van de videocamera toestond. Voerfrequentie van Tapuiten is niet van video bepaald, maar door 6 - 8 uur per nest het aantal voeringen te turven, in 2008 - 2010. Niet-uitgekomen eieren zijn verzameld om oorzaken van de sterfte te bepalen. Hiertoe zijn de eieren geopend en zijn de embryo's, indien aanwezig, visueel geïnspecteerd.

Bodeminsecten zijn bemonsterd door het steken van plaggen van 26 cm doorsnede. Per onderzoeksgebied zijn drie rondes plaggen gestoken, drie plaggen per ronde. De plaggen zijn met maximaal een dag verschil gestoken in beide gebieden om datumvariatie te voorkomen, per ronde.



Kaart 1. Studiegebied NHD, 136 ha.



Kaart 2. Studiegebied AWD, 136 ha.

Resultaten

1. Aantallen territoria en nesten

De aantallen Graspiepers waren in beide gebieden ongeveer twee keer zo hoog als de aantallen Roodborsttapuiten, en de aantallen van beide soorten waren hoger in het NHD dan de AWD (tabel 1).

Hoewel niet expliciet geïnventariseerd schatten we voor de NHD in 2015 50 Graspieperterritoria en maximaal 25 voor de Roodborsttapuit. Voor de AWD schatten we de aantallen lager in: ongeveer 25 Graspieperterritoria en maximaal 15 Roodborsttapuitterritoria. Uit eerdere inventarisaties in het NHD bleek ook dat Graspiepers in hogere dichtheden voorkwamen dan Roodborsttapuiten (Veenstra *et al.* 2012, 2013). Hierdoor is het aannemelijk dat onze schattingen in zoverre correct zijn, dat ze een groot verschil in aantal territoria tussen beide soorten bevestigen.

Gedruende 2015 zijn 60 nesten van Graspiepers, 59 van Roodborsttapuit en 13 van de Tapuit gevolgd, in totaal zijn 119 nesten (tabel 1). De Tapuitenpopulatie was erg klein in 2015: zeven vrouwtjes deden een broedpoging in het NHD wat heeft geleid tot slechts 19 uitgevlogen jongen. Per succesvol nest geeft dit 2.7 uitgevlogen jongen per nest, en voor alle nesten samen 1.5 jongen per nest. Vanwege de kleine populatieomvang en nabijheid van wandelpaden (camera's staan dan erg in het zicht) hebben we geen dieetonderzoek gedaan aan Tapuiten in 2015.

Tabel 1. Aantallen gevolgde nesten van Graspiepers, Roodborsttapuiten en Tapuiten in het NHD en de AWD / de geschatte dichtheid territoria per hectare. In beide gebieden is de dichtheid Roodborsttapuiten lager dan de dichtheid Graspiepers, en in de AWD is de dichtheid voor beide soorten lager dan in het NHD.

	NHD	AWD
Graspieper	45 / 0.37	15 / 0.18
Roodborsttapuit	40 / 0.18	19 / 0.11
Tapuit	13 / 0.05	-

2. Doelstelling 1 en 2: de gifbelasting voor zangvogels minimaliseren en de voedselkwaliteit in termen van aminozuren maximaliseren

In 2015 hebben we aan de hand van de eerste dieetgegevens geprobeerd in te schatten in hoeverre belangrijke prooien gebruik maken van verschillende routes binnen het ecosysteem. Om hier meer gefundeerde uitspraken over te gaan doen, willen we de komende jaren onder andere het dieet en de voedselkwaliteit in kalkrijke en ontkalkte terreindelen gedetailleerd in beeld brengen.

Hiernaast zijn embryo's met afwijkingen gevonden in niet-uitgekomen eieren. In enkele Graspiepernesten hebben we kuikens aangetroffen met bloedingen in de buikholte.

2.1 Verschillende prooien, verschillende routes door het voedselweb

Beide in 2015 onderzochte soorten eten vrijwel geen detritivore insecten (tabel 3), maar met name herbivore insecten en, in iets mindere mate, carnivore insecten. Het is mogelijk dat een deel van de onbekende prooien van Graspiepers betrekking heeft op kleine vliegjes, die veelal detritivoor zijn. Deze prooitypen bewegen zich via andere routes door het voedselweb en staan daardoor in verschillende mate bloot aan een teveel aan stikstof dan wel aan organische gifstoffen. Een uitdaging blijft in de toekomst het percentage 'onbekende prooien' omlaag te brengen door nauwkeuriger te gaan filmen, en meer nesten te gaan filmen. Met name bij de Graspieper kunnen er verschillen tussen beide gebieden zijn (tabel 2), maar de steekproefgrootte is gering (tabel 9 en 10).

Dus, we hebben indicaties dat beide soorten deels verschillende prooien aan hun jongen voeren. Hierdoor kunnen veranderingen in het voedselweb verschillende effecten hebben op de verschillende insectivoren. Daarnaast zullen de verschillende routes van prooien door het voedselweb naar verwachting helderder worden door nauwkeuriger dieetbepalingen.

Tabel 2. Fractie prooien per voedselgilde, voor beide soorten en per gebied.

	Roodborsttapuit		Graspieper	
	NHD	AWD	NHD	AWD
carnivoor	0.18	0.20	0.07	0.19
herbivoor	0.50	0.63	0.32	0.44
detritivoor	0.02	0.01	0	0.01
onbekend	0.11	0.12	0.41	0.26

2.2 Fysiologische aandoeningen en uitkomst van eieren

In de Tapuitenpopulatie van het NHD komt tot 30% van de gelegde eieren niet uit, gemiddeld 20% per jaar. In 2015 bleken maximaal 5% van de Graspiepereieren en maximaal 9% van de Roodborsttapuiteieren niet uit te komen (tabel 3). Dit is veel minder dan bij Tapuiten. Toch zijn ook bij Graspiepers en Roodborsttapuiten dooierinfecties aangetroffen, net als bij Tapuiten (tabel 4).

Tabel 3. De gemiddelde fractie uitgekomen eieren \pm SD. Aantal nesten: NHD Graspieper 41, AWD Graspieper 14, NHD Roodborsttapuit 39, AWD Roodborsttapuit 19. Tapuit: alleen NHD, gemiddelde over 2007-2015, 157 nesten. Ei-uitkomst Tapuit: gemiddelde \pm SD ei-uitkomst gedurende 2008 – 2013

	Graspieper	Roodborsttapuit	Tapuit
NHD	0.95 \pm 0.11	0.95 \pm 0.11	0.80 \pm 0.07
AWD	0.97 \pm 0.11	0.91 \pm 0.16	-
totaal	0.95 \pm 0.11	0.94 \pm 0.13	0.80 \pm 0.07

Tabel 4. Het aantal in 2015 geïnspecteerde eieren en gevonden afwijkingen per soort, voor beide gebieden gecombineerd.

	# ei geïnspecteerd	# te rot / kapot	geen aandoening gezien	dooier- infectie	vergroeid amnion	kyphose (scheve ruggengraat)
Graspieper	13	7	1	3 (6)		
Roodborsttapuit	6	0	1	4		
Tapuit	21	2	5	9	1	3

	microphthalmia (kleine ogen)	gehoekte ondersnavel	uittredende darmlus	krultenen	poot over kop	te vroeg uitgekomen
Graspieper		1			1	
Roodborsttapuit			1	1		
Tapuit	1					1

Bij Graspiepers verdwenen enkele keren jongen uit het nest, met name bij vroege legsels. Intrigerend is de vondst van verbloede buikholtes bij enkele jongen (foto 1) en dat deze jongen enkele dagen later ook uit het nest verdwenen waren, op een geschatte leeftijd van acht dagen. Ook jonge Tapuiten sterven soms op dezelfde leeftijd aan leveraandoeningen.

In 2013 werden in twee nesten van Roodborsttapuiteieren gevonden met een afbladderende schaal (foto 2A), en ook in een nest van Tapuiten (foto 2B). Dit fenomeen is niet aangetroffen in 2015; het heeft er dus alle schijn van dat er jaarlijkse verschillen zijn in uitkomstpercentages van eieren, die worden gestuurd door schommelingen in de precieze dieetsamenstelling.



Foto 1. Drie jonge Graspiepers (NHD). Het linkerjong heeft bloed onder de huid, bij lever en maag. De overige twee jongen niet. Het vierde jong vertoonde dit verschijnsel ook. Beide jongen werden twee dagen later niet meer aangetroffen in het nest; waarschijnlijk zijn ze gestorven en uit het nest verwijderd.



Foto 2. (A) Roodborsttapuitenei met afbladderende eischaal (NHD), (B) Tapuitenei met afbladderende schaal (NHD), beide 2013.

3. Doelstelling 3: een continue voedselbeschikbaarheid voor broedvogels zoveel mogelijk garanderen.

In 2015 hebben we de eerste stappen gezet voor doelstelling 3: we hebben groeicurves bepaald, dieetkeuze en voedsleecologie onderzocht en ook de predatiedruk bepaald. Hierdoor hebben we een belangrijke basis gelegd voor verdiepend werk de komende jaren, zodat we gefundeerde uitspraken kunnen doen over relaties tussen verschillende insectivoren, de entomofauna, eventuele knelpunten en beheer van duingraslanden.

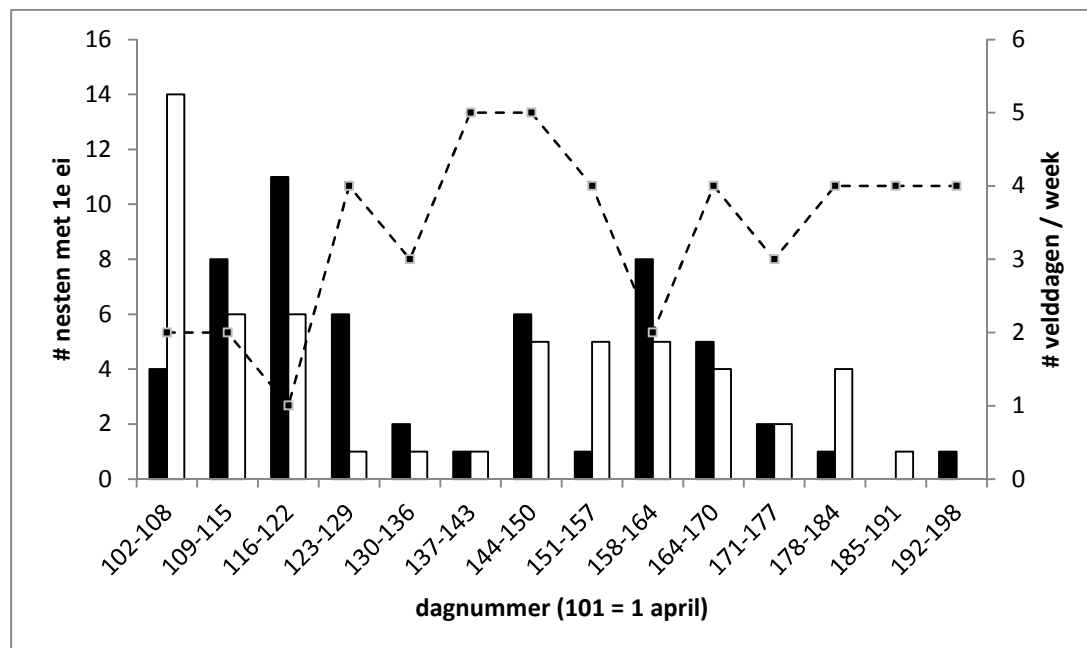
3.1 Broedbiologie en voedselkeuze

3.1.1 Fenologie

Graspiepers (60 nesten) en Roodborsttapuiten (59 nesten) broeden het hele voorjaar en zomer (fig. 1), zij het dat Roodborsttapuiten wat eerder massaal gaan broeden dan Graspiepers. Tot en met eind juli werd nog nestbouw waargenomen van Graspiepers en zaten

Roodborsttapuiten nog te broeden (laatste veldbezoek was 27 juli 2015). De dip in de periode dag 130-143 is reëel, gezien het aantal veldbezoeken in die periode.

Enkele nesten zijn na uitvliegen of mislukken verzameld. Nesten van Graspiepers zijn betrekkelijk luchtig, bestaan voornamelijk uit grashalmen met (vrijwel) geen haren of veren. Roodborsttapuiten maken vaak veel grotere, diepere nesten met veel mos en haren. Deze nesten wegen ook veel meer dan nesten van Graspieper: 25.0 ± 9.1 (7 nesten) respectievelijk 10.8 ± 3.6 (5 nesten) gram. (overigens is de vraag waarom nesten van Roodborsttapuit beter geïsoleerd zijn is vooralsnog een kip-of-ei vraag: door betere isolatie kunnen ze eerder gaan broeden of betere isolatie is nodig omdat ze eerder beginnen met broeden.)



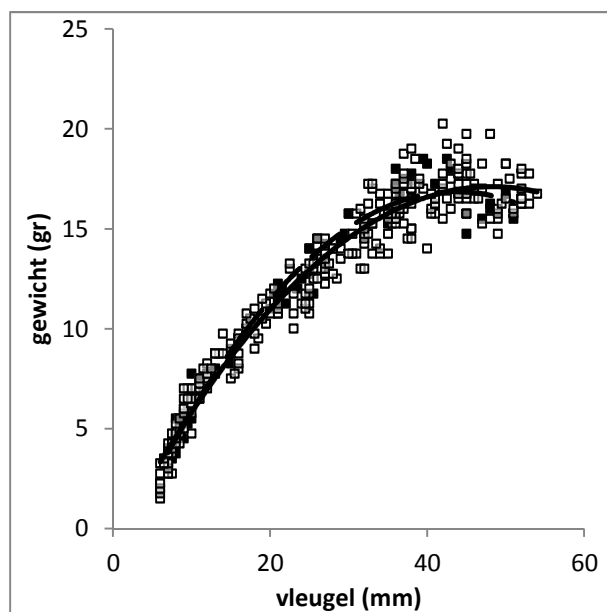
Figuur 1. Aantal nesten met eerste ei (legbegin) uitgezet tegen dagnummer, NHD en AWD gesommeerd. De gestreepte lijn geeft het aantal velddagen weer (rechter verticale as). Graspieper 60 nesten, Roodborsttapuit 59 nesten. Zwart: Graspieper, wit: Roodborsttapuit. Er zijn geen nesten met een geschat legbegin eerder dan dag 102. Roodborsttapuiten hebben begin april een sterke piek, terwijl Graspiepers wat later op stoom komen.

3.1.2 Gewicht en conditie

Om een eerste indicatie te krijgen van eventuele gebieds- en soortverschillen in conditie (als gevolg van een verschil in prooidichtheid en/of prooikwaliteit) tussen Graspiepers en Roodborsttapuiten zijn zoveel mogelijk nestjongen opgezocht om regelmatig hun gewicht, tarsuslengte en vleugellengte te bepalen. Graspieper: 358 keer een juveniel gemeten (1074 metingen) en Roodborsttapuit: 654 keer een juveniel gemeten (1962 metingen).

Gebiedsv verschillen

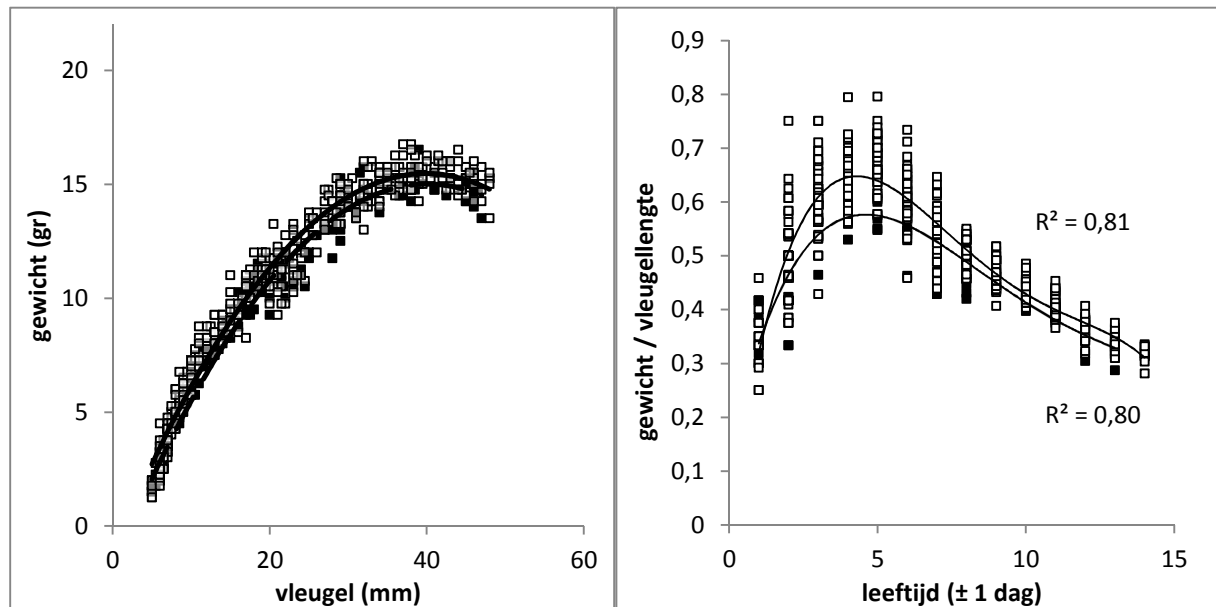
Voor Graspiepers verschilt het gewicht als functie van vleugellengte (fig. 2) niet tussen beide onderzoeksgebieden, en dat geldt in nog sterkere mate ook voor tarsus als functie van vleugellengte. Hoewel de steekproefgrootte uit de AWD relatief gering is vergeleken met het NHD, duidt dit er op dat verschillen in dichtheid logischerwijs niet voor rekening van lagere jaarlijkse overleving na uitvliegen komen, omdat die vaak sterk gekoppeld is aan uitvlieggewicht.



Figuur 2. Gewicht als functie van vleugellengte voor jonge Graspiepers. NHD (wit, doorlopende trendlijn) en AWD (zwart, gebroken trendlijn). Er lijken geen grote verschillen te zijn tussen beide gebieden wat betreft de relatie tussen gewicht en vleugellengte.

Roodborsttapuiten (maar niet Graspiepers, fig. 2) uit de AWD lijken ongeveer 0.5 gram (ongeveer 3 - 7% lichaamsgewicht, afhankelijk van de leeftijd) lichter te zijn dan die uit het NHD (figuur 3), hoewel de steekproef van de AWD beduidend kleiner is dan van het NHD. Het is interessant om hier in iets meer detail naar te kijken: Het gewicht lijkt wat lager in de AWD. Misschien is er minder voedsel beschikbaar in de AWD; het gebied oogt veel schraler dan het NHD (zandiger, minder hoog vergraste situaties). Als er minder voedsel beschikbaar is, zou je verwachten dat het gewicht als fractie van de vleugellengte (de vleugel groeit immers door) kleiner is voor een bepaalde leeftijd dan wanneer er meer voedsel beschikbaar is, of althans: wordt gevoerd aan de jongen omdat de aanwezigheid van predatoren ook een remmend effect op de jongengroei kunnen hebben (Scheuerlein & Gwinner 2006).

Zoals blijkt uit figuur 4 lijkt hier sprake van te zijn: met name tot dag 7 hebben AWD jongen een lagere gewicht / vleugelfractie dan jongen uit het NHD. Op later leeftijd wordt dit verschil kleiner maar lijkt niet te verdwijnen. Dus AWD-jongen krijgen waarschijnlijk minder voedsel dan NHD-jongen. Of er een relatie is met verschillen in insectenabundantie tussen beide gebieden is voer voor de toekomst.



Figuur 3 (links). Jonge Roodborsttapuiten uit het NHD (wit, bovenste trendlijn) lijken wat zwaarder (~0.5 gr) te zijn dan jongen uit de AWD (zwart, onderste trendlijn).

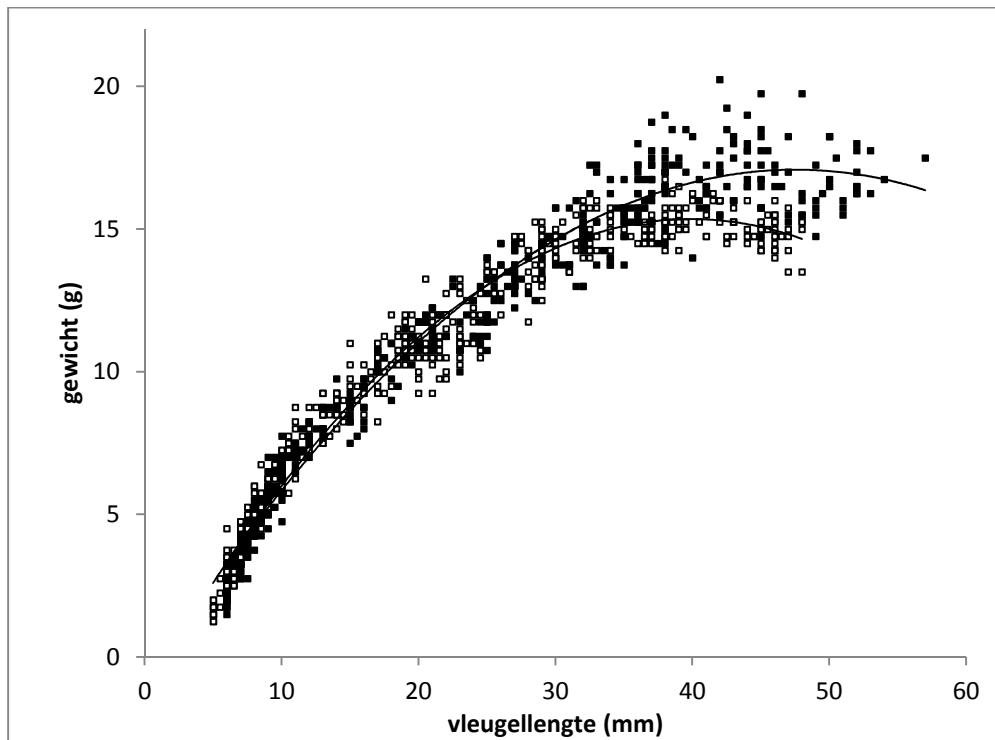
Figuur 4 (rechts). Jonge Roodborsttapuiten uit het NHD (wit, bovenste trendlijn) hebben een hogere gewicht / vleugellengte-ratio dan AWD-jongen (zwart, onderste trendlijn). Dit kan wijzen op lagere aanvoer van voedsel voor de jongen in de AWD.

Soortverschillen

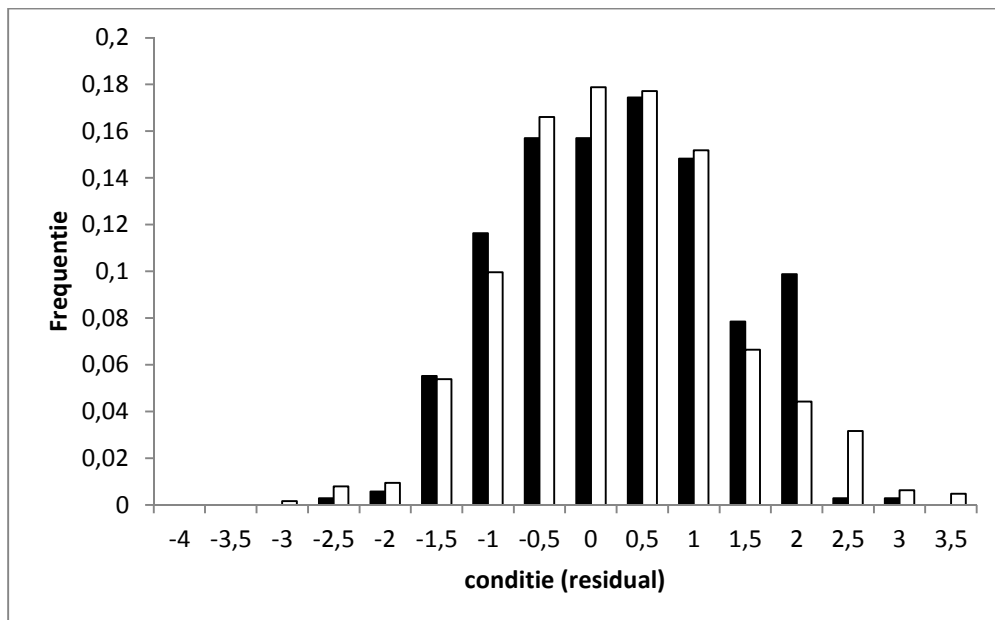
Uit figuur 5, waarin gewicht als functie van vleugellengte is gegeven, blijkt dat de spreiding in gewicht bij jonge Graspiepers toeneemt vanaf ongeveer 35 mm (dag 9), en groter is dan bij Roodborsttapuiten. Spreiding in gewicht bij jonge Roodborsttapuit is vrijwel constant tot maximale vleugellengte.

Deze grotere spreiding bij de Graspieper kan een aantal oorzaken hebben. Een goede eerste stap is te kijken naar de individuele afwijking ten opzichte van het voorspelde gewicht. Het voorspelde gewicht wordt berekend door een zo goed mogelijk passende regressielijn door de puntenwolk te trekken, met op de y-as het gewicht en de x-as de leeftijd. Vervolgens bereken je de afwijking van elk individu ten opzichte van zijn verwachte gewicht (voor die leeftijd of vleugellengte). Dat verschil is de ‘residual’. Omdat je geïnteresseerd bent in de mate waarin elk individu afwijkt van het gebruikelijke, deel je de residual door de Standaard-Afwijking van die leeftijd (dit is in feite een maat voor lichaamsconditie van het jong). Met grotere residuals neemt ook de SA toe; een grotere residual zegt dus niet per se wat over de afwijking, behalve dat oudere jongen kennelijk sterker in gewicht variëren dan jonge jongen.

Vervolgens hebben we eerst een frequentiediagram gemaakt om te onderzoeken of een van de soorten een hogere waarnemingsfrequentie heeft voor, bijvoorbeeld, een lagere conditie (figuur 6).



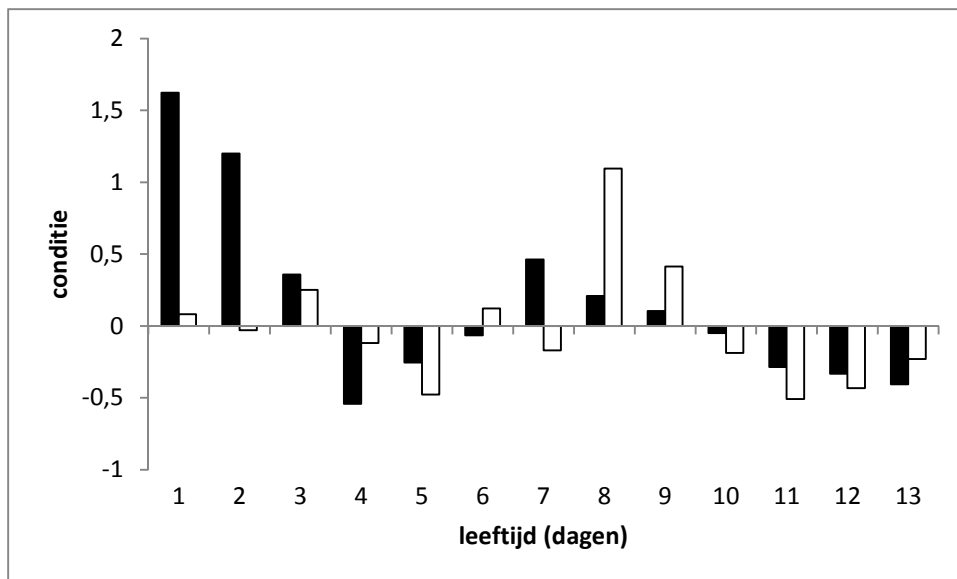
Figuur 5. Gewichten van jonge Graspiepers (zwart) en Roodborsttapuiten (wit), als functie van vleugellengte. Tot vleugellengte 30 mm is de spreiding in gewicht gelijkmatig voor beide soorten. Vanaf 35 mm is de spreiding in gewicht voor Graspiepers veel groter dan voor Roodborsttapuiten met een corresponderende vleugellengte.



Figuur 6. Frequentiediagram voor de conditie van jonge Graspiepers (zwart) en Roodborsttapuiten (wit). Er lijken geen scheve frequenties te zijn: voor beide soorten is de conditie vrijwel normaal verdeeld rond een gemiddelde conditie van nul.

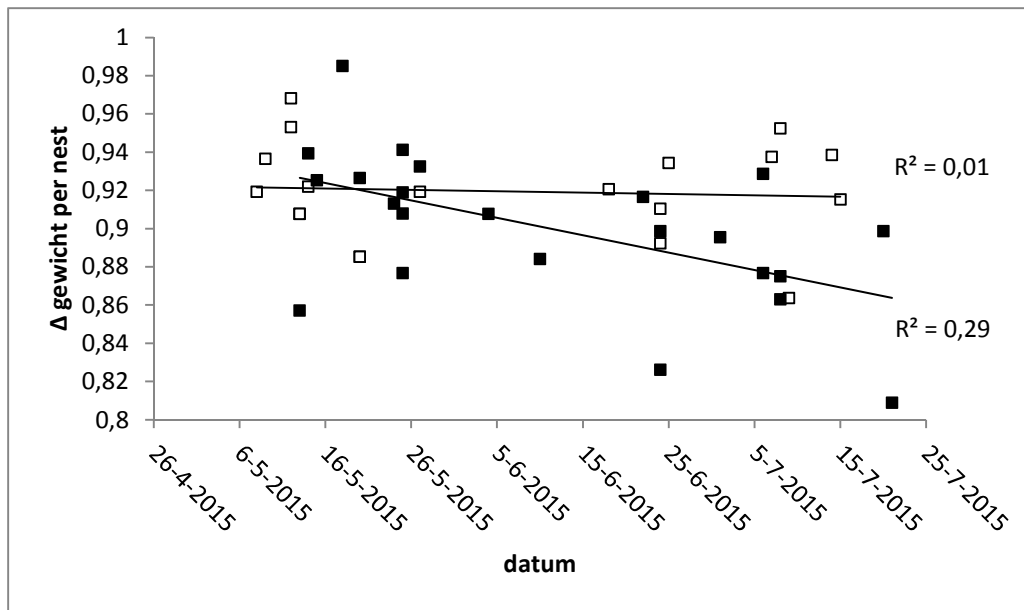
Er is geen opvallende scheve frequentie in conditie voor (een van) beide soorten; de conditieverdeling is vrijwel normaal verdeeld rond conditie nul (figuur 6).

In figuur 6 hebben we jongen van alle leeftijden op een hoop gegooid, terwijl we in figuur 5 zien dat alleen oudere Graspiepers sterker verschillen in gewicht. In figuur 7 staat de conditie tegen de leeftijd van de jongen uitgezet. De conditie van oudere Graspiepers is lager dan voor jonge Graspiepers -maar dat geldt ook voor Roodborsttapuiten. Hoewel de 'fit' van de regressielijn een rol kan spelen bij inschatten van de conditie, is het patroon van de conditie-index dusdanig variabel dat dit niet aan de orden lijkt (fig. 7). Bovendien zou de fit dan voor beide soorten niet optimaal moeten zijn gezien het vergelijkbare patroon in conditie-index per leeftijd.



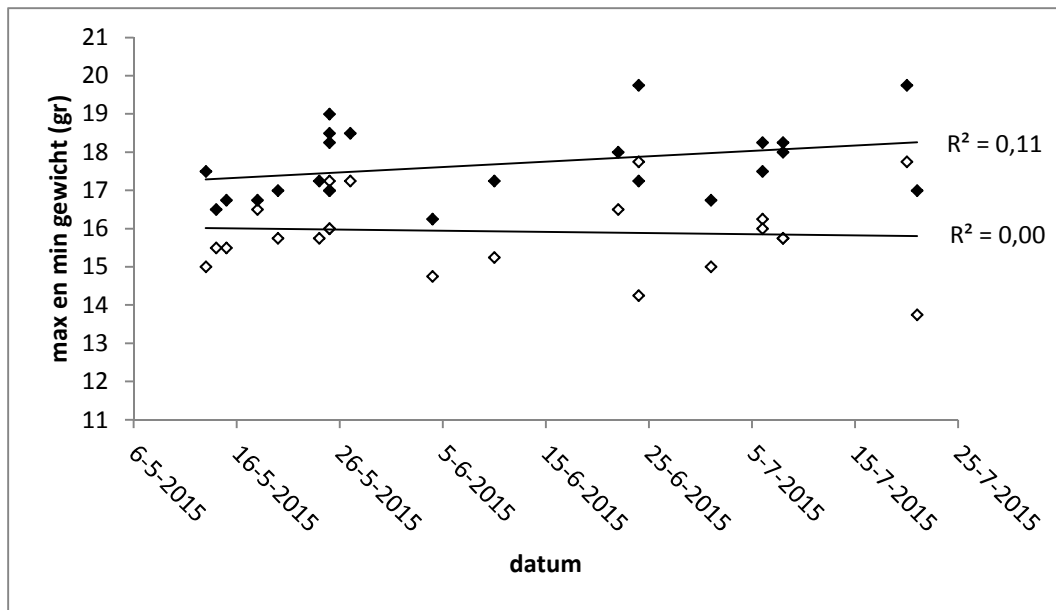
Figuur 7. Gemiddelde conditie van jonge Graspiepers (zwart) en Roodborsttapuiten (wit). Hoewel uit figuur 1 blijkt dat oudere Graspiepers sterker in gewicht variëren dan Roodborsttapuiten, blijkt hier dat de conditie voor beide soorten gemiddeld laag is, op hogere leeftijd.

Tenslotte hebben we naar een mogelijk datumeffect gekeken. Misschien is er een variërende hoeveelheid voedsel gedurende het broedseizoen waardoor gewichten variëren van Graspiepers. Of misschien gaat het vrouwtje broeden voordat het laatste ei gelegd is bij late legsels, bij vroege legsels nadat het laatste ei gelegd is (zoals bij Tapuiten). Hierdoor zal het verschil in gewicht tussen het zwaarte en het lichtste jong in een nest toenemen (Δ_{gewicht} per nest). Omdat we nog steeds met name geïnteresseerd zijn in oudere jongen, omdat daar de variatie in gewicht groot is, hebben we voor nesten van minimaal tien dagen oud de Δ_{gewicht} bepaald, en uitgezet tegen de datum (figuur 8).

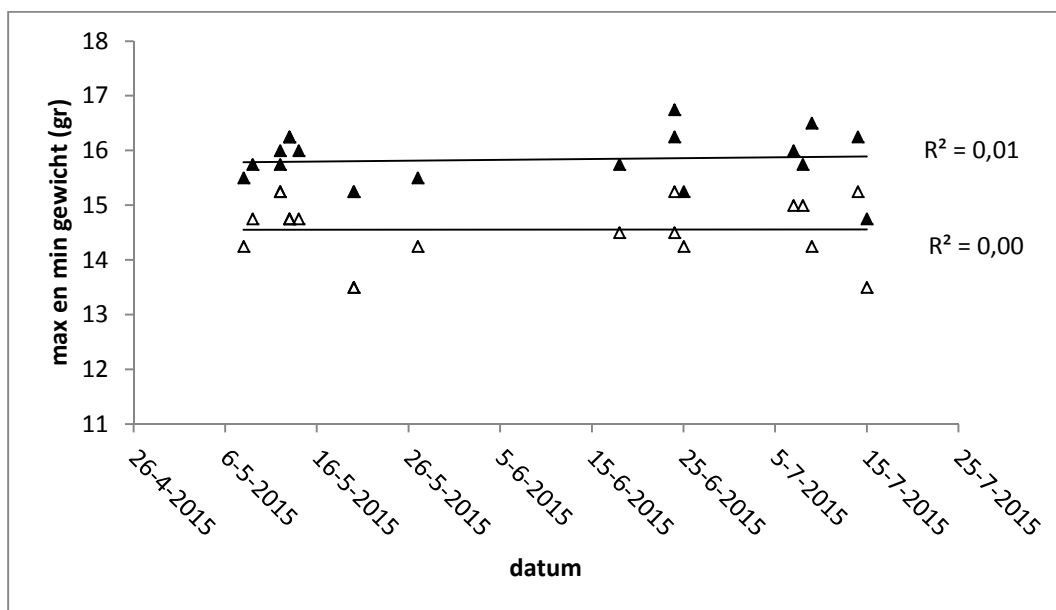


Figuur 8. Het maximale verschil tussen twee jongen als fractie van het zwaarste jong in het nest, per nest van minimaal tien dagen. Graspieper (zwart, $n = 23$ nesten) en Roodborsttapuiten (wit, $n = 19$ nesten) verschillen tot half juni niet in Δ_{gewicht} per nest, maar vanaf half juni neemt het gewichtsverschil toe binnen nesten van Graspiepers. Bij Roodborsttapuiten verandert het gewichtsverschil binnen nesten niet gedurende het broedseizoen.

Zo komen we ergens! Het gewichtsverschil bij Graspiepers neemt toe in de loop van het broedseizoen, terwijl het bij Roodborsttapuiten constant blijft (figuur 8). De Graspieperpunten liggen na half juni veelal onder die van Roodborsttapuiten. Om dit oplopend gewichtsverschil nader te onderzoeken hebben we onderzocht of de maximale en minimale gewichten per nest voor beide soorten veranderen in de loop van het seizoen. Hoewel voedselcondities voor zangvogels in bossen over het algemeen verslechteren in de loop van het seizoen, is het goed voorstelbaar dat de voedselsituatie in duingraslanden juist beter wordt omdat de vegetatiegroei in duingraslanden pas laat op gang komt, in de tweede helft van mei, begin juni. Hierdoor is er pas laat in het voorjaar veel voedsel voor herbivore insecten. We verwachten voor Graspiepers dat maximale gewichten constant blijven (grote jongen kunnen het nog bolwerken) en dat minimale gewichten zouden toenemen door afnemende concurrentie voor het toegenomen voedsel binnen het nest. Voor Roodborsttapuiten verwachten we geen effect omdat het gewichtsverschil constant blijft (wat natuurlijk een interessant ecologisch verschil is met de Graspiepers). Echter, tegen de verwachting in lijkt het erop dat het maximale gewicht van Graspiepers van dag 10-14 licht toeneemt in de loop van het seizoen, maar dat het minimumgewicht niet verandert (figuur 9). Bij Roodborsttapuiten zijn beide gewichten zeer constant gedurende het broedseizoen (figuur 10).



Figuur 9. Graspieper ($n = 23$ nesten). Maximale gewichten van jongen tussen 10 en 14 dagen oud (zwart) lijken licht toe te nemen gedurende het broedseizoen, terwijl de minimum gewichten (wit) niet veranderen.



Figuur 10. Roodborsttapuit ($n = 19$ nesten). Maximale gewichten van jongen tussen 10 en 14 dagen oud (zwart) en minimum gewichten (wit) zijn zeer constant gedurende het broedseizoen.

3.1.3 Voerstrategiën

De grotere spreiding in gewicht van Graspiepers ten opzichte van Roodborsttapuiten (figuur 5) is, los van de exacte oorzaken, des te opmerkelijker omdat de legfels van Graspiepers gemiddeld 3.9 ± 0.8 eieren bevatten en van roodborsttapuiten 5.4 ± 0.7 eieren (tabel 5). Dus hoewel legfels van Graspiepers 1.5 ei kleiner zijn, en het ouders theoretisch minder moeite moet kosten de jongen goed op te laten groeien, variëren de jongen toch meer in gewicht dan jonge Roodborsttapuiten.

Tabel 5. Gemiddelde legselgrootte \pm SD voor beide soorten in beide gebieden voor alle nesten gedurende het hele seizoen. Aantal nesten: NHD Graspieper 41, AWD Graspieper 14, NHD Roodborsttapuit 39, AWD Roodborsttapuit 19. Tapuit: alleen NHD, gemiddelde over 2007-2015, 157 nesten.

	Graspieper	Roodborsttapuit	Tapuit
NHD	3.8 ± 0.7	5.4 ± 0.7	5.2 ± 1.0
AWD	4.1 ± 0.9	5.5 ± 0.8	-
totaal	3.9 ± 0.8	5.4 ± 0.7	5.2 ± 1.0

Uit figuur 11 blijkt dat de drie soorten een verschillend gewicht bereiken op dag 12 (zie ook tabel 6). Een belangrijke vraag is hoe ze dat voor elkaar krijgen en hoe ze daarvoor deels andere strategieën moeten volgen binnen hetzelfde systeem. Misschien voeren de ouders vaker? Zijn ze afhankelijk van grotere prooien of voeren ze meer prooien? Of een combinatie? Niet alleen de aanwezigheid van veel geschikte prooien bepaalt de groei van nestjongen, maar ook hoe vaak ouders kunnen voeren. Vogels die in open nesten broeden, zoals Graspiepers en Roodborsttapuiten, zijn meer beperkt in het aantal voedingen dan Tapuiten door een groter predatierisico: hoe vaker ze gaan voeren, hoe groter de kans dat een predator het nest gaat opmerken. Dit geldt in veel mindere mate voor holtebroeders, zoals de Tapuit –tenzij potentieel gevaarlijke predatoren als de Vos ook dagactief zijn. Door deze factoren kunnen foerageerstrategieën verschillen voor insectivore zangvogels binnen hetzelfde ecosysteem.

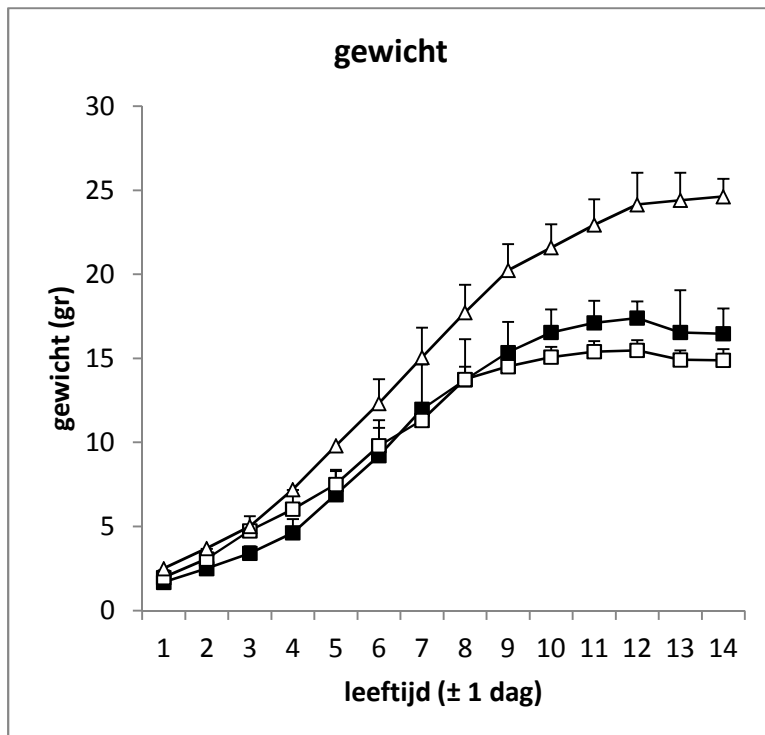
Tabel 6. De drie soorten zangvogels verschillen in hoeveel gram die ze moeten aankomen in 12 dagen.

gewicht \ soort	Graspieper	Roodborsttapuit	Tapuit
dag 1 (gr)	1.7 ± 0.4	2.0 ± 0.4	~ 2.4
dag 12 (gr)	17.4 ± 0.9	15.5 ± 0.6	24.1 ± 1.9
Gewichtstoename (gr)	15.7	13.5	21.7

Door het filmen van nesten hebben we kunnen bepalen hoeveel prooien per voeding worden aangebracht, hoe vaak ouders de jongen voeren en dus uiteindelijk hoeveel prooien een nestjong per uur krijgt aangevoerd (tabel 7).

Tabel 7. De verschillende foerageer- en voerstrategieën voor de drie soorten. Graspiepers brengen meer prooien per voeding naar het nest dan de andere twee soorten. Tapuiten voeren hun jongen vaker dan de andere twee soorten, en uiteindelijk krijgen juveniele Roodborsttapuiten het kleinste aantal prooien per uur. Tapuit: # prooi/voeding van videobeeld bepaald, maar voerfrequentie Tapuit onderzocht door nestobservatie gedurende 185 uur bij 23 nesten (2008-2010).

	# voedingen	# prooien	# prooi / voeding	voeding / juv / uur	prooi / juv / uur
Graspieper	209	510	2.5 ± 1.2	3.4 ± 1.2	8.5
Roodborsttapuit	411	466	1.2 ± 0.4	3.4 ± 0.9	4.1
Tapuit	-	-	1.7 ± 0.9	5.1 ± 1.5	8.7



Figuur 11. Graspiepers (zwart vierkant), Roodborsttapuiten (wit vierkant) en Tapuiten (witte driehoek), gewicht als functie van leeftijd. De grotere standaarddeviaties bij Graspiepers, in vergelijking met Roodborsttapuiten, duiden erop, net als in figuur 1, dat oudere Graspiepers sterker verschillen in gewicht dan Roodborsttapuiten van corresponderende leeftijd. Graspieper: 358 keer een juveniel gemeten (1074 metingen) en Roodborsttapuit: 654 keer een juveniel gemeten (1962 metingen). Tapuit ter vergelijking gegeven: verzamelde gegevens 2008-2015. Let op: gewichten tapuit van dag 1-5 komen uit het Handbuch der Vögel Mitteleuropas, deel 11/1.

Zoals verwacht voeren de open-nest soorten (Graspieper en Roodborsttapuit) hun jongen minder vaak dan Tapuiten (~3 respectievelijk 5 keer per jong uur), mogelijk om de kans op predatie te minimaliseren. Ook onderling verschillen de twee open-nest soorten: een Graspieper brengt meer prooien aan per voering dan Roodborsttapuiten (2.5 respectievelijk 1.2 prooi per voering), met als resultaat dat een jonge Graspieper 8.5 prooien per uur krijgt en een jonge Roodborsttapuit 4.1 prooien. Dit is blijkbaar geen probleem voor Roodborsttapuiten, zoals blijkt uit de geringe variatie in gewicht (figuur 5). Bovendien weegt een Roodborsttapuit 1.9 gr minder op dag 12 dan een Graspiepers, en moet dus minder eten binnen krijgen om dat gewicht te bereiken dan een Graspieper. Gezien de grote spreiding van het gewicht bij oudere jongen is het de vraag of Graspiepers daar altijd in slagen. Bovendien zijn Graspieperprooien vaak kleiner dan die van Roodborsttapuiten (vaker ‘snavel vol grut’), waardoor het niet onwaarschijnlijk is dat deze twee soorten evenveel gewicht per uur aanvoeren, per jong. Omdat kleine prooien vaak lastig te tellen zijn, is het aantal prooien per voering een minimum voor Graspiepers (in 2009 brachten Graspiepers 3.8 prooien per voering aan bij drie nesten, Van der Beek & Van Oosten, ongepubliceerde data). Bij een geringer prooiaanbod zal de competitie van de jongen onderling in een nest toenemen. Hierdoor zullen grotere jongen meer voedsel kunnen opeisen dan de kleinere, waardoor de verschillen in gewicht (en dus competitiekracht) verder toenemen. Hierdoor ontstaat meer variatie in gewicht tussen de jongen binnen een nest, zoals we wellicht zien bij Graspiepers.

3.1.4 Dieet

Uit het kleinschalige dieetonderzoek van 2015 komen een aantal interessante zaken naar voren (tabel 8 en 9). Het lijkt er op dat Graspiepers meer imago's voeren en minder larven dan Roodborsttapuiten (want: minder rupsen, geen larvale kniptorren en veruit grootste deel onbekende prooien zijn 'kleine gevleugelden'). Ook in meer detail zijn er verschillen tussen de soorten en beide studiegebieden, voor nesten gefilmd in mei – begin juni (vroeg nesten):

- **Aranea** Spinnen worden veel gevoerd aan Graspiepers en Roodborsttapuiten in de AWD, maar vrijwel niet in het NHD. In 2009 werden spinnen wel regelmatig aan jonge Graspiepers gevoerd in het NHD.
- **Coleoptera** Kevers worden niet of nauwelijks gevoerd aan jonge Graspiepers (net als in 2009), hoewel Rozenkevers *Phyllopertha horticola* in beide gebieden erg algemeen zijn. Deze groep vormt een belangrijke prooigroep voor Roodborsttapuiten en, vooral, voor Tapuiten. Nader filmwerk moet uitwijzen of 2015 een uitzondering was, of dat het belang van kevers inderdaad sterk verschilt tussen Graspiepers enerzijds en (Roodborst)tapuiten anderzijds. Larven van Kniptorren worden wel gevoerd door adulte Roodborsttapuiten en Tapuiten, maar niet door Graspiepers. Omdat deze larven ondergronds leven is dit een indicatie dat Graspiepers hun prooien oppikken en de andere twee soorten ook hun prooien uitspitten.
- **Lepidoptera** Graspiepers voeren minder rupsen dan Roodborsttapuiten (maar 2009: 16-36% rupsen in NHD). Daarnaast is het opvallend dat vooral het aandeel rupsen van uiltjes (Noctuidae) zoveel lager is bij Graspiepers dan bij (Roodborst)tapuiten. Dit zijn grote rupsen; de meeste rupsen die Graspiepers voeren zijn kleiner dan Noctuidae (of in een jonger stadium?), en dragen dus in gewicht veel minder bij dan (grote) Noctuidae.
- **Diptera** Overall belangrijke prooigroep maar niet voor Roodborsttapuiten in de AWD. In meer detail: langpootmuggen worden betrekkelijk veel gevoerd aan jonge Graspiepers in het NHD maar niet in AWD. In 2009 ook belangrijke prooi in NHD (34-51%). In literatuur vormen Diptera belangrijke prooien voor Graspiepers.
- Veel ongedetermineerde want erg kleine prooien bij Graspiepers (snavel vol grut), wellicht veel kleine vliegjes. Waarschijnlijk zijn deze onderteld en is het aantal prooien per voering nog wat hoger voor Graspiepers.

Het dieet van de Roodborsttapuit lijkt sterk op dat van de Tapuit, hoewel de steekproefgrootte natuurlijk sterk verschilt voor deze twee soorten. Het dieet van Graspiepers wijkt af van Roodborsttapuit en Tapuit: geen kevers, minder rupsen en met name minder Uiltjes.

Bij de twee late legsels (tabel 9) blijken Roodborsttapuiten, net als Tapuiten (en Grauwe Klauwieren), Kleine Junikevers aan hun jongen te voeren, nog een indicatie dat het aan de nestjongen gevoerde dieet van Roodborsttapuiten en Tapuiten veel overeenkomsten vertoont. Merk op dat het dieet sterk beïnvloed lijkt te worden door de weersomstandigheden: blijkbaar was de vliegactiviteit van *Anomala dubia* dermate laag dat ze niet gevangen werden, bij het nest 'koud en regen', en daarvoor in de plaats (?) veel rupsen van Uiltjes aanvoerden. De overige nesten zijn alle bij gunstig weer gefilmd.

Nadere analyse van het dieet in relatie tot gifstoffen, aminozuren en andere parameters van prooikwaliteit wordt pas zinvol bij grotere datasets.

Tabel 8. Dieetgegevens van *vroege nesten* (mei, begin juni) uit 2015 voor Graspiepers en Roodborsttapuiten per onderzoeksgebied, en dieetgegevens van Tapuiten uit het NHD 2008-2010. De gegeven datums zijn de datums waartussen het dieet is bepaald.

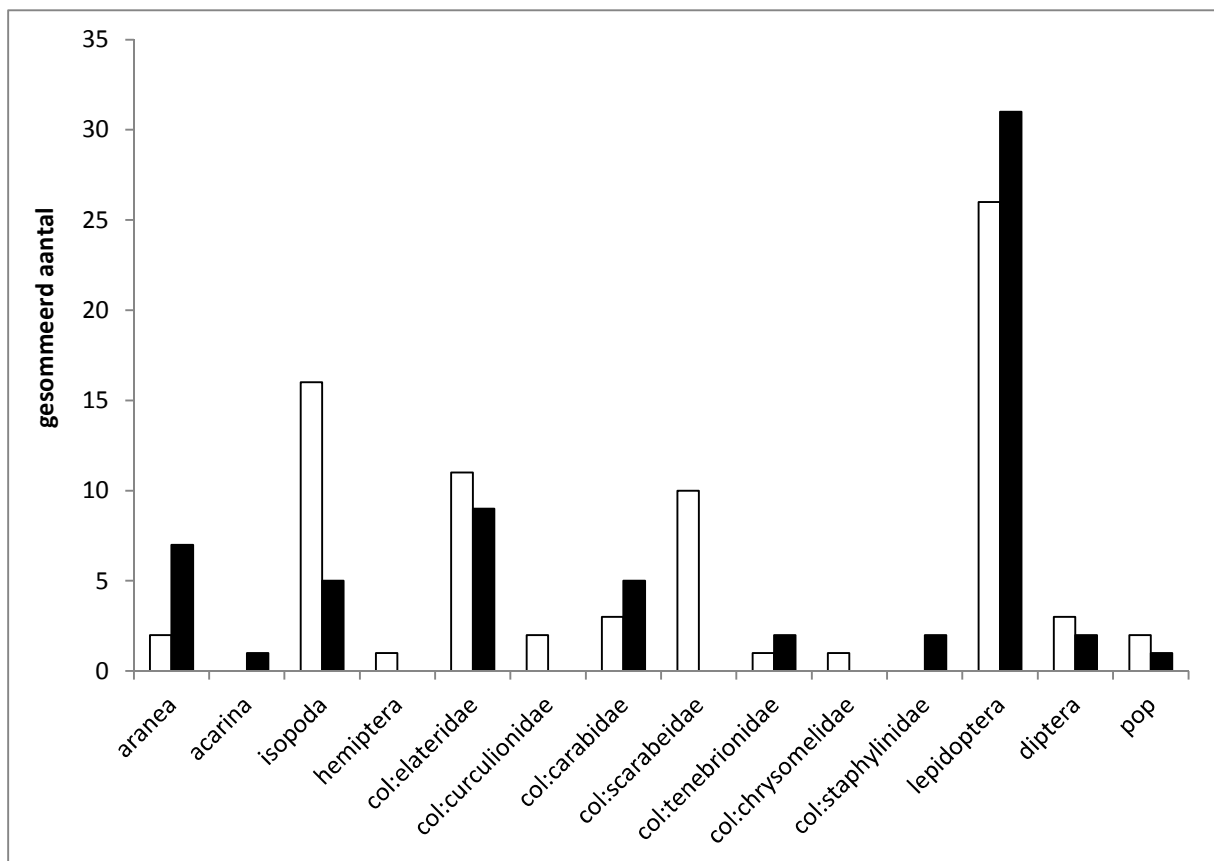
			Roodborsttapuit		Graspieper		Tapuit	
			NHD (1 nest) (162 prooien)	AWD (3 nesten) (85 prooien)	NHD (5 nesten) (248 prooien)	AWD (1 nest) (262 prooien)	NHD (2008-2010) (10291 prooien)	
			22/5	8-26/5	13-24/5	27/5	18/5-10/6	
Orde	familie	soort						
Aranea			0.01	0.16	0.02	0.15	0.05	carnivoor
Haplotaxida			0	0	0	0	0	detritivoor
Isopoda			0.01	0.01	0	0.01	0.01	detritivoor
Odonata			0	0.01	0	0	0.01	carnivoor
Orthoptera			0.06	0.01	0.03	0.31	0.02	herbivoor
Hemiptera			0	0	0	0.02	0.01	herbivoor
Coleoptera			0.18	0.20	0	0	0.40	
	Elateridae		0.07	0.04	0	0	0.14	herbivoor, carnivoor
	Scarabeidae	<i>Phyllopertha horticola</i>	0.08	0.13	0	0	0.17	herbivoor
	Carabidae/Staphylinidae		0.02	0.01	0	0	0.09	carnivoor
Lepidoptera			0.40	0.44	0.19	0.13	0.33	herbivoor
	Hesperidae		0	0	0	0	0.01	
	Lasiocampidae		0	0	0	0	0.02	
	Noctuidae		0.29	0.35	0.11	0.03	0.21	
	Nymphalidae		0	0	0	0.02	0.06	
	Pyrilidae		0.04	0.02	0	0	0.05	
Diptera			0.15	0.01	0.26	0.10	0.07	
	Asilidae		0.13	0.01	0.05	0.05	0.06	carnivoor
	Tipulidae		0.01	0	0.13	0.02	0.01	herbivoor
Hymenoptera			0	0	0.01	0	0.0	
Gastropoda			0.01	0.02	0	0.02	0.02	herbivoor
Larf			0.09	0.04	0.06	0.02	0.06	
Onbekend			0.09	0.11	0.42	0.24	0.01	

Tabel 9. Dieetgegevens van *late nesten* (eind juni, juli) uit 2015 voor Roodborsttapuiten per onderzoeksgebied, en dieetgegevens van Tapuiten uit het NHD 2008-2010. Late Graspiepernesten zijn niet gefilmd. De gegeven datums zijn de datums waartussen het dieet is bepaald.

			Roodborsttapuit			Tapuit	
			NHD (1 nest) (78 prooien)	AWD (mooi weer) (41 prooien)	AWD (koud en regen) (103 prooien)	NHD (2008-2010) (4144 prooien)	
			24/6	7/7	23/6	19/6-08/7	
Orde	familie	soort					
Aranea			0.03	0.13	0.04	0.02	carnivoor
Haplotaxida			0	0	0	0	detritivoor
Isopoda			0	0	0	0.01	detritivoor
Odonata			0	0	0	0	carnivoor
Orthoptera			0.03	0.18	0.09	0.12	herbivoor
Hemiptera			0	0	0	0	herbivoor
Coleoptera			0.31	0.39	0.17	0.23	
	Elateridae		0.03	0	0.07	0.03	herbivoor, carnivoor
	Scarabeidae	<i>Phyllopertha horticola</i>	0.01	0	0	0.01	herbivoor
		<i>Anomala dubia</i>	0.26	0.37	0	0.12	
	Carabidae/Staphylinidae		0	0.03	0.08	0	carnivoor
Lepidoptera			0.37	0.11	0.54	0.38	herbivoor
	Hesperidae		0	0	0	0	
	Lasiocampidae		0	0	0	0	
	Noctuidae		0.15	0.11	0.45	0.14	
	Nymphalidae		0	0	0	0.02	
	Pyralidae		0.05	0	0.02	0.05	
	'kleine witte rupsjes'		0.03	0.03	0	0.05	
Diptera			0	0	0.03	0.04	
	Asilidae		0	0	0.03	0.03	carnivoor
	Tipulidae		0	0	0	0	herbivoor
Hymenoptera			0	0	0	0.06	
Gastropoda			0.03	0	0	0.01	herbivoor
Larf			0.06	0.03	0.02	0.02	
Onbekend			0.18	0.21	0.11	0.10	

3.1.5 Insectenbemonsteringen: voedselaanbod

Insecten van duingraslanden werden op verschillende manieren bemonsterd: (1) piramidevallen, (2) plaggen, (3) sticky traps (geelgekleurde lijmkaartjes gebruikt in kassen om plaaginsecten te bemonsteren). Tot onze frustratie woeien de piramidevallen geregeld om, ondanks goede verankering. Hierdoor zijn verkregen aantallen insecten niet bruikbaar en werd begin juni afgezien van verder gebruik. Plaggen zijn in drie rondes gestoken (mei, juni, juli) en per ronde werden drie plaggen van 26 cm diameter gestoken. Aan het eind van het seizoen (eind juli) werden 8 sticky traps per gebied 72 uur opgehangen als test: grote aantallen insecten worden aangetrokken door de gele kaartjes en daardoor zijn deze kaartjes een efficiënte manier om van de aantallen vliegende insecten een (semi-)kwantitatieve indruk te krijgen van de vliegen entomofauna. Helaas heeft een van ons (HvO) deze plakkerige kaarten na gebruik in aluminiumfolie verpakt in de, achteraf gezien onjuiste, veronderstelling dat dat er makkelijk af zou gaan. Volgend jaar gaan ze in doorzichtige insteekmappen, want het is wel een geweldige methode.



Figuur 12. Het gesommeerde aantal arthropoden van 9 plaggen per gebied: wit = NHD, zwart = AWD. Rupsen zijn de meest bemonsterde bodemdieren in beide gebieden.

In de plaggen werden dieren van verschillende ordes aangetroffen (figuur 12; 78 individuen uit het NHD en 65 uit de AWD). Rupsen vormen de meest aangetroffen groep. In de laatste plaggenronde (eind juli) werden in alle drie de NHD plaggen larven van Rozenkevers aangetroffen, maar niet in de AWD. Dit is opvallend omdat deze kevers ook in de AWD massaal voorkomen. Blijkbaar is het voorkomen toch meer lokaal dan gedacht, zeker van de larven.

3.2 Nestsucces en predatie

Naast voedselbeschikbaarheid is predatie de andere grote component die populatiedynamica beïnvloedt. We hebben hierom onderzocht wat de rol van predatie is op het nestsucces van beide zangvogels. Zo kunnen we een eerste inschatting maken in hoeverre populaties op eigen benen kunnen staan of sterk afhankelijk zijn van immigratie.

Er blijken grote verschillen in (Mayfield) nestsucces tussen beide gebieden. In de AWD is de kans dat een nest succesvol is vanaf het moment van broeden tot uitvliegen bijzonder klein voor zowel Graspieper als voor Roodborsttapuit. In het NHD zijn de kansen veel groter (tabel 10). In feite vlogen er in 2015 nauwelijks jonge Graspiepers en Roodborsttapuiten uit in de AWD.

Het is dus zeer de vraag in hoeverre de populaties van Graspieper en Roodborsttapuiten in de AWD op eigen benen staan. Als het nestsucces elk jaar zo laag is, is er weinig hoop voor de Tapuit in de AWD, omdat deze soort zijn nest vaker bezoekt dan Graspiepers en Roodborsttapuiten, en dus snel de aandacht trekt van Vossen.

Het valt niet uit te sluiten dat herhaaldelijk nestbezoek door de onderzoeker de predatiekansen positief heeft beïnvloed; in dat geval zou toch verwacht worden dat die beïnvloeding niet sterk verschilt tussen de gebieden en dus niet het veel lagere nestsucces verklaart in de AWD.

Tabel 10. Mayfield nestsucces voor Graspieper, Roodborsttapuit en Tapuit. Aantal nestdagen: Graspieper NHD 268.5, Graspieper AWD 57, Roodborsttapuit NHD 357 en Roodborsttapuit AWD 111.5. Tapuit alleen NHD 2007 - 2012, minimum - maximum jaarlijks nestsucces, idem nestdagen: 364 - 443.5. Gegevens na 2012 niet opgenomen vanwege genomen nestbeschermingsmaatregelen.

Mayfield nestsucces	Graspieper	Roodborsttapuit	Tapuit
NHD	0.190	0.211	0.138 - 0.776
AWD	0.029	0.035	-

De waarnemingsfrequentie van Vossen is hoger in de AWD dan in het NHD (tabel 11), wat er op duidt dat er of meer Vossen zijn in de AWD, of dat Vossen dagactiever zijn, of beide. De hogere waarnemingsfrequentie van Vossen in de AWD wordt logischerwijs niet door een hogere dichtheid aan Konijnen verklaard; de aantallen Konijnen zijn immers niet hoger in de AWD dan in het NHD, gebaseerd op het aantal getelde keutels (zie: Methode).

Tabel 11. Gemiddeld aantal waargenomen Vossen per dagdeel (ochtend / middag) per studiegebied. In de AWD is bijna twee keer zo vaak een Vos gezien als in het NHD.

	# vos dagdeel ¹
NHD	0.57
AWD	1.05

4. Discussie

In het onderzoek *Limitaties voor insectivore vogels in het duinvoedselweb* bestuderen we het voedselweb van duingraslanden door de ogen van enkele insectivore vogels met verschillende populatietrends: Graspieper, Roodborsttapuit en Tapuit. Dit werk bouwt voort op al langer lopend werk aan Tapuiten (Van Oosten 2015). Hoewel we geïnteresseerd zijn in het totale voedselweb en hoe stressoren daar invloed op hebben, is het ondoenlijk naar alle organismen afzonderlijk te kijken. Voor het merendeel van die organismen is het vrijwel niet mogelijk uit te knobelen in hoeverre bijvoorbeeld de overleving en de vruchtbaarheid wordt beïnvloed door de omstandigheden, of zelfs een goede populatieschatting te maken. Vogels zijn goed telbaar en goed te onderzoeken. Door vogels als gids voor het ecosysteem van duingraslanden te gebruiken zijn we op zoek naar knelpunten in het voedselweb, waardoor sommige van de vogelsoorten sterk zijn afgenomen, andere stabiel zijn en weer andere toenemen.

In het vooronderzoek 2015 hebben we de eerste noodzakelijke stappen gezet op weg naar ontrafeling van deze stressoren, zowel lokale stressoren (voedsel, predatiedruk) als stressoren die op ruime geografische schaal spelen (ei-uitkomst als resultante van organische gifstoffen en aminozuuregreken). Om trends in de tijd maar ook tussen terreinen te kunnen koppelen aan voedselkwantiteit en -kwaliteit hebben we groeicurves van de nestjongen bepaald. Door verkennend dieetonderzoek hebben we een eerste stap gezet naar de plaats die de vogels innemen in dit voedselweb, hoe ze er gebruik van maken en op welke manier hun populatie kan worden beïnvloed door verschuivingen binnen het voedselweb waar ze deel van uitmaken.

De resultaten worden hieronder besproken en gespiegeld aan al bestaande kennis. In deze discussie zal zowel worden ingegaan op detailniveau van de gebruikte modelsoorten als op een grotere gebieds- en landschapsniveau.

4.1 Detailniveau: vergelijkende broedecologie

4.1.1 Graspieper en Roodborsttapuit

Jonge Graspiepers variëren sterker in gewicht dan Roodborsttapuiten in de loop van het broedseizoen. Dit indiceert dat de aangetroffen seizoensverschillen in gewicht een gevolg zijn van veranderende voedselkwaliteit of –abundantie. Uit de literatuur blijkt dat Graspiepers zelden bij het voorlaatste ei gaan broeden, onafhankelijk van de tijd van het jaar (Glutz en Bauer 1985). Hierdoor speelt asynchrone uitkomst geen rol in de gewichtsverschillen.

Het heeft er alle schijn van dat het voedselaanbod in duingraslanden toeneemt voor Graspiepers: tegen de verwachting in worden de zwaarste jongen zwaarder terwijl de lichtste jongen niet veranderen in gewicht. Bij een verslechtering van de voedselsituatie zouden de lichtste jongen lichter worden omdat ze de concurrentie met de zwaarste jongen verliezen; de zwaarste jongen zouden dan op gewicht blijven ten koste van de lichtste –zoals bij roofvogels en uilen. Het is de vraag waarom gewichtsverschillen bij Roodborsttapuiten zeer constant zijn

maar bij Graspiepers niet. Vermoedelijk is er voor de Roodborsttapuit voldoende voedsel gedurende het hele broedseizoen, en is een belangrijk voedsel­ecologisch verschil met de Graspieper dat Roodborsttapuiten, net als Tapuiten, wel in de bodem peuren (eigen observaties) terwijl Graspiepers dat niet doen: die pikken hun prooien op (Glutz & Bauer 1985). Door deze verschillende foerageerstrategieën verschillen de diëten ook: (Roodborst)tapuiten spitten de ondergrondse larven van kniptorren en andere soorten uit, terwijl die niet beschikbaar zijn voor Graspiepers. Roodborsttapuiten kunnen dus theoretisch van meer prooitypes gebruik maken: ondergrondse en bovengronds. Mogelijk ligt hier een verklaring voor het vroegere broedbegin van Roodborsttapuiten, vergeleken met Graspiepers.

Bij Tapuiten en veel andere zangvogels correleert vroeg-in-het-seizoen-uitvliegen positief met overleving tot het volgend jaar. Ook gewicht-bij-uitvliegen correleert positief met de overlevingskansen (zie bijvoorbeeld Krentz *et al.* 1989, Smith *et al.* 1989, Verboren & Visser 1998, Naef-Daenzer *et al.* 2001, Vitz & Rodewald 2011, Van Oosten 2015). Omdat de maximumgewichten wat toenemen maar de minimumgewichten niet veranderen, heeft het er alle schijn van dat de condities voor Graspiepers in de loop van het broedseizoen juist verbeteren dan wel ‘normaal’ worden na een slechte eerste helft broedseizoen. De voedselsituatie is dus seizoen­aal ongelijk, en slechter bij vroege dan bij late legsels waardoor juist vroege jongen een lagere overleving zouden hebben in plaats van late jongen. (Het is natuurlijk de vraag in hoeverre gegevens van andere soorten kunnen worden doorgetrokken naar specifiek de Graspieper, maar er is vooralsnog geen reden aan te nemen dat de Graspieper zich zou onttrekken aan dit vaak beschreven patroon.) Maar de voedsel­condities worden niet dermate goed dat ook lichte jongen in gewicht gaan toenemen. Optimaal is een goede voedsel­voorziening bij vroege legsels, en daar lijkt dus een knelpunt te zijn voor Graspiepers. Het heeft er, kortom, alle schijn van dat (seizoen­ale) knelpunten in de droge duingraslanden sterker en duidelijker doorwerken op Graspiepers (groter gewichts­verschil) dan op Roodborsttapuiten (gewichten zeer constant). Wat die knelpunten precies zijn, hoe die doorwerken op de vogels en of het effect elk jaar meetbaar is, is voer voor de toekomst.

4.1.2 Roodborsttapuit en Tapuit: rol prooi­abundantie?

Veranderingen in de vegetatie van duingras­landen door vermestende en verzurende effecten van stikstof hebben ongetwijfeld hun weerslag gehad op het voedsel­web. Er zullen veranderingen zijn opgetreden (positief of negatief) in zowel de aantallen insecten als de diversiteit aan soorten en voedsel­gildes. Het is onduidelijk in hoeverre de abundantie (biomassa) is veranderd, met name van gewone soorten. Over de veranderingen in diversiteit is meer bekend, met name voor dagvlinders. Enige informatie over veranderingen in aantallen (dus biomassa) insecten is beschikbaar voor nachtvlinders (Conrad *et al.* 2006, Groenendijk & Ellis 2011) en loopkevers (Brooks *et al.* 2012). Deze Engelse en Nederlandse studies laten zien dat de aantallen nachtvlinders (en loopkevers) sterk zijn afgenomen de afgelopen decennia. Hoewel goed voorstelbaar is het onduidelijk of deze afname ook tot populatie­veranderingen van insectivoren heeft geleid.

We weten niet in hoeverre nachtvlinder­minnende (en hun rupsen) insectivoren kunnen omschakelen naar andere prooien bij afnemende nachtvlinder­populaties. Mogelijk bereiken deze insectivoren niet meer de dichtheden die bereikt werden onder natuurlijker

milieuomstandigheden met slechts geringe stikstofdepositie -een belangrijk geachte factor achter de afgenomen insectenabundantie. In dit verband is het interessant dat de diëten van Graspieper enerzijds en Roodborsttapuit plus Tapuit anderzijds verschillen. De algemene Roodborsttapuit voert veel rupsen van nachtvinders aan zijn jongen, evenals Tapuiten. Graspiepers voeren veel minder nachtvinderrupsen, maar veel spinnen en diptera, met name langpootmuggen.

Hoewel Roodborsttapuiten algemeen zijn, is het belangrijk te beseffen dat de aantallen veel lager zijn dan van Graspiepers (en niet gek veel hoger dan van Tapuiten in het NHD!). In het NHD komen, schatten we, ongeveer 0.33 paar Graspieper voor per hectare en 0.17 paar Roodborsttapuit, hoewel er toch bijzonder veel geschikt-ogend habitat is. Mogelijk is dit een indicatie dat er voedsellimitaties zijn voor Roodborsttapuiten waar Graspiepers geen last van hebben, zoals een beperkende abundantie nachtvinderrupsen. Het is lastig deze dichtheden te vergelijken met andere studies omdat het vaak onduidelijk is in hoeverre terreindelen met ongeschikt habitat zijn meegenomen in de totale oppervlakte waarvan de dichtheid bepaald wordt (zie bijvoorbeeld de analyse in Glutz & Bauer 1985).

De taxonomische samenstelling van het dieet van Roodborsttapuiten lijkt dus anders dan dat van Graspiepers, maar lijkt grote overeenkomsten te vertonen met het dieet van Tapuiten in het Vogelduin (met de kanttekening dat dieetsbepalingen van Roodborsttapuit uit alleen 2015 komen en die van Tapuiten de verzamelde gegevens zijn van 2008-2010). Niet alleen bij vroege legsels (mei, begin juni) zijn de overeenkomsten groot (aandeel nachtvinderrupsen, Rozenkevers, ritnaalden) maar ook later in het broedseizoen: dan worden Kleine Junikevers aangevoerd, net als bij Tapuiten. Als de diëten van Roodborsttapuit en Tapuit taxonomisch inderdaad sterk overeen komen (bij een grotere steekproef), dan impliceert dit dat waar Roodborsttapuiten voorkomen in de kalkrijke duinen, het ook geschikt moet zijn voor Tapuiten (dus ook in de AWD en Meijndel).

Toch komen Tapuiten maar zeer lokaal voor als broedvogel en lang niet overal waar Roodborsttapuiten voorkomen. Misschien geldt voor prooien van (Roodborst)tapuiten hetzelfde als voor de bovengenoemde nachtvinders: wellicht zijn de absolute aantallen prooien sterk afgenomen.

Een Tapuit weegt dik 9 gram meer en heeft dus meer voedsel nodig dan een Roodborsttapuit: elke jonge Tapuit krijgt 5.1 keer per uur voedsel, een jonge Roodborsttapuit 3.1 keer. Bovendien neemt een Tapuit, met zijn langere snavel, 1.6 prooien mee per voering en een Roodborsttapuit 1.1 prooi. Per uur krijgt een jonge Tapuit dus 8.2 prooien en een jonge Roodborsttapuit 3.4 prooien. Stel dat er vijf jongen 14 dagen in het nest zitten die tussen 06:00-20:00 gevoerd worden: vijf Tapuiten verorberen dan 8000 prooien en vijf Roodborsttapuiten 3300 prooien.

Hoewel het taxonomisch dieet van Roodborsttapuit en Tapuit vermoedelijk grote overeenkomsten vertoont, verschillen de benodigde aantallen prooien dus sterk. In het uiterste geval impliceert dit dat waar Roodborsttapuiten het prima kunnen bolwerken, er te weinig prooien zijn om een nest Tapuiten groot te brengen. Als Roodborsttapuiten inderdaad gelimiteerd zijn door de aantallen prooien, verwachten we meer Roodborsttapuiten in ontkalkte terreindelen, maar daarover later meer (paragraaf 4.3.1).

4.2 Verschillen op gebiedniveau

4.2.1 Lichaamsgewicht Roodborsttapuit: AWD versus NHD

Lichaamsgewicht, een maat voor een conditie, van jonge Roodborsttapuiten in de AWD lijkt wat lager dan in het NHD (ongeveer 3 - 7 % lichaamsgewicht, afhankelijk van leeftijd). Een lager gewicht is uiteindelijk het resultaat van minder voeding per jong. De vraag is waarom AWD jongen minder voeding lijken te krijgen dan NHD jongen. De AWD ogen schraler dan het NHD en het is voorstelbaar, hoewel nog ongekwantificeerd, dat de aantallen geschikte insecten lager zijn dan in het NHD waardoor er minder voedsel voorhanden is. Mogelijk speelt de zeer frequente nestpredatie in de AWD (zie 4.2.2) een rol: oudervogels voeren hun jongen mogelijk minder vaak om de predatiekansen te verkleinen, met als negatieve bijkomstigheid de lagere lichaamsgewichten van de jongen. Ontrafelen van beide, deels overlappende, mogelijkheden, en bijkomende beheersplannen, is doel voor de komende jaren.

4.2.2 Predatie: AWD versus NHD

Naast voedselbeschikbaarheid vormt predatie een andere belangrijke sturende factor van populaties. De nestpredatie zoals we die in 2015 hebben vastgesteld in het NHD voor Graspieper en Roodborsttapuit heeft, ondanks de forse omvang hiervan, waarschijnlijk geen sterk effect op de continuering van de populaties van beide zangvogels, hoewel we dat niet zeker weten bij gebrek aan langlopende kleurringstudies. In de AWD is de situatie waarschijnlijk anders: in vergelijking met het NHD is het nestsucces extreem laag (jongen vliegen uit in 3-4% van de nesten). Hoewel we geen gegevens hebben over de populatiedynamica van beide zangvogels in de AWD, zal dit lage nestsucces leiden tot een krimpende populatie, mogelijk grotendeels bestaand bij gratie van immigratie van elders. De dichtheid van de onderzochte zangvogels is lager dan in het NHD. Tijdens het veldwerk in de AWD is nooit een 'muur' van alarmerende Graspiepers gehoord (pas uitgevlogen jongen in het veld), maar wel in het NHD en gedurende het hele broedseizoen. Ook hebben we vrijwel nooit Graspiepers met voer in de snavel zien rondvliegen in de AWD, terwijl dit in het NHD een goede methode is om nesten met jongen te vinden. Deze twee waarnemingen duiden er op dat er inderdaad weinig jonge Graspiepers zijn uitgevlogen in de AWD in 2015, en dat er weinig nesten waren met jongen. Dus het bijzonder lage nestsucces van de gevolgde nesten is zeer waarschijnlijk een goede afspiegeling van de realiteit van 2015.

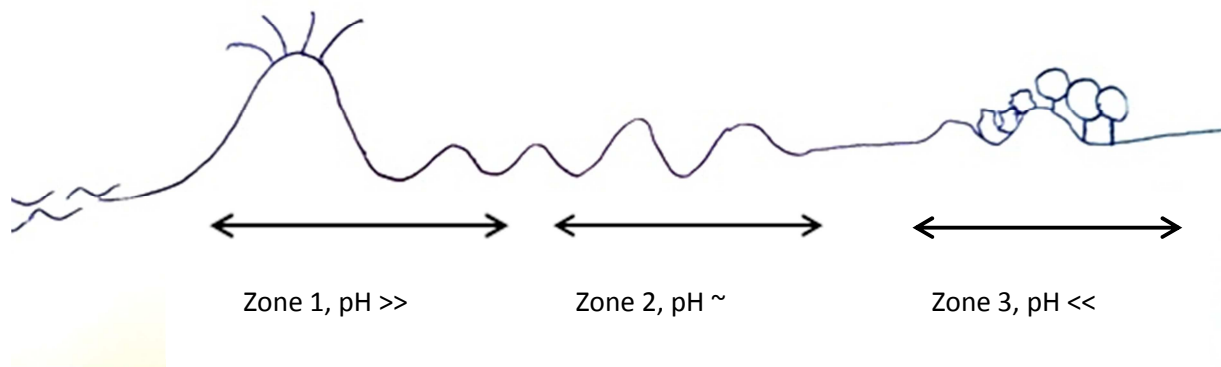
Een belangrijke vraag is waarom het nestsucces zo laag is en of het nestsucces elk jaar zo laag is in de AWD. Veel nesten worden gepredeerd, vermoedelijk door Vossen en Zwarte Kraaien, hoewel in slechts een geval een Vos werd gefilmd die een nest Roodborsttapuiten oppeuzelde. In het NHD werd waargenomen dat Zwarte Kraaien een Graspiepernest plunderden. In de AWD zijn bijna twee keer zo vaak Vossen waargenomen als in het NHD. Dit kan toevallig zijn, maar het kan ook betekenen dat er meer Vossen voorkomen in de AWD. Konijnen vormen de belangrijkste prooi voor Vossen in de duinen (Mulder 2005), en Konijnen komen in beide onderzoeksgebieden in gelijke aantallen voor, afgaande op keuteltellingen in 25 plots. Als er dus echt meer Vossen zijn in de AWD ligt het logischerwijs niet voor de hand dat het Konijn hier de verklaring voor is –de aantallen getelde Vossen zouden dan niet moeten

verschillen tussen beide gebieden. Mogelijk kan het tellen van vossenkeutels meer informatie geven over de relatieve dichtheid van de Vos in beide gebieden.

Een groot verschil met het NHD is het talrijke voorkomen van Damherten in de AWD. Her en der in het duin liggen restanten hert, en soms ook karkassen. Vermoedelijk is het voedselaanbod voor carnivoren zoals de Vos hierdoor hoger dan in het NHD, waardoor bijvoorbeeld de worpgrootte of winteroverleving hoger is. Door de hoge graasdruk van Konijn en Damhart is de ondergroei minder aanwezig bij Duindoornstruwelen dan in het NHD. Nestpredatie kan ook hoger zijn omdat predatoren kleinere oppervlaktes geschikt nesthabitat moeten afzoeken om een nest te vinden, maar dit vereist nader onderzoek. Wellicht heeft de aanwezigheid van herten dus een tweedelig negatief effect op zangvogels: (1) toegenomen predatie door Vossen, (2) afgenomen dekking door afgegraasde vegetatie waardoor nesten extra kwetsbaar zijn.

Tapuit in AWD?

Ten slotte nog een paar woorden over de Tapuit in de AWD. Tapuiten broeden niet in de AWD maar de afgelopen jaren zijn er enkele mannetjes zingend waargenomen die het voorgaande jaar als nestjong waren geringd in het NHD. Blijkbaar is er neiging tot dispersie, maar het is verre van zeker of er sprake is geweest van broedgevallen. Recente studies aan Tapuiten wijzen uit dat Tapuiten erg plaatstrouw zijn. Hierdoor is de kans gering dat substantiële aantallen de verloren gebieden zullen gaan koloniseren, zelfs wanneer de omstandigheden geschikt zijn. We willen hier de rol van predatie nog aan toe voegen: Tapuiten zijn opvallende vogels, zeker in vergelijking met Graspiepers, waarvan de nesten (in konijnenholtes) eenvoudig te vinden zijn, makkelijker dan nesten van Roodborsttapuit en Graspieper. Vermoedelijk is hierdoor de kans op een succesvol nest in de AWD gering, zo niet uitgesloten: Vossen zullen deze nesten zeker weten te vinden. Vermoedelijk kunnen Tapuiten pas succesvol terugkeren in de AWD –aangenomen dat potentiële bronpopulaties in blakende staat zijn!- wanneer de predatiekansen kleiner worden. Hier schuilt een tijdelijk gevaar wat afschot van Damherten betreft: indien deze populatiebeperking doorgang vindt, zullen Vossen uit moeten wijken naar andere maaltijden, en is de kans groot dat nestpredatie nog toeneemt (door gelijktijdig afschot van Vossen kan dit knelpunt worden vermeden). Dit zal tijdelijk zijn, en het is interessant om de situatie de komende jaren te blijven volgen. Zou een reductie van het voedselaanbod (Damherten) voor Vossen een toename van deze beide grondbroedende zangvogels op termijn in de hand werken door verminderde predatie, en wellicht ook de terugkeer van de Tapuit?



4.3 Landschapsniveau: leiden stikstof en gifstoffen tot minder insectivoren?

De dieetkeuze van insectivore vogels bepaalt niet alleen de blootstelling aan organische gifstoffen, maar ook de kans om aminozuurgebreken op te doen. Insectenetters als de Tapuit krijgen organische gifstoffen binnen door het verorberen van prooien die langere tijd in de organische laag van de bodem hebben geleefd, omdat deze stoffen sterk binden aan het organisch materiaal. Dioxines en PCB's lossen vrijwel niet op in water en gaan dus nauwelijks met de opname van water vanuit de organische laag de plant in. Een tekort aan bepaalde aminozuren treedt vooral op door de inname van herbivore prooien, zoals rupsen, omdat die vegetatie eten waarin de tekorten ontstaan. De vogels zouden dus in een ecologische val terechtgekomen kunnen zijn, waarbij ze ondergrondse insecten moeten mijden vanwege het dioxine en PCB-gevaar en bovengrondse insecten vanwege aminozuurtekorten; er blijft dan weinig voedsel van goede kwaliteit over en de exacte menging van prooitypen zal naar verwachting sterk gaan bijdragen aan het broedsucces.

4.3.1 Schets verwachte effecten stikstof via plantkwaliteit

Bovenstaande schets laat een doorsnede door de kalkrijke duinen zien, van de Noordzee tot de beboste binnenduinrand. De bodem is kalkrijk met een hoge pH in de zeereep en de grijze duinen (zone 1). Stikstof is beschikbaar maar fosfaat en andere mineralen zijn gebonden aan kalk waardoor grasgroei beperkt blijft (Kooijman et al. 1998). Wat verder landinwaarts (zone 2) treedt oppervlakkige ontkalking op door uitloging, en dit proces wordt versneld door de verzurende werking van stikstof (en tot recent ook van zwavel). Hierdoor lost calciumfosfaat op en komen fosfaat en andere mineralen beschikbaar die gebonden waren aan kalk. In combinatie met stikstof leidt de fosfaat tot een snelle groei van nitrofiële grassen. In de binnenduinrand (zone 3) is de bodem sterker verzuurd waardoor fosfaat weer bindt, maar nu aan ijzer.

In zones 1 en 3 is er dus een overschot aan stikstof waar de vegetatie betrekkelijk weinig mee kan omdat het ook benodigde fosfaat niet beschikbaar is (want gebonden aan kalk respectievelijk ijzer). Planten nemen deze extra stikstof wel op, en dit leidt tot een andere

aminozuursamenstelling (Näsholm en Ericsson 1990, Boxman et al. 1998) en lagere eiwitgehalten van de planten, die waarschijnlijk gemoduleerd worden door details aangaande exacte pH, mineralenbeschikbaarheid etcetera. De overtollige stikstof wordt opgeslagen in een onbruikbare vorm en het kan niet worden omgezet in aminozuren, de bouwstenen van eiwitten, omdat de daarvoor benodigde sporenelementen ook gebonden zijn. In de natuurlijke situatie was stikstof altijd beperkend aanwezig waardoor deze problematiek niet speelde. We vermoeden dat stikstofdepositie in ecosystemen waar P en andere plantennutriënten minder beschikbaar zijn, leidt tot een afname van plantkwaliteit, dalende insectenaantallen en minder insectivore vogels. Een van de theoretisch gevoelige milieus wordt gevormd door de kalkrijke duinen (zeereep en kalkrijke graslanden, zone 1 in bovenstaande schets), waar het onderzoek naar deze processen aan de hand van zangvogels gestart is in 2015.

In zone 2 zijn sporenelementen en fosfaat wel beschikbaar en kunnen nitrofiële grassen sterk versneld groeien, en van goede kwaliteit zijn wat betreft hun eiwitsynthese en de opname van andere nutriënten. In deze zone verwachten we, theoretisch en wanneer vegetatieaspecten hetzelfde zijn, een hogere dichtheid Roodborsttapuiten omdat we meer herbivore insecten als nachtvlinderrupsen verwachten als resultante van goede plantkwaliteit. We vermoeden dat de relatie goed plantkwaliteit -> kwantitatief/kwalitatief betere prooien een positief effect zal hebben op predatoren, zoals de Graspieper en de Roodborsttapuit. De positieve effecten kunnen zich, in vergelijking met de kalkrijke delen, op een aantal verschillende en deels overlappende manieren uiten: mogelijk zijn de gewichten van Graspiepers hoger en/of constanter gedurende het broedseizoen vanwege een continue voedselbeschikbaarheid. De dichtheden van territoria kunnen hoger zijn, in vergelijking met de kalkrijke duindelen, omdat we verwachten dat territoria kleiner zullen zijn (als gevolg van een hoger prooiaanbod). In dit verband is het opvallend dat de meeste 'duintapuiten' tegenwoordig worden gevonden in de kalkarme duinen van de Kop van Noord-Holland en de Waddeneilanden. Dit kan een indicatie zijn dat het voorgestelde mechanisme inderdaad een belangrijke rol speelt. Het zou, kortom, uitermate verhelderend zijn om ook in oppervlakkig ontkalkte delen van de kalkrijke duinen de relaties tussen insecten en hun predatoren te bepalen, en de aminozuur- en eiwitgehalten te vergelijken tussen gebieden met een hoge en lage(re) pH!

4.3.2 Effecten persistente organische gifstoffen

In de Tapuitenpopulatie van het NHD komt tot 30% van de gelegde eieren niet uit. Het is verleidelijk dit fenomeen te koppelen aan de kleine populatieomvang die, in combinatie met geringe immigratie van elders, gevoelsmatig moet hebben geleid tot verlies aan genetische variatie –kortom: inteelt. Het niet-uitkomen van eieren wordt regelmatig gekoppeld aan inteelt, en zou dus een rol kunnen spelen in de NHD populatie. In tegenstelling tot de verwachting laten genetische analyses zien dat er geen inteeltproblematiek is, in de jaren 2008-2012 (Van Oosten 2015), en dat verlies aan genetische variabiliteit niet de meest voor de hand liggende verklaring vormt voor het niet-uitkomen van eieren.

Zoals nu bekend (Van Oosten en Van den Burg 2014) bevatten eieren van Tapuiten substantiële concentraties dioxines en PCB's, die, indien Tapuiten op moleculair niveau gevoelig zijn voor deze stoffen, kunnen leiden tot embryonale aandoeningen. Metingen uit 2013 wijzen uit dat eieren van Roodborsttapuiten vergelijkbare concentraties gifstoffen

bevatten als van Tapuiten, en dat geldt ook voor Graspiepers uit 2013. In 2015 waren we daarom gebrand niet-uitgekomen eieren te verzamelen en de inhoud daarvan te inspecteren. In tegenstelling tot bij Tapuiten blijkt bij Graspiepers en Roodborsttapuiten maar een zeer gering percentage van de eieren niet uit te komen, ondanks (in 2013) vergelijkbare hoeveelheden gifstoffen. Wel hebben embryo's in deze schaarse niet-uitgekomen eieren dezelfde afwijkingen als de Tapuitenembryo's.

Ook in de Aekingerzandpopulatie van de Tapuit komen eieren niet uit, maar wel minder frequent dan in het NHD en dat is opvallend omdat de POP gehalten hetzelfde zijn. Blijkbaar zijn er nog een of meerdere verklarende factoren achter het niet-uitkomen van eieren. Zoals boven al geschreven ligt het (nog) niet sterk voor de hand dat genetische verarming een belangrijke rol speelt. We denken dat het hoge percentage niet-uitgekomen Tapuiteneieren in het NHD, vergeleken met het Aekingerzand ook een gevolg kan zijn van de verminderde eiwitsynthese als gevolg van stikstofdepositie op zeer kalkrijke bodems. De aminozuurvorming kan haperen in kalkrijke gebieden met een hoge pH, zoals het Vogelduin (paragraaf 4.3.1). Uiteindelijk, via herbivore insecten, kan een scheve aminozuurverhouding en een tekort aan bepaalde micronutriënten, het uitkomen van eieren negatief beïnvloeden. De bodem van het Aekingerzand is veel minder kalkrijk maar ook niet erg zuur. Hierdoor zullen de aminozuurvorming en eiwitsynthese prima verlopen, en zijn de micronutriënten niet aan kalk gebonden. In dit scenario vormen nutriëntengebreken geen groot probleem voor eieren op het Aekingerzand en is het niet-uitkomen daarvan wellicht met name aan POP's te wijten – voer voor de toekomst!

Conclusies en toekomst

We hebben in 2015 een basis gelegd voor onderzoek naar beperkende factoren voor de fauna van duingraslanden, door de ogen van enkele insectivore vogels gezien. Graspieper, Roodborsttapuit en Tapuit komen naast elkaar voor in duingraslanden maar maken op deels verschillende manieren gebruik van het voedselweb. Hierdoor verschillen de knelpunten tussen de soorten. Insectenabundantie lijkt een knelpunt te zijn voor Graspiepers in het voorjaar. We hebben vooralsnog geen sluitende ideeën hoe die knelpunten ontstaan kunnen zijn en welke prooien zijn afgenomen. Roodborsttapuiten lijken geen duidelijke knelpunten te kennen, hoewel de dichtheden veel lager zijn dan van Graspiepers. Mogelijk ligt hier een verband met de sterk afgenomen aantallen nachtvinders, waardoor de draagkracht van het ecosysteem met lagere dichtheden al bereikt is. Tapuiten maken mogelijk gebruik van dezelfde prooiinsecten als Roodborsttapuiten, maar vereisen veel hogere aantallen prooien om een nest succesvol te doen uitvliegen. Mogelijk verklaart dit waarom Tapuiten niet overal voorkomen waar Roodborsttapuiten voorkomen.

Door deze verkregen informatie te spiegelen aan nog te verkrijgen informatie uit de ontkalkte delen krijgen we een beeld van potentiële effecten van overvloedige stikstofdepositie, al-dan-niet in toom gehouden door beperkte sporenelementen, op het functioneren van de levensgemeenschap van duingraslanden. De komende jaren zullen we ons daarom ook richten op zowel voortzetting in de kalkrijke delen als uitbreiden naar de licht ontkalkte terreindelen

waar we hogere dichtheden prooien verwachten, en daarom ook hogere dichtheden insectivoren.

Omdat uit de basisgegevens van 2015 naar voren komt dat de drie onderzochte duinvogels als gids kunnen dienen voor eventuele knelpunten in verschillende plaatsen in het voedselweb, stellen we voor om vooralsnog met dezelfde drie soorten verder te gaan. Prooikeuze en prooiaanbod zullen meer aandacht krijgen omdat hier knelpunten lijken te liggen voor alle drie de soorten, naast continuering van de conditiebepalingen van met name oudere nestjongen. Als we een grotere steekproef van dieetgegevens hebben, en de ecologische eisen van de prooien hebben uitgedrukt, kunnen we die gegevens koppelen aan de bemonsterde arthropoden en dat alles in verband brengen met terreineigenschappen die door beheer te sturen zijn. Uiteindelijk gaat het erom te weten hoe duingraslanden, waarvoor Nederland een belangrijke verantwoordelijkheid draagt, de soorten kan herbergen die het herbergt, en waardoor soorten die in het verleden karakteristiek waren, nu geen plek meer hebben en of die zorgelijke staat kan worden verholpen. Hiervoor is gedetailleerde ecologische kennis nodig van algemene en sterk afgenomen soorten, zoals de drie zangvogels in dit onderzoek.

Literatuur

- Bobbink, R., K. Hicks, J. Galloway, T. Spranger, R. Alkemade, M. Ashmore, M. Bustamante, S. Cinderby, E. Davidson, F. Dentener, B. Emmett, J. W. Erisman, M. Fenn, F. Gilliam, A. Nordin, L. Pardo & W. De Vries. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20:30-59
- Boele, A., J. Van Bruggen, A. J. Van Dijk, F. Hustings, J.-W. Vergeer, & C. L. Plate. 2013. Broedvogels in Nederland in 2011. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Boxman, A. W., Blanck, K., Brandrud, T. E., Emmett, B. A., Gundersen, P., Hogervorst, R. F., & Timmermann, V. 1998. Vegetation and soil biota response to experimentally-changed nitrogen inputs in coniferous forest ecosystems of the NITREX project. *Forest Ecology and Management*, 101(1), 65-79.
- Britschgi, A., R. Spaar, & R. Arlettaz. 2006. Impact of grassland farming intensification on the breeding ecology of an indicator insectivorous passerine, the Whinchat *Saxicola rubetra*: Lessons for overall Alpine meadowland management. *Biological Conservation* 130:193-205.
- Brooks, D. R., Bater, J. E., Clark, S. J., Monteith, D. T., Andrews, C., Corbett, S. J., & Chapman, J. W. 2012. Large carabid beetle declines in a United Kingdom monitoring network increases evidence for a widespread loss in insect biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 49(5), 1009-1019.
- Conrad, K. F., Warren, M. S., Fox, R., Parsons, M. S., & Woiwod, I. P. 2006. Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biological Conservation*, 132(3), 279-291.
- Drees, J. M., J. J. A. Dekker, A. Lavazza, & L. Capucci. 2006. Voorkomen en verspreiding van rabbit haemorrhagic disease en myxomatose in Nederlandse konijnenpopulaties. Zoogdierverseniging VZZ, Arnhem.
- Drees, J. M., & van Manen, Y. J. 2005. Hoe gaat het met het konijn. SOVON Nieuws, 18(1), 12.
- Farmahin R, Crump D, Jones SP, Mundy LJ, Kennedy SW. 2013a. Cytochrome P4501A induction in primary cultures of embryonic European starling hepatocytes exposed to TCDD, PeCDF and TCDF. *Ecotoxicology* 22:731-739.
- Farmahin R et al. 2013b. Amino acid sequence of the ligand-binding domain of the aryl hydrocarbon receptor 1 predicts sensitivity of wild birds to effects of dioxin-like compounds. *Toxicological Sciences* 131:139-152.
- Glutz von Blotzheim U.N. & Bauer K.M. 1985. Handbuch der Vogel Mitteleuropas (10). Aula, Wiesbaden.
- Glutz von Blotzheim U.N. & Bauer K.M. 1988. Handbuch der Vogel Mitteleuropas (11). Aula, Wiesbaden.
- Groenendijk, D., & Ellis, W. N. 2011. The state of the Dutch larger moth fauna. *Journal of insect conservation*, 15(1-2), 95-101.
- Haddad, N. M., D. Tilman, J. Haarstad, M. Ritchie, & J. M. Knops. 2001. Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. *The American naturalist* 158:17-35.
- Head JA, Hahn ME, Kennedy SW. 2008. Key amino acids in the aryl hydrocarbon receptor predict dioxin sensitivity in avian species. *Environmental Science & Technology* 42:7535-7541
- Hustings F. & Vergeer J-W. 2002. Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000. KNNV, Leiden.
- Karchner SI, Franks DG, Kennedy SW, Hahn ME. 2006. The molecular basis for differential dioxin sensitivity in birds: Role of the aryl hydrocarbon receptor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:6252-6257
- Klein, L. B., Chandra, S., & Mondy, N. I. 1980. The effect of phosphorus fertilization on the chemical quality of Katahdin potatoes. *American Potato Journal*, 57(6), 259-266.
- Kleukers, R. M. J. C., Nieuwerkerken, V. E., Odé, B., Willemse, L. P. M., & Wingerden, V. W. 1997. De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera).
- Kooijman, A. M., Dopheide, J. C. R., Sevink, J., Takken, I., & Verstraten, J. M. 1998. Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. *Journal of Ecology*, 86(3), 511-526.
- Koricheva, J., C. P. H. Mulder, B. Schmid, J. Joshi, & K. Huss-Danell. 2000. Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands. *Oecologia* 125:271-282.
- Krementz, D. G., J. D. Nichols, & J. E. Hines. 1989. Postfledging survival of European Starlings. *Ecology* 70:646-655
- Littlewood, N. A. 2008. Grazing impacts on moth diversity and abundance on a Scottish upland estate. *Insect Conservation and Diversity*, 1(3), 151-160.
- Mandema, F. S., Tinbergen, J. M., Ens, B. J., & Bakker, J. P. 2013. Livestock grazing and trampling of birds' nests: an experiment using artificial nests. *Journal of Coastal Conservation*, 17(3), 409-416.

- Manning GE et al. 2012. A luciferase reporter gene assay and aryl hydrocarbon receptor 1 genotype predict the LD50 of polychlorinated biphenyls in avian species. *Toxicology and Applied Pharmacology* 263:390-401.
- Mulder, J.L. 2005. Vossenonderzoek in de duinstreek 1979-2000. Zoogdierverseniging VZZ, Arnhem.
- Naef-Daenzer, B., F. Widmer, & M. Nuber. 2001. Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70:730-738.
- Näsholm, T., & Ericsson, A. 1990. Seasonal changes in amino acids, protein and total nitrogen in needles of fertilized Scots pine trees. *Tree Physiology*, 6(3), 267-281.
- Nijssen, M., B. Wouters, J. Vogels, A. Kooijman, H. van Oosten, C. van Turnhout, M. Wallis de Vries, J. Dekker & I. Janssen, 2014. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in droge duingraslanden. Eindrapportage 2009-2013. Rapport OBN/2014.
- Nilsson, J. Å., & Gårdmark, A. 2001. Sibling competition affects individual growth strategies in marsh tit, *Parus palustris*, nestlings. *Animal Behaviour*, 61(2), 357-365.
- Nilsson, J. A., & Svensson, M. 1996. Sibling competition affects nestling growth strategies in marsh tits. *Journal of Animal Ecology*, 825-836.
- Ommering, G. 2010. Index Natuur en Landschap, Beschrijving Natuurtypen. Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie, Den Haag.
- Otway, S. J., A. Hector, & J. H. Lawton. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology* 74:234-240.
- Pöyry, J., Lindgren, S., Salminen, J., & Kuussaari, M. 2004. Restoration of butterfly and moth communities in semi-natural grasslands by cattle grazing. *Ecological Applications*, 14(6), 1656-1670.
- Pöyry, J., Lindgren, S., Salminen, J., & Kuussaari, M. 2005. Responses of butterfly and moth species to restored cattle grazing in semi-natural grasslands. *Biological Conservation*, 122(3), 465-478.
- Schaffers, A. P., I. P. Raemakers, K. V. Sykora, & C. J. F. ter Braak. 2008. Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology* 89:782-794.
- Schekkerman, H., & A. J. Beintema. 2007. Abundance of invertebrates and foraging success of Black-Tailed Godwit *Limosa limosa* chicks in relation to agricultural grassland management. *Ardea* 95:39-54.
- Scheuerlein, A., & Gwinner, E. 2006. Reduced nestling growth of East African Stonechats *Saxicola torquata axillaris* in the presence of a predator. *Ibis*, 148(3), 468-476.
- Siemann, E. 1998. Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79:2057-2070.
- Sinkkonen S & Paasivirta J. 2000. Degradation half-life times of PCDDs, PCDFs and PCBs for environmental fate modeling. *Chemosphere* 40(9-11):943-949.
- Smith, H. G., H. Källander, & J. A. Nilsson. 1989. The trade-off between offspring number and quality in the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 58:383-401.
- Stevens CJ, Dise NB, Mountford JO, Gowing DJ. 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science* 303:1876-1879
- Van den Burg, A. B., Dees, A., Huigens, T., Bijlsma, R.J. & De Waal, R.W. 2014. Voedselkwaliteit en biodiversiteit in bossen van de hoge zandgronden. Ministerie van Economische Zaken, Directie Agro-kennis.
- Van Oosten HH, Van Turnhout C, Beusink P, Majoor F, Hendriks K, Geertsma M, Van den Burg AB en Esselink H. 2008. Broed- en voedsel-ecologie van Tapuit: opstap naar herstel van de faunadiversiteit in de Nederlandse kustduinen. Directie Kennis -LNV Ede.
- Van Oosten, H. H. & Van den Burg, A.B. 2012. Onderzoek naar de teloorgang van de Tapuit zorgt voor verrassing: gifstoffen extra probleem voor natuurbeheer? *Vakblad Natuur, Bos en Landschap* 9: 32-34.
- Van Oosten, H. , A. Kooijman, C. van Turnhout, J. Dekker, A. van den Burg & M. Nijssen, 2012. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in de duinen. Eindrapportage 1e fase 2009-2011. DKI-ELI rapport
- Van Oosten, H. H. & Van den Burg, A.B. 2014. Dioxines: een niet-onderkend probleem voor zangvogels? Rapport Stichting Bargerveen.
- Van Oosten, H. H., Van den Burg, A. B., Versluijs, R., & Siepel, H. 2014. Habitat selection of brood-rearing Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* and their invertebrate prey. *Ardea*, 102(1), 61-69.
- Van Oosten, H. H., Van Turnhout, C., Hallmann, C. A., Majoor, F., Roodbergen, M., Schekkerman, H., & Siepel, H. 2015. Site-specific dynamics in remnant populations of Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* in the Netherlands. *Ibis*, 157(1), 91-102.
- Van Oosten, H.H. 2015. On the brink of extinction: biology and conservation of Northern Wheatears in the Netherlands. Proefschrift RU Nijmegen.
- Van Reisen, J. 2011. Vogels in een veranderend duin: broedvogelmonitoring in Berkheide van 1984 tot 2010. Coastal & Marine (EUCC) / Kust & Zee, Leiden.

- Veer, M. A. C., & A. M. Kooijman. 1997. Effects of grass-encroachment on vegetation and soil in Dutch dry dune grasslands. *Plant and Soil* 192:119-128.
- Verboven, N., & M. Visser. 1998. Seasonal variation in local recruitment of great tits: the importance of being early. *Oikos* 81:511-524
- Veenstra B. 2012. Broedvogels van het Noordhollands Duinreservaat-zuid in 2012. Eco-on-site, Doorwerth.
- Veenstra B. 2013. Broedvogels van het Noordhollands Duinreservaat-midden in 2013. Eco-on-site, Doorwerth.
- Vickery, J. A., J. R. Tallowin, R. E. Feber, E. J. Asteraki, P. W. Atkinson, R. J. Fuller, & V. K. Brown. 2001. The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* 38:647-664.
- Vitz, A. C., & A. D. Rodewald. 2011. Influence of condition and habitat use on survival of post-fledging songbirds. *Condor* 113:400-411.
- Wouters, B., & Remke, E. 2012. Onderzoeksprogramma levende duinen. Stichting Bargerveen.
- Wouters, B., & van Oosten, H. H. 2013. Kink in de (voedsel) keten van duingraslanden. *De Levende Natuur*, 5, 232-237.