

Limitaties voor insectivore vogels in het duinvoedselweb

Vooronderzoek 2016 Meijndel

H. Herman van Oosten

Oenanthe Ecologie



Wijze van citeren:

Van Oosten H.H. 2016. Limitaties voor insectivore vogels in het duinvoedselweb –vooronderzoek Meijendel 2016 . Rapport Oenanthe Ecologie, Wageningen.

Oenanthe Ecologie is 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 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 | 6 |
| Methode | 7 |
| Resultaten | 10 |
| 1. Aantal nesten en territoria | 10 |
| 2. Broedbiologie en voedselkeuze | 11 |
| 3. Nestsucces en predatie | 19 |
| 4. Gifbelasting | 20 |
| Discussie | 22 |
| Conclusie | 28 |
| Literatuur | 30 |
| Bijlage 1 | 32 |
| Bijlage 2 | 33 |
| Bijlage 3 | 34 |

Samenvatting

Het doel van het onderzoek is het krijgen van inzicht in het voedselweb, toegespitst op het ontrafelen van preciese 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 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 spelen is. Hiertoe maken we gebruik van zangvogels met verschillende populatietrends, in Meijendel, het Noord-Hollands Duinreservaat en de Amsterdamse Waterleidingduinen. Door aan de hand van modelsoorten vergelijkenderwijs naar verschillende duingraslanden te kijken, kunnen veranderingen mogelijk 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 van open-duin soorten tegen te gaan en waar mogelijk de leefgemeenschap van het open duin in het Buitenduin te herstellen.

Er zijn drie modelsoorten geselecteerd. De graspieper is de afgelopen decennia toegenomen in de duinen maar vertoont sinds ongeveer 2005 lokaal een afname. Roodborsttapuit is sterk toegenomen maar groei vakt momenteel af. De tapuit is zeer sterk afgenomen sinds 1990 en broedt nog maar zeer lokaal in duingraslanden. De laatste jaren komt de tapuit als broedvogel niet meer voor in Meijendel.

Uit de basisgegevens van het onderzoek die in 2015 en 2016 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 organische 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 en 2016 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.

Toch zijn ook bij graspiepers en roodborsttapuiten embryonale afwijkingen vastgesteld en zijn er jongen met verbloede buikholttes gevonden. 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, in het open duin. 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 voedingsstoffen 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 ontcalcite bodems omdat daar mineralen niet sterk gebonden zijn (aan kalk of ijzer) of zijn uitgespoeld (in extreem zure bodems).

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. 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. Bij roodborsttapuiten blijven de gewichten bijzonder constant gedurende het seizoen. 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 omdat de gewichten binnen een nest sterk verschillen. Blijkbaar zijn er (voedsel)knelpunten in het voedselweb waardoor graspiepers 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. 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.

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.

De problemen waar insectivore vogels mee te kampen hebben zijn 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 overzicht van de verschillende stressoren en hun uitwerking op de duin(avi)fauna is recent opgesteld in opdracht van Dunea, PWN en Waternet (Ommering). Stressoren, zoals geschetst in Van Oosten & Van den Burg (2016a), 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. Andere stressoren zullen meer lokaal van karakter zijn, zoals bijvoorbeeld de intensiteit van begrazing, predatie en verstuing. Toch zal de intensiteit van al de verschillende stressoren inzichtelijk moeten worden gemaakt, 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. Zonder kennis van die mechanistische schakels tussen de populatietrends en veranderingen in het ecosysteem blijft de uitkomst van eventuele beschermingsmaatregelen ongewis. Uiteindelijk doel van dit begrip is het ontwikkelen van beheersmaatregelen zodat kan worden bijgestuurd om natuurwaarden van het open duin, zowel de flora als de fauna, te behouden of te herstellen.

De hier gepresenteerde studie heeft dezelfde opzet als een studie uit 2015, waarin de broedecologie van duinvogels met deels verschillende populatietrends wordt beschreven uit het Noord-Hollands Duinreservaat (NHD) en de Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD) (Van Oosten & Van den Burg 2015). Het onderzoek borduurt bovendien direct voort op eerder uitgevoerd onderzoek aangaande beperkingen voor tapuiten in de duinen (Van Oosten 2015). Deze gecombineerde onderzoeken vormen gezamenlijk een basis voor onderzoek dat vermoedelijk zal plaatsvinden in de periode 2017-2019. Het doel van het onderzoek in 2017-2019 is het krijgen van inzicht in voedselkwaliteitsverlies door stikstofdepositie als knelpunt voor faunaherstel in kalkrijke duingraslanden (Van Oosten & Van den Burg 2016b). Als de effecten van genoemde stressoren (Van Oosten & Van den Burg 2016a) in kaart zijn gebracht kunnen beheersmaatregelen worden voorgesteld om, indien mogelijk, effecten van stikstofdepositie op de fauna te mitigeren. Voor meer achtergrondinformatie verwijs ik naar de recent uitgevoerde literatuurstudie ‘Beknopt overzicht stressoren voor duingraslandavifauna’ (Van Oosten & Van den Burg 2016a) en het recent opgestelde Onderzoeksplan 2017-2019 ‘Herstel van duinfauna’ (Van Oosten & Van den Burg 2016b), beide in opdracht van Dunea, PWN en Waternet.

Methodes

Aanpak 2016

Het onderzoek van 2016 vond plaats in een deel van Meijndel (Zuid-Holland; kaart 1) in het Buitenduin, tussen Koningsbos en de Ganzenhoek. De in 2016 verzamelde gegevens zijn vergeleken met gegevens die zijn verzameld in een analoge studie uit 2015, in de AWD en het NHD, en met tapuitengegevens die vanaf 2007 in het NHD verzameld worden (Van Oosten & Van den Burg 2015, Van Oosten 2015). De vraag was in hoeverre insectivore vogelsoorten die het leefgebied van de tapuit delen, verschillen in hun broedecologie. Dit als basis voor ontrafeling van causale mechanismes tussen habitataantastingen en populatietrends van insectivore duinvogels. Uit de resultaten zal blijken of er verschillen zijn in dieet tussen de soorten en of de verschillende insectivoren prooien voeren met verschillende routes in het ecosysteem (ondergronds of herbivoor: ondergrondse prooien accumuleren dioxines en andere organische gifstoffen; herbivoren insecten zoals rupsen staan niet bloot aan persistente gifstoffen maar wel aan eventuele slechte plantkwaliteit ten gevolge van stikstofneerslag). Bovendien zal blijken 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. 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 resultaten zal in overleg met de ecologen van de duinwaterbedrijven besloten worden hoe het beste verder gewerkt kan worden om aantastingen van het voedselweb verder te onderzoeken.

Onderzochte vogelsoorten

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 (Van Oosten, ongepubliceerde data). 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 zijn. Bovendien zijn de aantallen territoria van roodborsttapuiten in bijvoorbeeld het NHD veel lager dan van graspiepers (Veenstra *et al.* 2012, 2013), maar ontbreekt een onderbouwde hypothese 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.

Tussen 7 april en 25 juli 2016 zijn nesten van graspieper en roodborsttapuit gezocht, gevolgd en indien mogelijk gefilmd om het nestjongendieet te bepalen. Het studiegebied was 147 hectare groot (kaart 1) en bestaat uit duingraslanden afgewisseld met duindoorn- en kruipwilgstruwelen en stuifkuilen. Konijnen *Oryctolagus caniculus* komen voor in het studiegebied (gemiddeld 8.6 ± 5.1 per plot van 26 cm doorsnee), maar minder dan in studiegebied AWD en NHD in 2015 (beide 19-20 keutels per plot).

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). Ook is het Mayfield nestsucces bepaald per soort per studiegebied.

Om het nestjongendieet te bepalen zijn voerende oudervogels gefilmd bij het nest, indien de vegetatie rond het nest de plaatsing van de videocamera toestond. Bodeminsecten zijn bemonsterd door het steken van plaggen van 26 cm doorsnede. Er 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 Meijndel, 147 ha. Het studiegebied omvat een deel van de Helmduinen en een deel van het Prinsenduin.

Resultaten

1. Aantallen territoria en nesten

In 2016 zijn 5 nesten van graspiepers (nestlocaties in bijlage 1) en 20 nesten van roodborsttapuit (nestlocaties in bijlagen 2 en 3) gevolgd, in totaal 25 nesten (Meijndel). Deze aantallen zijn lager dan in de AWD en met name in het NHD werden gevonden in 2015 (tabel 1), hoewel de zoekinspanning vergelijkbaar was in 2015 en 2016. Waarom de aantallen territoria van graspieper en roodborsttapuit lager zijn in Meijndel en de AWD vergeleken met het NHD is nog onduidelijk; overigens past het patroon in het van zuid naar noord verdwijnen van insectivore vogels uit de kustduinen.

Tabel 1. Aantallen gevolgde nesten van graspiepers en roodborsttapuiten in Meijndel, het NHD en de AWD (gegevens uit NHD en AWD komen uit 2015).

| | Meijndel | NHD | AWD |
|-----------------|----------|-----|-----|
| Graspieper | 5 | 45 | 15 |
| Roodborsttapuit | 20 | 40 | 19 |

2. Broedbiologie

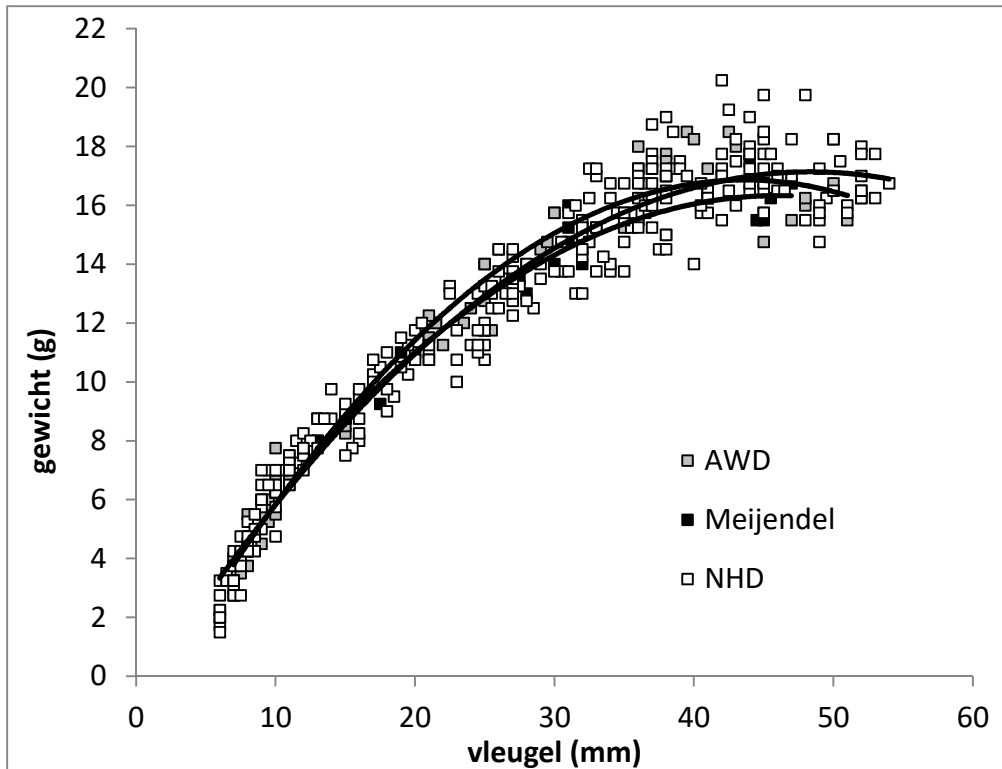
In 2015 en 2016 zijn groeicurves gemaakt, dieetkeuze en voedsel生态学 onderzocht en ook nestsucces en predatiedruk bepaald. Hierdoor hebben we een belangrijke basis gelegd voor verdiepend werk de komende jaren, zodat we gefundeerde uitspraken kunnen doen over relaties tussen de entomofauna, de verschillende insectivoren, eventuele knelpunten en beheer van duingraslanden.

2.1 Broedbiologie en voedselkeuze

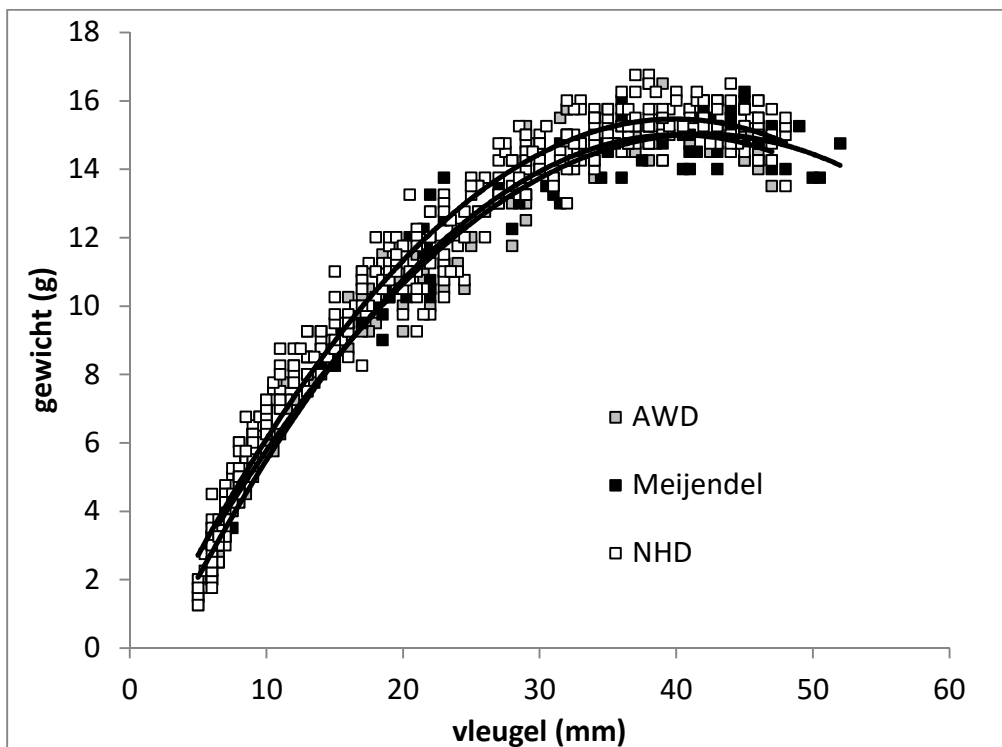
2.1.1 Gewicht en conditie

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 in 2015 en 2016 zoveel mogelijk nestjongen opgezocht om regelmatig hun gewicht, tarsuslengte en vleugellengte te bepalen. Graspieper: 375 keer een juveniel gemeten (1125 metingen, waarvan 51 in Meijndel) en roodborsttapuit: 759 keer een juveniel gemeten (2277 metingen, waarvan 315 in Meijndel).

Voor graspiepers lijkt het gewicht als functie van vleugellengte niet te verschillen tussen de drie onderzoeksgebieden (figuur 1), maar de steekproefgrootte voor Meijndel en de AWD is gering en statistiek is nog niet zinvol met deze steekproefgrootte. Roodborsttapuiten uit Meijndel en de AWD lijken structureel ongeveer 0.5 gram lichter (ongeveer 3-7% lichaamsgewicht, afhankelijk van de leeftijd) te zijn dan die uit het NHD (figuur 2), hoewel de steekproef uit Meijndel en de AWD beduidend kleiner is dan van het NHD; statistiek is nog niet zinvol met deze steekproefgrootte. Het is interessant om hier in iets meer detail naar te kijken. 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. Mogelijk is er dus minder voedsel beschikbaar voor roodborsttapuiten in studiegebieden Meijndel en AWD vergeleken met studiegebied NHD. Het geplande onderzoek 2017-2019 zal meer licht werpen op de relatie tussen stikstof, plantkwaliteit en insectenabundantie tussen de verschillende gebieden.



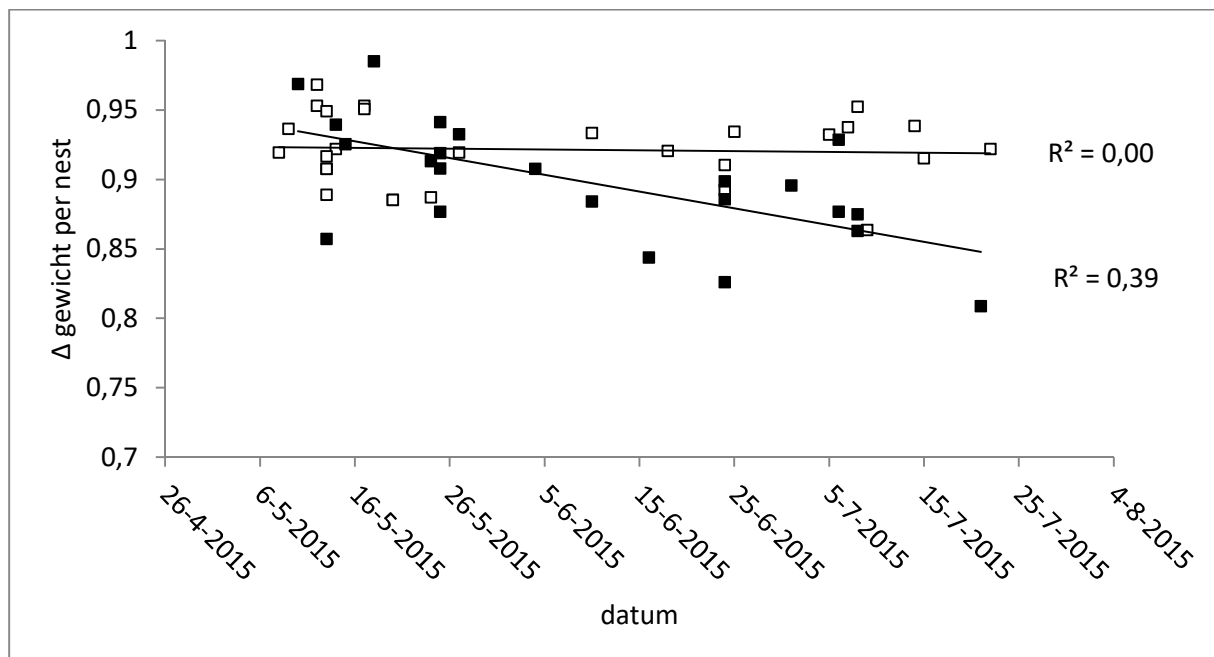
Figuur 1. Jonge graspiepers lijken niet structureel te verschillen tussen gebieden, wat betreft hun gewicht als functie van vleugellengte, maar de steekproefomvang van met name Meijndel is gering (zie tekst).



Figuur 2. Jonge roodborstapuiten uit Meijndel en de AWD (onderste twee trendlijnen) lijken gedurende hun hele ontwikkeling lichter te zijn (~0.5 gr) dan nestjongen uit het NHD (bovenste trendlijn).

Soortverschillen

Uit figuur 1, 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 (figuur 2). Spreiding in gewicht bij jonge roodborsttapuit is vrijwel constant tot maximale vleugellengte. Het gewichtsverschil tussen het lichtste en het zwaarste jong binnen een nest neemt toe bij graspiepers maar blijft gelijk bij roodborsttapuiten: jonge graspiepers verschillen sterker in gewicht binnen een nest in de loop van het broedseizoen en de waarden liggen vrijwel altijd onder die van roodborsttapuiten (figuur 3). Mogelijk is er een variërende hoeveelheid geschikt voedsel gedurende het broedseizoen voor graspiepers, maar niet voor roodborsttapuiten, waardoor gewichten van graspiepers variëren of zijn er jaareffecten op de lichaamsconditie van de nestjongen. Het geplande werk voor 2017-2019 zal meer licht werpen op prooiabundantie in relatie tot stikstof en plantkwaliteit: waarschijnlijk zijn bepaalde prooien veel gevoeliger voor verminderde plantkwaliteit dan andere (ondergrondse) prooien en bepaalt het geprefereerde dieet dus in welke mate een vogelsoort bloot staat aan prooiafnames.



Figuur 3. Het maximale verschil tussen twee jongen als fractie van het zwaarste jong in het nest, per nest van minimaal tien dagen. Gegevens uit NHD, AWD (2015) en Meijndel (2016) gecombineerd. Graspieper (zwart, $n = 25$ nesten waarvan 2 nesten uit Meijndel) en roodborsttapuiten (wit, $n = 28$ nesten waarvan 9 uit Meijndel) 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. NB: het jaar staat op '2015' om de grafiek helder te houden.

2.1.3 Voerstrategieën

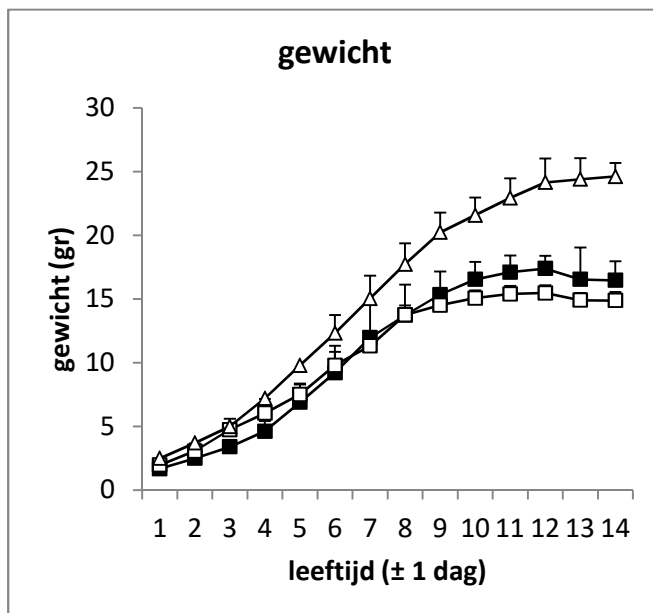
De grotere spreiding in gewicht van graspiepers ten opzichte van roodborsttapuiten (figuren 1, 2 en 3) is, los van de exacte oorzaken, des te opmerkelijker omdat de legsels van graspiepers gemiddeld 4.0 eieren bevatten en van roodborsttapuiten 5.5 eieren (tabel 2). Dus hoewel legsels van graspiepers 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 2. Gemiddelde legselgrootte \pm SD voor beide soorten in beide gebieden voor alle nesten gedurende het hele seizoen. Aantal nesten: graspieper Meijendel 4, NHD 41, AWD 14; roodborsttapuit Meijendel 20, NHD 39, AWD 19. Tapuit: alleen NHD, gemiddelde over 2007-2015, 157 nesten.

| | Graspieper | Roodborsttapuit | Tapuit |
|-----------|---------------|-----------------|---------------|
| Meijendel | 4.5 \pm 0.6 | 5.4 \pm 0.7 | - |
| NHD | 3.8 \pm 0.7 | 5.4 \pm 0.7 | 5.2 \pm 1.0 |
| AWD | 4.1 \pm 0.9 | 5.5 \pm 0.8 | - |
| totaal | 4.0 \pm 0.7 | 5.5 \pm 0.7 | 5.2 \pm 1.0 |

Uit figuur 4 blijkt dat de drie soorten een verschillend gewicht bereiken op dag 12. Een belangrijke vraag is hoe ze dat voor elkaar krijgen en hoe ze daarvoor deels andere strategieën moeten volgen binnen hetzelfde ecosysteem. 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.



Figuur 4. 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. Gecombineerde gegevens Meijendel, AWD en NHD 2015-2016.

2.1.4 Dieet nestjongen

In totaal zijn in Meijndel 120 voeringen gefilmd van volwassen roodborsttapuiten bij het nest. Filmen van graspiepers bij het nest is helaas niet gelukt, onder andere door het kleine aantal gevonden nesten ($n=5$); de nesten met jonge graspiepers zaten in dermate houtige of hoge vegetatie dat er niet gefilmd kon worden. De vergelijking met graspieperdieet is dan ook gebaseerd op het werk uit het NHD en de AWD (Van Oosten & Van den Burg 2015), dat op zijn beurt goed overeenkwam met het dieet zoals beschreven in de literatuur.

Uit het kleinschalige dieetonderzoek bij roodborsttapuiten in Meijndel komen een aantal interessante zaken naar voren, vergeleken met hetzelfde onderzoek uit de NHD en AWD (Van Oosten & Van den Burg 2015). Bovendien zijn er verschillen tussen de soorten en studiegebieden, voor nesten gefilmd in mei-begin juni (vroeg nesten):

- **Aranea** Spinnen werden nauwelijks gevoerd aan jonge roodborsttapuiten in Meijndel en het NHD, maar wel aan graspiepers en roodborsttapuiten in de AWD.
- **Coleoptera** Kevers vormen een belangrijke prooigroep voor roodborsttapuiten in alle drie de duingebieden. Ook voor tapuiten zijn rozenkevers een belangrijke prooi. Met name rozenkevers *Phyllopertha horticola* worden vaak gevoerd tussen eind mei en midden juni. Na deze periode is hun vliegtijd voorbij en worden regelmatig de grotere kleine junikevers *Anomala dubia* gevoerd. Ondanks dat rozenkevers zo algemeen zijn worden ze niet of nauwelijks gevoerd aan jonge graspiepers. 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** Rupsen vormen een belangrijke voedselbron voor roodborsttapuiten in Meijndel en ook in beide andere duingebieden. Graspiepers voeren minder rupsen dan roodborsttapuiten. Daarnaast is het opvallend dat vooral het aandeel rupsen van uiltjes (Noctuidae) zoveel lager is bij graspiepers dan bij (roodborst)tapuiten (Van Oosten & Van den Burg 2015). 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** Voor graspiepers, roodborsttapuiten en tapuiten een prooigroep van wisselend belang, mogelijk samenhangend met het aanbod van andere prooigroepen. Jonge roodborsttapuiten in Meijndel en de AWD hebben weinig diptera gevoerd gekregen. Tijdens driejarige dieetbepalingen bij tapuiten in het NHD waren diptera in één jaar en bij enkele nesten een belangrijke groep; mogelijk viel de piek van rozenkevers later dan gebruikelijk waardoor tapuiten overschakelden naar een alternatieve prooi. In meer detail: langpootmuggen worden betrekkelijk veel gevoerd aan jonge graspiepers in het NHD maar niet in AWD. 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.

Hoewel dit nest niet gefilmd kon worden, bleek tijdens nestobservaties dat een paartje roodborsttapuit in Meijndel (Helmduinen) tientallen uitsluitende heidelibellen sp. (*Odonata*, *Sympetrum*) aan hun jongen voerde (foto 3).

Het dieet van de roodborsttapuit lijkt sterk op dat van de tapuit, hoewel de steekproefgrootte verschilt voor deze twee soorten. Het dieet van graspiepers wijkt af van roodborsttapuit en tapuit: veel minder kevers, minder rupsen en met name minder Uiltjes. Bij de twee late legsels 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 (Van Oosten & Van den Burg 2015).



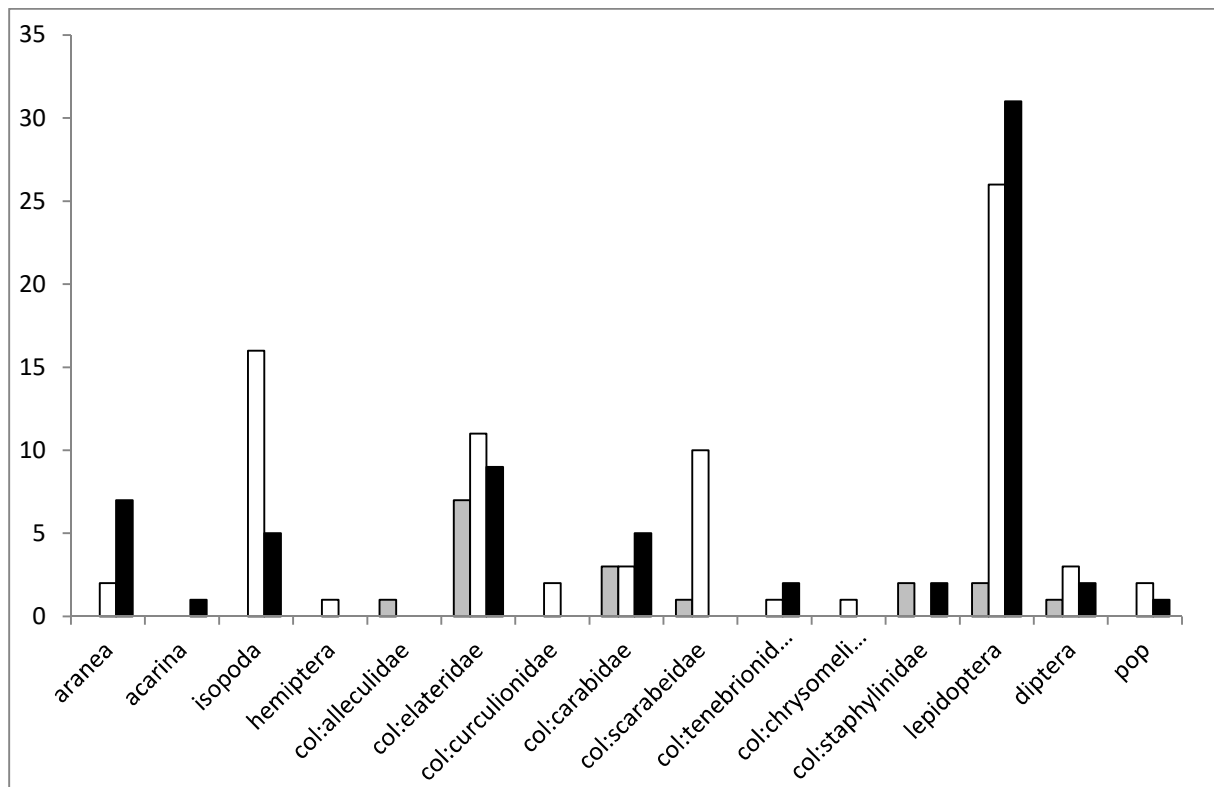
Foto 2. Links: roodborsttapuit man met een kleine junikever en rechts: roodborsttapuit vrouw met een gammauiltje, Meijndel 2016.

Tabel 3. Gefilmd dieet van nestjonge roodborstapuiten in Meijendel.

| Orde | Familie | Soort | 79 prooien | 75 prooien | |
|-------------|---------------|-------------------------------|--------------|--------------|------|
| | | | 69 voeringen | 51 voeringen | |
| | | | 10 juni | 24 juni | |
| | | | fractie | fractie | |
| Aranea | | | 0.03 | 0.01 | |
| Haplotaxida | | | 0.01 | - | |
| Isopoda | | | 0.01 | 0.03 | |
| Orthoptera | | | 0.06 | 0.07 | |
| Coleoptera | | | 0.44 | 0.08 | |
| | Curculionidae | | - | 0.01 | |
| | Elateridae | | - | 0.01 | |
| | Scarabeidae | <i>Phyllopertha horticola</i> | | 0.44 | 0.01 |
| | | <i>Anomala dubia</i> | | - | 0.01 |
| Lepidoptera | | | 0.22 | 0.56 | |
| | Geometridae | | - | 0.03 | |
| | Noctuidae | | 0.05 | 0.15 | |
| | Pyralidae | | - | 0.37 | |
| Diptera | | | 0.03 | 0.08 | |
| | Asilidae | | 0.03 | 0.01 | |
| | Therevidae | | - | 0.03 | |
| | Calliphoridae | | - | 0.01 | |
| | Syrphidae | | - | 0.01 | |
| Gastropoda | | | - | 0.03 | |
| Onbekend | | | 0.20 | 0.15 | |



Foto 3. Vrouw roodborstapuit met uitsluitende heidelibel sp. (*Sympetrum sp.*), een veel gevoerde prooi bij een nest in de Helmduinen.



Figuur 5. Het gesommeerde aantal arthropoden van 9 pluggen per gebied: grijs = Meijndel, wit = NHD, zwart = AWD. Rupsen zijn de meest bemonsterde bodemdieren in beide gebieden.

Prooiaanbod

Het aantal bodemdieren in de pluggen uit de Helmduinen in Meijndel was opvallend lager ($n=17$) dan uit het NHD ($n=78$) en de AWD ($n=65$) (figuur 5). Ook in 2009 werden minder rupsen maar meer kniptorlarven (elateridae) aangetroffen in de Helmduinen vergeleken met het NHD (Van Oosten, *ongepubliceerde data*), maar in 2011 werd geen verschil in aantal van beide insectengroepen aangetroffen tussen Meijndel en het NHD (Van Oosten 2012). In Meijndel in 2016 waren larven van kniptorren de meest aangetroffen groep, maar de aantallen waren nog altijd lager dan in beide andere duingebieden. In de AWD en NHD vormden rupsen de meest aangetroffen groep (figuur 5); deze zijn in Meijndel vrijwel niet aangetroffen. In de laatste pluggenronde (eind juli) werden in alle drie de NHD pluggen larven van rozenkevers aangetroffen, maar nauwelijks in Meijndel en helemaal niet in de AWD. Dit is opvallend omdat deze kevers wel in Meijndel en de AWD voorkomen. Blijkbaar is het voorkomen toch meer lokaal dan gedacht, zeker van de larven.

Waarom de aantallen bodeminsecten in Meijndel laag zijn in vergelijking met beide andere gebieden is nog niet goed bekend. Het zou een effect van steekproefgrootte kunnen zijn, maar ook de realiteit kunnen reflecteren: het is opvallend dat de alle nesten van roodborsttapuit in de Helmduinen rond waterplassen zaten (bijlage 2). Mogelijk is daar voldoende voedsel te vinden, in tegenstelling tot in de duingraslanden zelf. In studiegebied NHD zijn geen waterplassen en broeden roodborsttapuiten in de duingraslanden, analoog in

de situatie in het Prinsenduin. Dat geldt ook voor studiegebied AWD (Van Oosten & Van den Burg 2015).

2.2 Nestsucces en predatie

Naast voedselbeschikbaarheid is predatie de andere grote component die populatiedynamica beïnvloedt. Hierom is onderzocht wat de rol van predatie is op het nestsucces van beide zangvogels. Zo kunnen we een eerste inschatting maken in hoeverre populaties in stand kunnen blijven door lokale jongenaanwas of sterk afhankelijk zijn van immigratie.

Er blijken grote verschillen in (Mayfield) nestsucces tussen de 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 Meijendel en het NHD zijn de kansen veel groter (tabel 4). Het is dus zeer de vraag in hoeverre de populaties van graspieper en roodborsttapuiten in de AWD op eigen benen staan. Het valt niet uit te sluiten dat herhaaldelijk nestbezoek door de onderzoeker de predatiekansen positief heeft beïnvloed. In dat geval zou de beïnvloeding niet sterk verschillen tussen de gebieden omdat de bezoekfrequentie hetzelfde was; het veel lagere nestsucces in de AWD wordt hier niet logischerwijs door verklaard. In het geplande onderzoek 2017-2019 zal nestpredatie ook worden gemonitord, als bewuste bijvangst van bepalingen van groei en conditie van nestjongen.

Tabel 4. Mayfield nestsucces voor Graspieper, Roodborsttapuit en Tapuit. Aantal nestdagen Graspieper: Meijendel 23 (niet gebruikt), NHD 268.5 en AWD 57. Roodborsttapuit: Meijendel 163.5, NHD 357 en 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 |
|---------------------|------------|-----------------|---------------|
| Meijendel | nvt | 0.260 | - |
| NHD | 0.190 | 0.211 | 0.138 - 0.776 |
| AWD | 0.029 | 0.035 | - |

3. Routes van prooien binnen het ecosysteem

In 2015 en 2016 is aan de hand van de eerste dieetgegevens geprobeerd in te schatten in hoeverre belangrijke prooien gebruik maken van verschillende routes binnen het ecosysteem van kalkrijke duingraslanden. 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.

3.1 Verschillende prooien, verschillende routes door het voedselweb

De onderzochte vogelsoorten eten vrijwel geen detritivore insecten (tabel 5), 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. Uit eerder onderzoek blijkt dat larven in de bodem organische gifstoffen als dioxines en PCB's accumuleren maar dat bovengrondse, herbivoren zoals rupsen en sprinkhanen dat niet doen (Van Oosten & Van den Burg 2014), ook in Meijendel. Herbivore insecten zouden meer bloot staan aan slechte plantkwaliteit als gevolg van stikstof (zie Discussie en Van Oosten en Van den Berg 2016a). Omdat verschillende prooitypen (detritivoren, herbivoren en carnivoren) zich via andere routes door het voedselweb bewegen, staan ze in verschillende mate bloot aan organische gifstoffen en een slechte plantkwaliteit door een overmaat aan stikstof. In Meijendel bleek het niet mogelijk het dieet van jonge graspiepers te bepalen vanwege het geringe aantal nesten dat gevonden is, die daarnaast op een niet-filmbare plaats zaten vanwege de vegetatie. Een uitdaging blijft in de toekomst het percentage 'onbekende prooien' omlaag te brengen door nauwkeuriger te gaan filmen, en meer nesten te gaan filmen.

Het dieet van nestjonge graspiepers en roodborsttapuiten verschilt van elkaar (Van Oosten & Van den Burg 2015). 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 5. Fractie prooien per voedselgilde, voor beide soorten en per gebied.

| | roodborsttapuit | | | graspieper | |
|-------------|-----------------|------|------|------------|------|
| | Meijendel | NHD | AWD | NHD | AWD |
| carnivoor | 0.06 | 0.18 | 0.20 | 0.07 | 0.19 |
| herbivoor | 0.71 | 0.50 | 0.63 | 0.32 | 0.44 |
| detritivoor | 0.03 | 0.02 | 0.01 | 0 | 0.01 |
| onbekend | 0.18 | 0.11 | 0.12 | 0.41 | 0.26 |

3.2 Uitkomst eieren en fysiologische aandoeningen

In de tapuitenpopulatie van het NHD komt tot 30% van de gelegde eieren niet uit, gemiddeld 20% per jaar. In 2015 en 2016 bleken maximaal 5% van de graspiepereieren en maximaal 9% van de roodborsttapuiteieren niet uit te komen in Meijndel, de AWD en het NHD (tabel 6). Dit is veel minder dan bij tapuiten. De uitkomstpercentages bij graspieper en roodborsttapuit in Meijndel zijn hoog, net als in NHD en AWD.

In totaal zijn vier niet-uitgekomen eieren verzameld in Meijndel: 1 van graspieper en 3 van roodborsttapuit. Het graspiepere ei had een dooierinfectie, in 1 ei van roodborsttapuit werd geen afwijking waargenomen, 1 was te rot en het derde ei had een dooierinfectie. Deze afwijkingen werden ook in het NHD en AWD vastgesteld bij deze twee soorten (Van Oosten & Van den Burg 2015) en ook bij tapuiten (Van Oosten 2015).

Tabel 6. De gemiddelde fractie uitgekomen eieren \pm SD. Aantal nesten graspieper: Meijndel 5, NHD 41, AWD 14. Aantal nesten roodborsttapuit: Meijndel 16, NHD 39 en AWD 19. Tapuit: alleen NHD, gemiddelde over 2007-2015, 157 nesten. Ei-uitkomst tapuit: gemiddelde \pm SD ei-uitkomst gedurende 2008-2013

| | Graspieper | Roodborsttapuit | Tapuit |
|----------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Meijndel | 0.94 \pm 0.09 | 0.96 \pm 0.05 | - |
| 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 | - |

4. Discussie

In het vooronderzoek *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) en vormt een basis voor gepland onderzoek in 2017-2019 (Van Oosten & Van den Burg 2016a,b). 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 te achterhalen in hoeverre bijvoorbeeld de overleving en het aantal jongen wordt beïnvloed door de omstandigheden. Vogels zijn wel goed telbaar en goed te onderzoeken, vergeleken met in feite alle andere dieren van het duingraslanden. Door vogels als gids voor het ecosysteem van duingraslanden te gebruiken zoeken we naar de knelpunten of veranderingen die aan de basis staan van de afname van sommige vogelsoorten en de toename van andere.

In het vooronderzoek 2015 en 2016 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 aminozuurgebreken). 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 is de vraag waarom gewichtsverschillen bij graspiepers in de loop van het broedseizoen zo toenemen en bij roodborsttapuiten niet. Vermoedelijk is er voor roodborsttapuiten voldoende voedsel gedurende het hele broedseizoen en varieert dat aanbod voor graspiepers. Een belangrijk voedsleecologisch verschil tussen beide soorten is dat roodborsttapuiten, net als tapuiten, wel in de bodem peuren (eigen observaties) terwijl graspiepers dat niet doen: die pikken hun prooi op (Glutz & Bauer 1985). Door deze verschillende foerageerstrategieën

verschillende 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 deels de verklaring voor de sterkere gewichtsverschillen bij jonge graspiepers.

Bij tapuiten en veel andere zangvogels correleert vroeg-in-het-seizoen-uitvliegen positief met overleving tot het volgend jaar (Van Oosten *et al.* 2016a). Ook gewicht-bij-uitvliegen correleert positief met de overlevingskansen (zie bijvoorbeeld Kremetz *et al.* 1989, Smith *et al.* 1989, Verboven & Visser 1998, Naef-Daenzer *et al.* 2001, Vitz & Rodewald 2011). Voor graspiepers en roodborsttapuiten die later in het seizoen uitvliegen is de overlevingskans dus waarschijnlijk lager dan voor jongen die eerder uitvliegen. Daarnaast zal de gemiddelde overleving van een jonge graspieper later in het seizoen nog lager kunnen zijn gezien de toenemende gewichtsverschillen binnen een nest: de zwaardere jongen zullen de betere concurrent zijn van de jongen met het lichtste gewicht, die, hoewel de lichte jongen ook uitvliegen, een veel lagere overlevingskans zullen hebben. Hierdoor dragen laat uitgevlogen graspieperjongen waarschijnlijk minder bij aan de populatiegroei dan laat uitgevlogen jongen van roodborsttapuiten. (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.) 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, zal in de toekomst moeten blijken.

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. Daarnaast zullen lokale factoren als de mate van begrazing hebben bijgedragen aan veranderingen in de insectenfauna van duingraslanden, door structuurveranderingen in de kruidlaag en afname van de strooisellaag (Wouters & Remke 2012, Nijssen *et al.* 2014). 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 dat er een effect is op insectivoren die veel rupsen eten, 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 natuurlijke

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 nachtvlinders aan zijn jongen, evenals tapuiten. Graspiepers voeren veel minder nachtvlinderrupsen, maar veel spinnen en diptera, met name langpootmuggen.

Hoewel roodborsttapuiten algemeen zijn, is het belangrijk te beseffen dat de aantallen roodborsttapuiten lager zijn dan van graspiepers in de AWD en het NHD (en niet gek veel hoger dan van tapuiten in het NHD!), 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 nachtvlinderrupsen. In de Helmduinen van Meijendel werden juist meer roodborsttapuiten dan graspiepers aangetroffen: hooguit één territorium van graspieper tegen ongeveer 7-9 van roodborsttapuit. Mogelijk is hier te weinig grazige vegetatie voor graspiepers om hun nest in te bouwen; roodborsttapuiten broeden in de Helmduinen in opschietend gras dat in kleine pollen duindoorn staat. In dit verband is het opvallend dat in het Prinsenduin zeker 5-10 zingende graspiepers werden vastgesteld en zeker 5 paar roodborsttapuiten: het Prinsenduin is veel grassiger dan de Helmduinen en lijkt dat dat betreft meer op het Vogelduin (NHD). Hier zijn graspiepers waarschijnlijk algemener dan roodborsttapuiten, net als in de AWD en het NHD. Dit indiceert dat ook lokale effecten, zoals mogelijk geschikte vegetatie om een nest te bouwen, een rol kunnen spelen in vogelabundantie, naast effecten die op grotere schaal spelen zoals slechte plantkwaliteit veroorzaakt door een overmaat aan stikstof.

De taxonomische samenstelling van het dieet van roodborsttapuiten lijkt anders dan dat van graspiepers, maar lijkt grote overeenkomsten te vertonen met het dieet van tapuiten in het Vogelduin (Van Oosten & Van den Burg 2015; met de kanttekening dat dieetbepalingen 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 nachtvlinderrupsen, 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 Meijendel en de AWD!).

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 nachtvlinders: wellicht zijn de absolute aantallen prooien sterk afgenomen. Tapuiten hebben zeker 60% meer voedsel nodig (4400 kJ) dan roodborsttapuiten (2700 kJ) om hun gewicht te bereiken, berekend met de methode van Weathers (1992). Dus hoewel het taxonomisch dieet van roodborsttapuit en tapuit grote overeenkomsten vertoont (Van Oosten & Van den Burg 2015), verschillen de benodigde aantallen prooien 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: Meijndel en AWD versus NHD

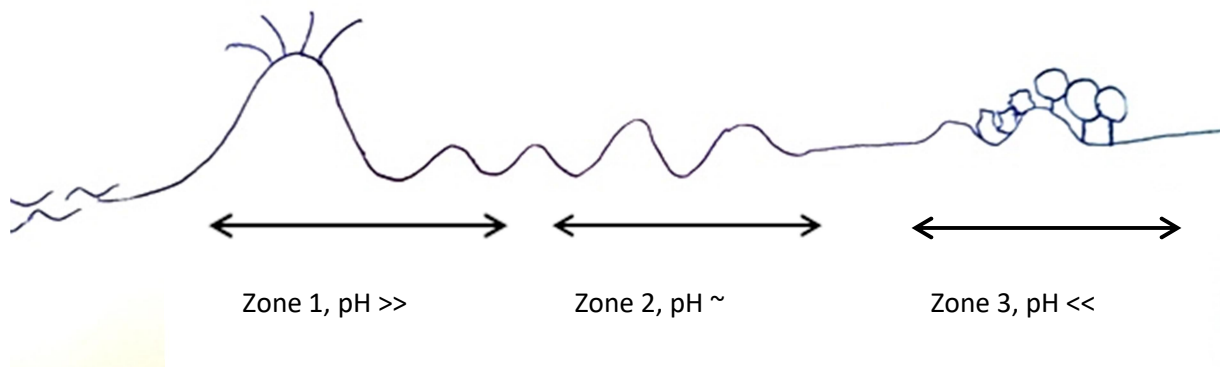
Lichaamsgewicht, een maat voor een conditie, van jonge roodborsttapuiten in Meijndel en de AWD lijkt lager dan in het NHD (ongeveer 3-7 % lichaamsgewicht, afhankelijk van leeftijd). Een lager gewicht is uiteindelijk het resultaat van minder voeding per jong. De vraag is waarom jongen in Meijndel en de AWD minder voeding lijken te krijgen dan NHD jongen. De AWD ogen schraler dan het NHD en de Helmduinen in Meijndel zijn erg kort begroeid ('gegolfbaniseerd'). Hierdoor is het voorstelbaar dat de aantallen geschikte insecten kleiner zijn in Meijndel en de AWD dan in het NHD, waardoor nestjongen mogelijk met een lager gewicht uitvliegen in Meijndel en de AWD. In de plaggen zijn in Meijndel inderdaad erg weinig insecten aangetroffen in vergelijking met met name het NHD. Misschien komen er in de duingraslanden van Meijndel dusdanig weinig insecten voor dat roodborsttapuiten het alleen kunnen bolwerken rond waterplasjes waar wel voldoende prooien voorkomen?

In deze studie is niet in detail onderzocht waar de oudervogels hun prooien vangen. Wel was de indruk dat de prooien over het algemeen dicht bij het nest worden gevangen (maximaal 150 meter afstand) en dat de oudervogels niet grote afstanden aflegden om in een specifiek terreindeel te foerageren (bijvoorbeeld naar een onbegraasd of juist begraasd terreindeel). Bij tapuiten in het NHD is hier wel specifiek naar gekeken: tapuiten vangen inderdaad rond het nest hun voedsel (Van Oosten et al. 2014).

Uit de insecten-bemonsteringegevens komt naar voren, hoewel de steekproef klein is, dat er mogelijk veel minder rupsen in Meijndel voorkomen vergeleken met beide andere duingebieden. Het NHD lijkt de meest complete entomofauna te huisvesten: naast soorten van kort begroeide zandige vegetatie (rozenkeverlarven) als van hoge grasvegetatie (detritivoren als pissenbedden) worden in de plaggen aangetroffen. Meer inzicht in de insectenfauna (diversiteit, abundantie) in relatie tot de avifauna van duingraslanden in de verschillende duingebieden is doel voor de komende jaren.

4.2.2 Predatie

Naast voedselbeschikbaarheid vormt predatie een andere belangrijke sturende factor van populaties. De nestpredatie zoals vastgesteld in Meijndel en 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 kleurringstudies. Door het kleurringen en weer aflezen van vogels kunnen we bepalen in hoeverre vogels uitwisselen tussen populaties. Wanneer vrijwel geen vogels in het volgend jaar worden teruggezien is de kans groot dat ze zich elders gevestigd hebben. In de AWD is de situatie waarschijnlijk anders: in vergelijking met beide andere gebieden is het nestsucces extreem laag (jongen vliegen uit in 3-4% van de nesten). Hoewel we geen gegevens hebben over de populatie-dynamica van beide zangvogels in de AWD, zal dit lage nestsucces leiden tot een krimpende populatie, die mogelijk grotendeels bestaat bij gratie van immigratie van elders.



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. 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 van bovenstaande figuur 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 en mineralenbeschikbaarheid. 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 vermoedelijk 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; in beide andere duingebieden (Meijendel en de AWD) is de soort uitgestorven. 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 *et al.* 2016b), 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 & Van den Burg 2012, 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 en 2016 waren we daarom gebrand niet-uitgekomen eieren te verzamelen en de inhoud daarvan

te inspecteren in Meijndel, het NHD en de AWD. In tegenstelling tot bij tapuiten blijkt bij graspiepers en roodborsttapuiten maar een zeer gering percentage van de eieren niet uit te komen in alle drie de gebieden, ondanks (in 2013) vergelijkbare hoeveelheden gifstoffen. Wel hebben embryo's in deze schaarse niet-uitgekomen eieren dezelfde afwijkingen als de tapuitenembryo's, ook in Meijndel. Blijkbaar vormt ei-uitkomst geen probleem bij graspiepers en roodborsttapuiten in de onderzochte duingebieden.

Ook in de binnenlandse Aekingerzandpopulatie van de tapuit komen eieren niet uit, maar minder frequent dan in het NHD en dat is opvallend omdat de POP gehaltes 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 (zie ook de toelichting van dit mechanisme in Van Oosten & Van den Burg 2016a). De aminozuurvorming kan haperen in kalkrijke gebieden met een hoge pH (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. In kalkrijke duinen zal de scheve aminozuurverhouding wel een rol kunnen spelen bij het niet-uitkomen van eieren, zie Van Oosten & Van den Burg (2016a).

Conclusies en toekomst

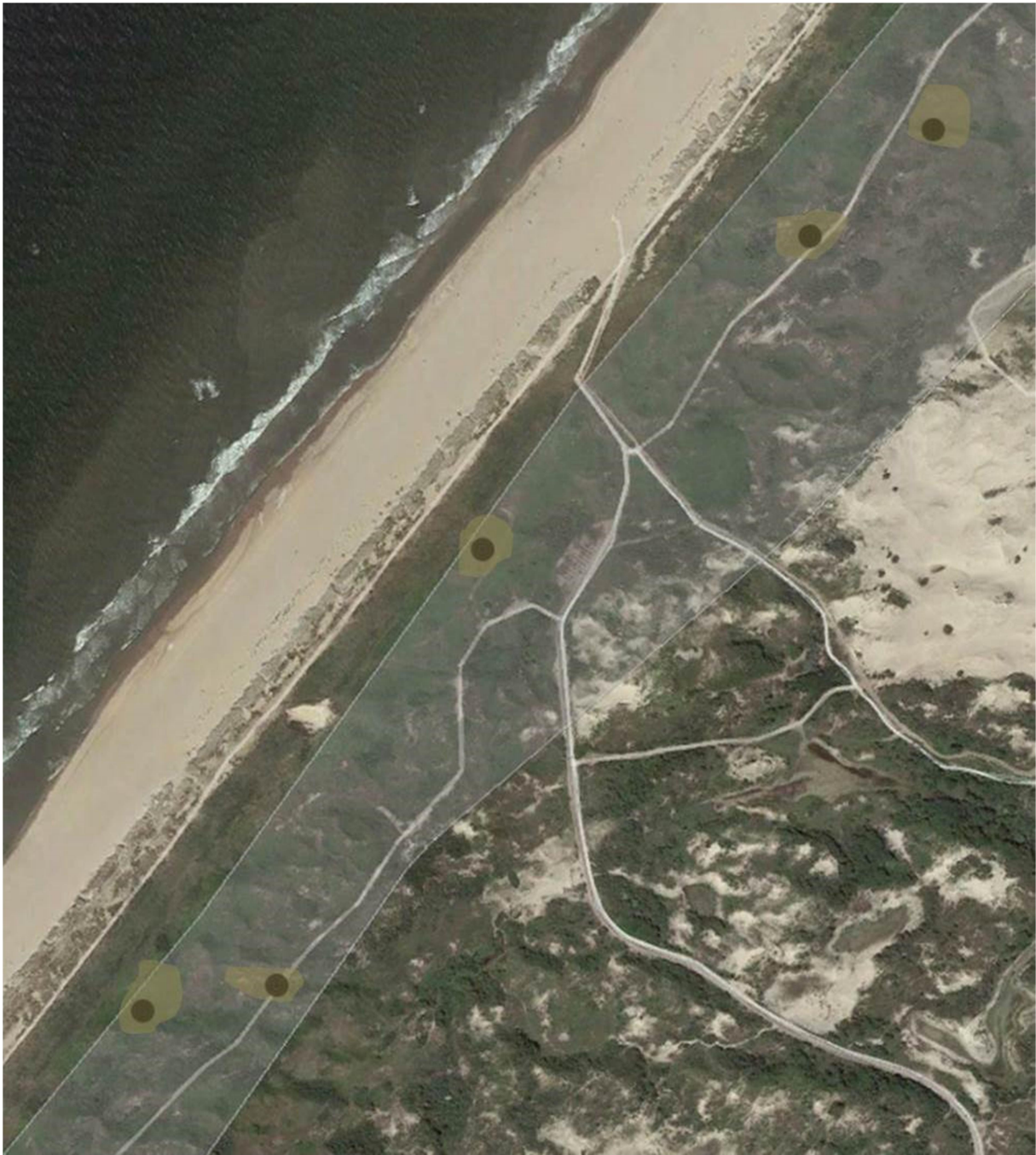
We hebben in 2015 en 2016 een basis gelegd voor onderzoek naar beperkende factoren voor de fauna van duingraslanden. Graspieper, roodborsttapuit en tapuit komen naast elkaar voor in duingraslanden maar maken op deels verschillende manieren gebruik van het voedselweb. Hierdoor verschillen de knelpunten tussen de soorten. Mogelijk vormt insectenabundantie een knelpunt voor graspiepers, omdat de gewichten tussen jongen binnen een nest sterk variëren. We hebben vooralsnog geen sluitende ideeën –maar wel een hypothese (Van Oosten & Van den Burg 2016a,b)- hoe die knelpunten ontstaan kunnen zijn en welke prooien zijn afgenomen. De dichtheid roodborsttapuiten ligt lager dan van graspiepers in het Prinsenduin (Meijndel), het NHD en deels de AWD. Mogelijk ligt hier een verband met de sterk afgenomen aantallen nachtvinders (belangrijke prooi voor roodborsttapuiten maar minder belangrijk voor graspiepers), waardoor de draagkracht van het ecosysteem met lagere dichtheden al bereikt is (de soort zou dus algemener kunnen zijn dan hij momenteel is, in een onaangetaste situatie). Tapuiten maken mogelijk gebruik van dezelfde prooi-insecten 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. 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 recente verleden algemeen waren, nu geen plek meer hebben en of die zorgelijke staat kan worden verholpen door maatregelen.

Literatuur

- Boele A., Van Bruggen J., Van Dijk A.J., Hustings F., Vergeer J.-W. & Plate C.L.. 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: 65-79.
- Brooks D.R., Bajer 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: 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: 279-291.
- 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: 95-101.
- Hustings F. & Vergeer J.-W. 2002. *Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000*. KNNV, Leiden.
- 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: 511-526.
- Krementz D.G., Nichols J.D. & Hines J.E. 1989. Postfledging survival of European Starlings. *Ecology* 70: 646-655
- Naef-Daenzer B., Widmer F. & Nuber M. 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: 267-281.
- Nijssen M., Wouters B., Vogels J., Kooijman A., Van Oosten H., Van Turnhout C., Wallis de Vries M., Dekker J. & Janssen I. 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: 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.
- Smith H.G., Källander H., & Nilsson J.A. 1989. The trade-off between offspring number and quality in the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 58:383-401.
- 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 Agrokennis.
- Van Oosten H.H. 2012. *Relatie tussen tapuiten, insecten en beheer in de Helmduinen 2010-2011*. Stichting Bargerveen, Nijmegen.
- 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.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: 61-69.
- Van Oosten H.H. 2015. *On the brink of extinction: biology and conservation of Northern Wheatears in the Netherlands*. Proefschrift RU Nijmegen.
- Van Oosten H.H. & Van den Burg A.B. 2015. *Limitaties voor insectivore vogels in het duinvoedselweb – vooronderzoek 2015. Rapport Oenanthe Ecologie & Stichting BioSFeer, Wageningen & Otterlo. Rapportnummer Oe2015-02*.
- Van Oosten H.H. & Van den Burg, A.B. 2016a. *Beknopt overzicht stressoren voor duingraslandavifauna*. Oenanthe Ecologie & Stichting Biosfeer, Wageningen & Otterlo.
- Van Oosten H.H. & Van den Burg, A.B. 2016b. *Oprachtingschrijving 'Voedselkwaliteitsverlies door*

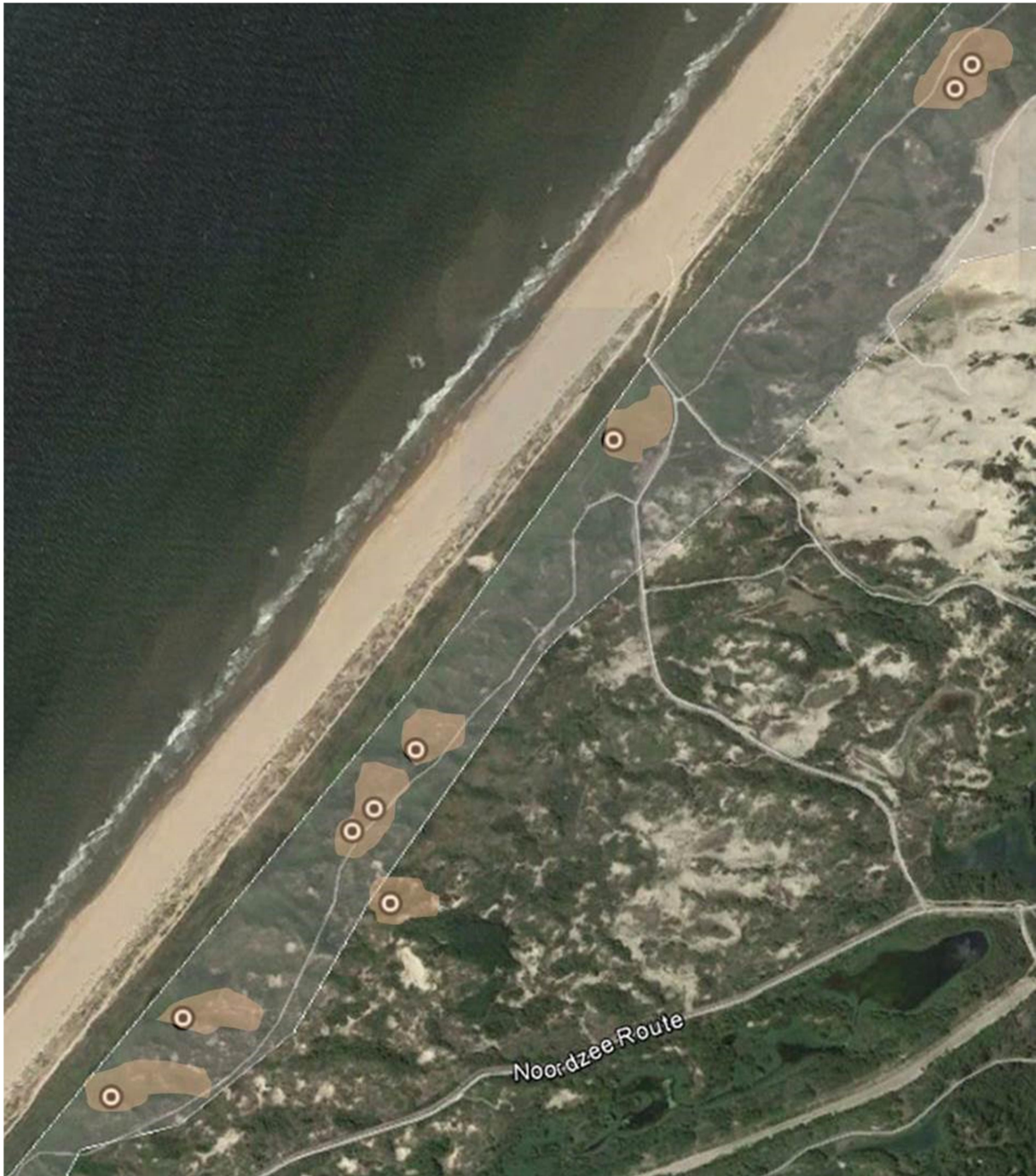
- stikstofdepositie als knelpunt voor faunaherstel in kalkrijke duingraslanden'. Oenanthe Ecologie & Stichting Biosfeer, Wageningen & Otterlo.
- Van Oosten H.H., Roodbergen M., Versluijs R. & Van Turnhout C.A.M. 2016a. Stage-dependent survival in relation to timing of fledging in a migratory passerine, the Northern Wheatear (*Oenanthe oenanthe*). Journal of Ornithology. DOI 10.1007/s10336-016-1379-6
- Van Oosten H.H., Mueller J.C., Ottenburghs J., Both C. & Kempenaers B. 2016b. Genetic structure among remnant populations of a migratory passerine, the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*. Ibis 158: 857-867.
- Van Reisen J. 2011. Vogels in een veranderend duin: broedvogelmonitoring in Berkheide van 1984 tot 2010. Coastal & Marine (EUCC) / Kust & Zee, Leiden.
- Verboven N. & Visser M. 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.
- Vitz A.C. & Rodewald A.D. 2011. Influence of condition and habitat use on survival of post-fledging songbirds. Condor 113: 400-411.
- Weathers W.W. 1992. Scaling nestling energy requirements. Ibis 134: 142-153.
- Wouters B. & Remke E. 2012. Onderzoeksprogramma Levende Duinen. Stichting Bargerveen.



Bijlage 1. Nestlocaties en geschatte territoriumgrenzen van graspiepers in het studiegebied.



Bijlage 2. Nestlocaties en geschatte territoriumgrenzen van roodborsttapuiten in het noordelijk deel van het studiegebied (Helmduinen).



Bijlage 3. Nestlocaties en geschatte territoriumgrenzen van roodborsttapuiten in het zuidelijk deel van het studiegebied (Prinsenduin).