

Broed- en voedsielecologie van Tapuit: Opstap naar herstel van de faunadiversiteit in de Nederlandse kustduinen

Herman van Oosten, Chris van Turnhout, Peter Beusink, Frank Majoor,
Koen Hendriks, Marten Geertsma, Arnold van den Burg en Hans Esselink

Februari 2008



Colofon:

© Bargerveen 2008,

Dit rapport is samengesteld in samenwerking met Sovon Vogelonderzoek Nederland, in opdracht van Vogelbescherming Nederland en Ministerie van LNV (O+BN).

Niets uit dit rapport mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Stichting Bargerveen en/of de opdrachtgever.

Stichting Bargerveen,
Afdeling Dierecologie en -ecofysiologie & Afdeling Milieukunde
Radboud Universiteit Nijmegen (RU)
Postbus 9010
6500 GL NIJMEGEN
Telefoon:024-3653288
Fax:024-3653030
E-mail: h.vanoosten@science.ru.nl / h.esselink@science.ru.nl

Broed- en voedseleecologie van Tapuit: Opstap naar herstel van de faunadiversiteit in de Nederlandse kustduinen

Herman van Oosten^{1,3}, Chris van Turnhout², Peter Beusink¹, Frank Majoor², Koen Hendriks³, Marten Geertsma¹, Arnold van den Burg¹, en Hans Esselink^{1,3}

¹ Stichting Bargerveen

² SOVON Vogelonderzoek Nederland

³ Radboud Universiteit Nijmegen



o+bn

Deze rapportage is samengesteld door:
Stichting Bargerveen / Radboud Universiteit Nijmegen
en SOVON vogelonderzoek Nederland
in opdracht van Vogelbescherming Nederland
en Ministeri van LNV OBN



Inhoudsopgave

Dankwoord	2
Samenvatting	3
1. Inleiding	4
2. Populatiedemografie van de Tapuit	6
2.1 Inleiding	6
2.2 Methoden	6
2.3 Resultaten en Discussie	7
3. Vegetatie en ongewervelden fauna	10
3.1 Methoden	10
3.2 Resultaten	14
3.2.1 Vegetatiesamenstelling	14
3.2.2 Abundantie- en diversiteitverschillen in ongewervelde fauna	16
3.2.3 Invloed vegetatie op rupsen en keverlarven	17
3.2.4 Verschillen tussen bewoonde en verlaten gebieden	20
3.2.5 Verschillen in voedselaanbod tussen territoria	21
3.2.6 Aantallen Konijnen	23
4. Dieet van nestjonge Tapuiten	23
4.1 Methoden	23
4.2 Resultaten	24
4.2.1 Dieet	24
4.2.2 Prooiaandeel gedurende het broedseizoen	25
4.2.3 Lengte en massa van de gevoerde prooidieren	25
5. Discussie en Conclusies	27
6. Suggesties voor terreinbeheer	30
7. Werkplan 2008	32
Literatuur	33

Dankwoord

PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland wordt hartelijk bedankt voor het faciliteren van ons onderzoek in het Noordhollands Duinreservaat. Ook voor het gebruik dat van Het Huisje konden maken gedurende het veldseizoen en voor de plezierige samenwerking. Rienk Slings, PWN: hartelijk dank! Gerrit Speek van het Vogeltrekstation wordt bedankt voor het verstrekken van de ringvergunningen waardoor honderden Tapuiten konden worden geringd. Dit gebeurde met name door Frank Majoor, waarvoor dank. Remco Wester assisteerde bij het veldwerk. Ralf Verdonschot wijdde een van ons in in de wereld van de statistiek: bedankt! Voorts zijn de spinnen gedetermineerd door Joost Vogels, waarvoor dank. Cees de Vries wees ons op enkele Tapuiten-territoria.

Het Deskundigenteam Duin- en Kustlandschap en de Expertisegroep Fauna worden bedankt voor hun commentaar op dit onderzoek. Het populatiedeel werd gefinancierd door Vogelbescherming Nederland en het voedsleecologisch deel in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur, Directie Kennis, Ministerie van LNV. Waarvoor hartelijk dank!

Samenvatting

Atmosferische depositie van stikstof en vermindering van duindynamiek leiden tot toename van vegetatiebiomassa en –structuur. In hoeverre vegetatieveranderingen doorwerken op andere niveaus in de voedselketen is onbekend. Doel van het onderzoek is te achterhalen welke verschuivingen in de entomofauna plaatsvinden, hoe deze verschuivingen doorwerken op hogere niveaus en hoe door middel van specifiek beheer kan worden ingegrepen. De verwachting is dat verruiging van de vegetatie zal leiden tot een afname van insectendiversiteit op landschapsschaal door een afnemende heterogeniteit. Uiteindelijk zal dit ook leiden tot het verdwijnen van karakteristieke soorten vanuit de hoogste trofische niveaus in de duinen.

De heterogeniteit van de duinen maakt onderzoek naar de effecten van VER-factoren zeer gecompliceerd. Door te werken met een toppredator als model voor de invloed van deze effecten, kunnen de meest essentiële veranderingen in de entomofauna sneller worden bepaald. Veranderingen in de bodem en vegetatie leiden tot verschuivingen in de entomofauna die vervolgens leiden tot dieetverschuivingen en mogelijk vermindering van broedsucces en populatieomvang bij toppredatoren, zoals in dit project de Tapuit. Door het dieet van nestjonge Tapuiten en de entomofauna (het voedselaanbod) in enkele vegetatie-successiestadia (Duinsterretje-vegetatie, kort duingrasland en vergraste delen) te onderzoeken, kunnen vegetatiegerelateerde verschuivingen in de entomofauna worden bepaald. Het nestsucces van de Noord-Hollandse Tapuitenpopulatie laat zien in hoeverre deze verschuivingen invloed hebben op overleving van nestjongen.

Het dieet van nestjonge Tapuiten bestond tot 60% uit Kniptorlarven en vlinderrupsen. De hoeveelheid voedsel was in 2007 waarschijnlijk voldoende om genoeg jongen uit te laten vliegen voor het in stand houden van de populatie. Jongensterfte als gevolg van voedselgebrek werd nauwelijks vastgesteld. De hoogste insectendiversiteit (op standplaatschaal) en –abundantie werd bereikt in grasruigten, de laagste in de Duinsterretje-vegetatie. Duinsoorten die zijn aangepast aan een extremer microklimaat verdwijnen door vegetatiesuccessie. Zo worden bij toenemende successie Zwartlijven vervangen door Kniptorren en Kniptorren door Zwartkevers. De bodembewonende vlinderrupsen komen alleen voor in korte duingraslanden en verdwijnen door verruiging. Verruiging van de vegetatie leidt tot verschuivingen in de entomofauna: de diversiteit wordt groter, maar karakteristieke soorten verdwijnen. Een dikke humuslaag en hogere vegetatie bufferen het microklimaat in grasruigten, waardoor algemene en minder kritische soorten kunnen voorkomen. De hoge insectenabundantie in grasruigten is echter irrelevant voor de Tapuit: ze foerageren niet in grasruigten, omdat hun foerageerstrategie daarvoor niet geschikt is. Kleine, door Tapuiten verlaten korte duingraslandrelicten bevatten evenveel voedsel per monster als de bewoonde gebieden, dus een gebrekkige voedselbeschikbaarheid lijkt eerder te worden veroorzaakt door een tekort aan geschikt foerageergebied dan de afwezigheid van voedsel in verruigde terreindelen. De hypothese is dat de droge korte duingraslanden voor Tapuiten te versnipperd zijn geraakt. Deze hypothese zal in 2008 verder onderzocht worden door elders in het Nederlands duingebied grote op het oog geschikte vlakken op te sporen en op prooiaanbod te onderzoeken.

Mogelijk kunnen korte duingraslanden hersteld worden door tijdelijke drubbegrazing van geiten of schapen die het grootste deel van de biomassa verwijderden en zo het

gebied geschikt maken voor Konijnen (die eventueel uitgezet kunnen worden) . De voor- en nadelen van beheer door grote grazers moeten goed worden afgewogen, omdat de gevolgen voor het functioneren van het ecosysteem niet onverdeeld positief zijn. Zo hebben de vele begrazingsprojecten met runderen en paarden in de duinen niet tot duidelijke positieve effecten voor Tapuiten geleid, ondanks het terugdringen van de langgrazige verruiging.

1. Inleiding

Het duinlandschap zoals we het nu kennen is sterk beïnvloed door menselijk handelen. Met het vastleggen van de zeereep viel een belangrijke motor achter het functioneren van het duinecosysteem weg. De voortdurende opbouw en afbraak van het landschap stopte, waardoor de natuurlijke terugzetting van de successie verstoord werd. Intensief gebruik van de duinen voor landbouw in combinatie met het houden van dieren (onder andere konijnen) hield het landschap zeer open (Baeyens & Martínez 2004). Verstuingen meer landinwaarts werden in stand gehouden door erosie die ontstond na vertrapping door vee en gegrave van konijnen. De successie werd geremd door begrazing en het kappen van struwelen voor brandhout. Dit bood goede mogelijkheden voor de fauna die gebonden is aan warme, droge spaarzaam begroeide landschappen. Een wisseling van landgebruik in de duinen, waarbij landbouw en veeteelt verdween en de duinen gebruikt gingen worden voor waterwinning en recreatie, leidde tot veranderingen in het duinlandschap. Verstuingen werden actief vastgelegd door deze te beplanten of te bedekken. Infiltratie van oppervlaktewater voor drinkwaterwinning hadden grote gevolgen voor de waterhuishouding en zorgde zeker in de beginjaren voor een sterke verrijking van de bodem. De grootste verandering trad echter op rond 1950. Het wegvallen van de konijnenbegrazing gedurende epidemieën van myxomatose had direct een sterke verhoging van de vegetatiebiomassa tot gevolg (De Bruyn 1997). Tegelijkertijd nam de atmosferische depositie van verzurende en vermestende stoffen sterk toe. Met het wegvallen van overstuing met kalkrijk en voedselarm zand, in combinatie met een verhoogde toevoer aan voedingsstoffen, zonder dat er nog enige vorm van begrazing plaatsvond, werd een snelle vegetatiesuccessie onvermijdelijk.

Het resultaat is dat de Nederlandse kustduinen tegenwoordig bijna totaal veruigd zijn, als overgebleven stadium van de van oorsprong landschappelijk heterogene duinen. Door deze veruiging zijn de zeer soortenrijke korte en droge duingraslanden vrijwel verdwenen (Kooijman 2004). Hierdoor treden verschuivingen op in het duinsysteem: kenmerkende soortgroepen die aangepast zijn aan het extreme microklimaat van vegetatie op zandige delen en korte duingraslanden zullen waarschijnlijk grotendeels zijn verdwenen en de soorten die in latere successiestadia voorkomen zullen vooral zijn overgebleven in de huidige duinen. Dit zullen voornamelijk algemenere soorten zijn met een brede ecologische niche.

Uiteindelijk zullen de landschappelijke veranderingen via verschuivingen in de vegetatie en de entomofauna doorwerken op de top-predatoren in het duingebied. De heterogeniteit van de duinen maakt het onderzoek naar de effecten van VER-factoren op lagere trofische niveaus in de duinen zeer gecompliceerd door het zeer grote aantal soorten die verschillend kunnen reageren op veranderingen. Door te werken met een toppredator als model voor de invloed van deze effecten, kunnen sneller de essentiële veranderingen in de entomofauna

worden bepaald. Dit gaat veel verder dan het bepalen van de aan of afwezigheid van de verschillende faunasoorten. De functionaliteit van deze faunasoorten in het ecosysteem wordt getoetst. Veranderingen in vegetatie leiden tot verschuivingen in de entomofauna die leiden tot dieetverschuivingen bij een toppredator als de Tapuit. Mogelijke oorzaken van de achteruitgang van toppredatoren worden door een bottom-up benadering nader onderzocht. Door deze combinatie van onderzoeksmethoden kunnen veranderingen in sleutelprocessen worden gevonden, waarna door middel van beheersmaatregelen hierop kan worden ingegrepen.

De hoofddoelstelling van het onderzoek is te achterhalen welke verschuivingen in de bodembewonende entomofauna (vooral ondergrondse herbivoren) optreden door de versnelde vegetatiesuccessie in de duinen en hoe deze verschuivingen doorwerken op hogere niveaus. In de discussie worden voorstellen gedaan hoe door middel van specifiek beheer kan worden ingegrepen om de oorspronkelijke levensgemeenschap te herstellen, uitgaande van een veruigde situatie. Dit rapport beschrijft de resultaten van het onderzoek in 2007.

Box 1: De Tapuit *Oenanthe oenanthe* als model

De Tapuit *Oenanthe oenanthe* is een vogelsoort die zeer afhankelijk is van open en droog duinhabitat waar hij in konijnenholen broedt. De soort is in de laatste kwarteeuw sterk in aantal afgenomen als broedvogel in de Nederlandse kustduinen. Van de enkele duizenden paren in de jaren zeventig zijn er nog 250-300 over. De soort doet het in heel Europa erg slecht: de Europese Tapuitenpopulatie is tussen 1982 en 2005 met 70% afgenomen (PECBMS 2007). Het *Jaar van de Tapuit* (Van Turnhout et al. 2006a) heeft aanwijzingen opgeleverd dat een afname van de hoeveelheid voor Tapuiten beschikbaar voedsel het belangrijkste knelpunt kan zijn, waardoor ze niet meer tot broeden overgaan en/of een lager broedsucces hebben (van Turnhout et al. 2006a). Door het onderzoeken van (veranderingen in) de voedselsituatie van de Tapuit in vergelijking met gebieden waar deze soort niet meer broedt, kunnen verschuivingen in de entomofauna worden gevonden. De verwachting is dat de bottlenecks vervolgens door specifiek terreinbeheer op termijn zou kunnen worden weggenomen. Door demografisch onderzoek aan Tapuiten wordt onderzocht in hoeverre deze voedselverschuivingen direct van invloed zijn op de overleving en conditie van de nestjongen.

2. Populatie-demografie van de Tapuit

2.1 Inleiding

De sterke populatieafname van de Tapuit als broedvogel in Nederland, van enkele duizenden paren in de jaren zeventig naar nog maar 250-300 territoria in 2005, wordt waarschijnlijk vooral veroorzaakt door negatieve veranderingen in de Nederlandse broedgebieden. Onderzoek in 2005 en 2006 leverde namelijk sterke aanwijzingen op dat het broedsucces momenteel te laag is om de populatie stabiel te houden (van Turnhout *et al.* 2006). Slechts ongeveer de helft van de territoriale paren in Nederland produceert uitgevlogen jongen en het aantal vliegvlugge jongen per succesvol paar bedraagt gemiddeld 2,5. Dit is onvoldoende om de jaarlijkse sterfte te compenseren, uitgaande van de beschikbare overlevingsgetallen in de literatuur. Het broedsucces lijkt binnen Nederland echter sterk te variëren, met in kustduinen een hoger aandeel succesvolle paren dan in binnenlandse heideterreinen (van Turnhout *et al.* 2006). Daarnaast is het aantal uitgevlogen jongen, zoals vastgesteld door vrijwilligers, waarschijnlijk een onderschatting. Dit is zonder regelmatige bezoeken namelijk lastig te bepalen in het veld. Direct na uitvliegen verstoppen de jongen zich bij verstoring vaak in verschillende konijnenholen en enkele weken na het uitvliegen wordt het familieverband minder hecht en gaan de jongen rondzwerven. Bovendien kan het broedsucces jaarlijks sterk fluctueren (Moreno 1987). Tenslotte is de beschikbare informatie over overleving van Tapuiten onnauwkeurig en gedateerd, en behoeft dus actualisering voor de Nederlandse situatie. Omwille van bovenstaande hiaten in onze kennis van de populatiedynamiek is in 2007 gestart met een onderzoek naar de demografie van de Tapuitpopulatie in de duinen van Noord-Holland. Op deze manier willen we betrouwbaardere en nauwkeurigere gegevens over broedsucces, overleving en dispersie verkrijgen. Zo kunnen we beter onderbouwen in welke fase van de levenscyclus van de Tapuit de belangrijkste knelpunten optreden, en of de oorzaken van de afname inderdaad gerelateerd zijn aan een vermindering van de hoeveelheid voor nestjongen beschikbaar voedsel. Dit resulteert dus in de volgende onderzoeksvragen:

Hoe is de populatie-demografie van de resterende populatie Tapuiten in de Nederlandse kustduinen, t.a.v. broedsucces (incl. tweede legsels), overleving en dispersie? Wat zijn de beperkende factoren voor het broedsucces? Welke demografische oorzaken zijn aan te wijzen voor het lokaal uitsterven van Tapuiten?

2.2 Methoden

Het onderzoek is uitgevoerd in de belangrijkste resterende Tapuitbolwerken in de vastelandsduinen van Noord-Holland: het Noordhollands Duinreservaat (NHD) en de duinen van de Noordkop, tussen Callantsoog en Den Helder (Botgat, Noorduinen, Grafelijkheidsduinen). Deze gebieden herbergen naar schatting meer dan 90% van de totale Noord-Hollandse vastelandspopulatie. Tapuiten zijn intensief gevolgd vanaf de aankomst van de broedvogels in april tot na het uitvliegen van de jongen in juli.

Nesten werden gelokaliseerd op basis van de aanwezigheid van territoriale paren. Het verloop en resultaat van de broedpogingen werd gevolgd door nestholen herhaaldelijk te controleren. Indien de legsels niet met de arm bereikbaar waren, werd de nestinhoud met een infrarood-camera bekeken. Nestjongen zijn gemeten en gewogen om hun conditie te bepalen. Er werd afgezien van frequente metingen om verstoring van de jongen en eventuele schade aan de nestholte zoveel mogelijk te voorkomen. De jongen werden maximaal vier dagen voor het uitvliegen gemeten (vleugellengte, tarsuslengte en gewicht), op het moment dat het maximale gewicht is bereikt (Moreno 1987, Conder 1989). Ze werden dan vaak gevangen op het moment ze zich al af en toe buiten het nest waagden. Met behulp van twee plastic schotjes werd bij de nestingang een fuik gemaakt om ze te pakken te krijgen. Nestjongen zijn voorzien van individuele kleurringcombinaties. Daarnaast zijn ook volwassen vogels gevangen en gekleurd. Dit gebeurde met behulp van bij het nest opgestelde klapnetjes, die waren voorzien van lokvoer (maden). Op basis van de kleurringen worden gegevens verkregen over tweede legsels (mogelijk in belangrijke mate verantwoordelijk voor uiteindelijke broedsucces), dispersie en overleving.

2.3 Resultaten en discussie

In totaal zijn in de onderzoeksgebieden 270 Tapuiten ge(kleur)ringd. Het betreft 85 volwassen vogels (39 vrouwen en 46 mannen) en 185 nestjongen. In het Noordhollands Duinreservaat zijn nagenoeg alle nestjongen en driekwart van de broedende adulte vogels geringd. Daarnaast zijn ongeveer 60 doortrekkende Tapuiten van de Groenlandse ondersoort *leucorrhoa* geringd. Buiten het project om zijn in andere Nederlandse broedgebieden 94 Tapuiten gevangen en geringd (Aeckingerzand, Ameland). Dit biedt voldoende perspectieven om op basis van de in 2008 naar het gebied terugkerende vogels de eerste berekeningen aan jaarlijkse overleving en natale en broeddispersie uit te voeren. Naar schatting zal bij aanvang van het volgende broedseizoen minstens 40% van de broedvogels in de onderzoeksgebieden reeds gekleurd zijn.

In totaal zijn in de onderzoeksgebieden 83 nesten gevonden: 24 in het NHD, 24 in Botgat en 35 in Noordduinen. Daarnaast zijn 5 nesten op Ameland gevonden. Het betrof 63 eerste legsels, 23 tweede of vervollegsels; van 2 nesten was onbekend of het een eerste of tweede legsel betrof. Eerste legsels zijn gemiddeld op 29 april gestart, vervolg of tweede legsels op 9 juni.

Van de 88 nesten waren er 59 succesvol, 23 mislukten en van 6 is het nestsucces onbekend. Dit levert een klassiek broedsucces op van 72%. Het nestsucces volgens de Mayfield-methode, waarbij rekening wordt gehouden met het feit dat de kans om een succesvol nest te vinden groter is dan om mislukt nest te vinden, bedraagt 51% (95%-betrouwbaarheidsinterval 39-68%, 1090 nestdagen). Dit getal komt goed overeen met de in 2005 en 2006 door vrijwilligers verzamelde gegevens over het aandeel territoria dat vliegvlugge jongen oplevert (van Turnhout *et al.* 2006). Het nestsucces van eerste legsels lijkt hoger dan die van tweede of vervollegsels, 61% vs. 27%, maar de foutmarges zijn groot.

Van 14 mislukte nesten is de verliesoorzaak bekend. In 8 gevallen werd het nest uitgegraven door een Vos (4 in NHD, 1 in Botgat en 3 in Noordduinen), in 1 geval vond predatie door een marterachtige plaats (NHD), 3 nesten gingen verloren door

zware neerslag (NHD) en 2 nesten werden vertrapt door grote grazers (NHD; een derde nest werd op het nippertje gered).

Van 35 succesvolle nesten is het aantal uitgevlogen jongen bekend: gemiddeld 4,3. Het aantal uitgevlogen jongen van de eerste legfels bedraagt ook 4,3, voor de tweede en vervolglegfels lijkt het iets lager te liggen: 3,6. Dit is fors hoger dan de in 2005 en 2006 door vrijwilligers verzamelde getallen. Of dit puur veroorzaakt wordt door methodische verschillen (inschatting door vrijwilligers inderdaad onvoldoende betrouwbaar) of dat ook jaarlijkse variatie een rol speelt, zal vervolgonderzoek in komende jaren uit moeten wijzen. Het voorjaar van 2007 was erg droog, wat mogelijk heeft geleid tot een groot voedselaanbod. Daarentegen waren hevige buien begin juni en het koele, winderige weer van eind juni en begin juli waarschijnlijk ongunstig, met name voor tweede legfels.

Het aantal vliegvlugge jongen per paar (A) zou op basis van de bovenstaande gegevens als volgt berekend kunnen worden:

$$A = (P \cdot U1 \cdot V1) + (Q \cdot U2 \cdot V2)$$

waarin:

P = aandeel paren dat tot nestbouw overgaat (gesteld op 95%, slechts enkele territoriale paren zonder nest vastgesteld)

U1 = nestsucces eerste legfel (51%)

V1 = gem. aantal jongen per succesvol paar eerste legfel (4,3)

Q = aandeel paren met tweede of vervolglegfel (45-65%)¹

U2 = nestsucces tweede of vervolglegfel (27%)

V2 = gem. aantal jongen per succesvol paar tweede legfel (3,6)

Dit resulteert in 2,5-2,7 vliegvlugge jongen per paar. Dit is nauwelijks lager dan de 2,8 jongen die nodig zijn voor een stabiele populatie, uitgaande van de spaarzame overlevingsgetallen uit de literatuur (van Turnhout *et al.* 2006). Hoewel in de berekening nog geen rekening kon worden gehouden met verschillen tussen tweede legfels, vervolglegfels en tweede vervolglegfels, lijkt het er dus, tegen de verwachting in, niet op dat het broedsucces in de onderzoeksgebieden in 2007 zwaar onvoldoende is².

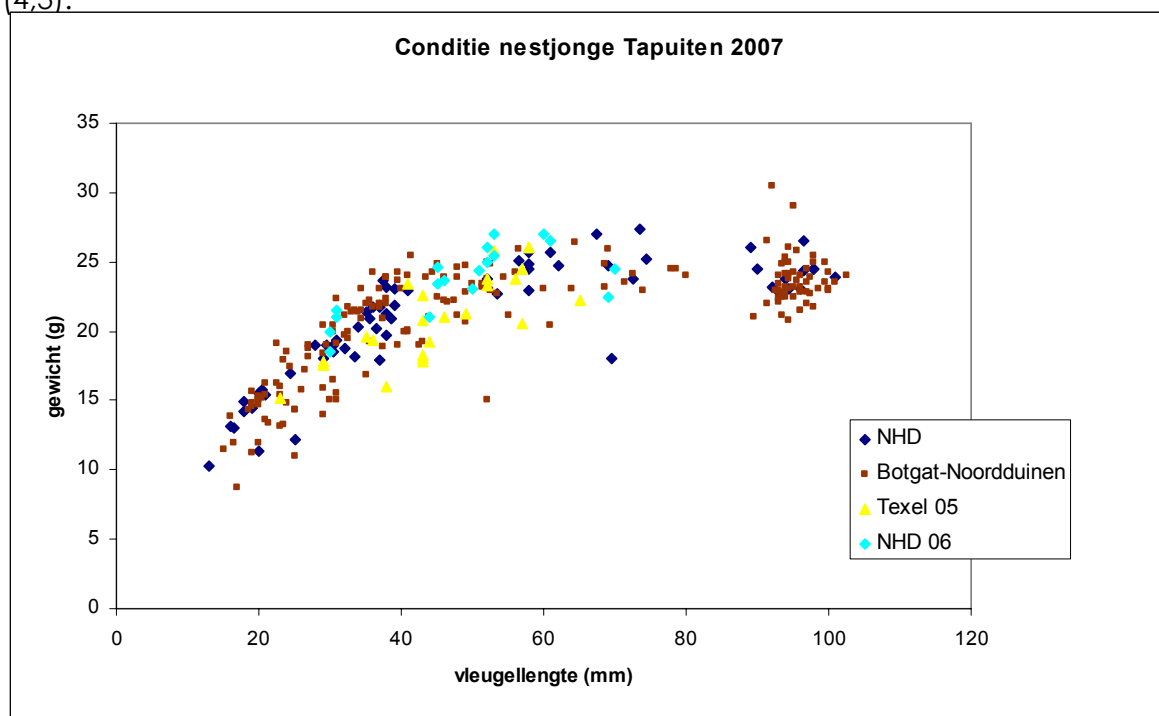
Er lijkt sprake van grote verschillen in nestsucces tussen de onderzochte gebieden. In NHD komen 7 van de 13 eerste legfels uit, in Noordduinen 18 van de 24 en in Botgat 18 van de 20. Echter, twee eerste legfels in het NHD zijn verstoord door koeien, waardoor het uitkomstpercentage in het NHD kunstmatig lager is. De nestsuccessen volgens Mayfield bedragen 38% in NHD, 60% in Noordduinen en 81% in Botgat. Opvallend genoeg is het aantal uitgevlogen jongen per succesvol (eerste) nest in Botgat juist het laagst: 3,5, tegen 4,3 in NHD en 5,1 in Noordduinen. Door de kleine

¹ 6 van de 14 paren (43%) in NHD hadden een tweede legfel (eerste legfel was succesvol). Dit getal gebruiken we ook voor de andere gebieden waarvoor de betreffende informatie onvoldoende betrouwbaar is a.g.v. lagere onderzoeksintensiteit. 3 van de 14 paren in NHD (21%) hadden een vervolglegfel (eerste legfel was niet succesvol). Het aandeel paren met een vervolglegfel hangt echter sterk af van het nestsucces van het eerste legfel. In NHD was dit 21%, maar in de andere gebieden waarschijnlijk lager (want nestsucces eerste legfel hoger). We rekenen daarom verder met een ruime marge van 45-65%.

² Een klassieke berekening op basis van de intensief onderzochte populatie in het NHD levert zelfs 3,1 jongen per paar op (44 jongen van 14 paren).

steekproeven zijn de getallen vooralsnog echter weinig nauwkeurig en hebben grote onzekerheidsmarges. Bovendien is de kans op een vervolglegsel groter naarmate het nestsucces van de eerste legfels lager is, dus het totaal aantal geproduceerde jongen per paar kan minder tussen gebieden verschillen. Continuering van het onderzoek in komende jaren is nodig om eventueel bestaande verschillen hard te maken, en te relateren aan verschillen in terreineigenschappen tussen de betreffende gebieden, zoals vegetatie, voedselaanbod en recreatiedruk. Daarop vooruitlopend: de lage recreatiedruk in het Botgat zou mede van invloed kunnen zijn op het relatief hoge nestsucces, terwijl het relatief klein aantal jongen een gevolg zou kunnen zijn van een lagere kwaliteit van de territoria of van meer intraspecifieke concurrentie door hogere dichtheden.

In figuur 1 zijn de gewichten van nestjonge Tapuiten uitgezet tegen hun vleugellengtes. Ter vergelijking zijn ook de gegevens van nestjonge Tapuiten in NHD in 2006 en op Texel in 2005 weergegeven (van Turnhout *et al.* 2006). Deze zijn gebaseerd op nesten waarin gemiddeld resp. 3,7 jongen en 3,1 jongen vliegvlug werden, lager dan het gemiddelde waarop de steekproef in 2007 betrekking heeft (4,3).



Figuur 1. Gewicht (in gram) versus vleugellengte (in mm) van nestjonge Tapuiten in de Noord-Hollandse duinen in 2007. Ter vergelijking zijn ook de data uit 2006 weergegeven, alsmede data van Texel uit 2005.

Er lijkt geen sprake van substantiële verschillen in conditie tussen gebieden en jaren. Statistische toetsing is voorzien voor komende jaren, als we van een grotere dataset gebruik kunnen maken. De uitvlieggewichten lijken ook niet lager dan buitenlandse referentiegegevens uit Zweden (Moreno 1987) en Wales (Conder 1989). In 2007 waren er voorts maar enkele nesten waarin de jongen duidelijk in groei achterbleven en uiteindelijk stierven (afwijkende punten in fig. 1). Dit betrof enkele tweede of vervolglegfels gedurende periode van aanhoudend slecht weer. Na het broedseizoen 2008 wordt een uitgebreide analyse voorzien van de verzamelde data van 2007 en 2008. Onderzocht zal worden in hoeverre de verschillende nesten

onderling verschillen in conditie (tarsuslengte, vleugellengte en gewicht) en aantal uitgevlogen jongen. Momenteel is de dataset te gering voor een goede analyse.

Concluderend kunnen we stellen dat er in 2007 in de onderzoeksgebieden geen aanwijzingen gevonden voor een structureel voedselgebrek in de nestjongenfase. Het aantal uitgevlogen jongen per succesvol paar was behoorlijk hoog, de conditie van de jongen was niet duidelijk lager dan de beschikbare referentiegegevens en er was nauwelijks sprake van sterfte van nestjongen. Continuering van het demografisch onderzoek in de komende jaren is dan ook essentieel om het bestaan van een eventuele relatie tussen broedsucces en voedselaanbod in de nestjongenfase aan te tonen, en om alternatieve verklaringen van de populatieafname te toetsen (zoals vestiging van territoria, overleving van jongen na uitvliegen, overleving in winterhalfjaar).

3. Vegetatie en ongewervelden fauna

In het voedsleecologisch onderzoek staan de volgende onderzoeksvragen centraal:

1. Wat is de relatie tussen vegetatie en voedselaanbod?
2. Wat is de relatie tussen het dieet en het broedsucces van de Tapuut?

3.1 Methoden

Voedselaanbod bemonstering

Om een relatie tussen voedselaanbod en broedsucces te bepalen, is onderzocht of bij nesten met een slechter broedsucces ook het voedselaanbod slechter was, in vergelijking met nesten met een goed broedsucces. In elk territorium waar Tapuiten gebroed hebben, zijn in het Vogelduin plaggen gestoken om de bodemfauna te bemonsteren. In het Tapuitenbolwerk op voormalig schietterrein Botgat (Bij Groote Keten, NH) zijn 12 referentieplaggen gestoken om vergelijkend onderzoek te doen tussen het kalkrijke Vogelduin en het kalkarme Botgat. Ook zijn plaggen gestoken in gebieden waarvan bekend is dat er tot recent Tapuiten gebroed hebben, maar die nu verlaten zijn. Door het vergelijken van verlaten gebieden met bewoonde gebieden kunnen mogelijk sleutelprocessen achter het verdwijnen van de Tapuut worden blootgelegd. De plaggen zijn gestoken binnen enkele weken na het uitvliegen van de jonge Tapuiten om verstoring tijdens de nestjongenfase te voorkomen (tussen 30.5.07 en 08.8.07). Per nest zijn in het Vogelduin negen plaggen gestoken van 60X60 cm en 7 cm diep waarvan drie in 'duinsterretje', drie in 'duingrasland' en drie in 'verruigd' (Tabel 2).

Tabel 1: Drie vegetatietypen waarin de grondbemonsteringen zijn uitgevoerd. Elke plag is opgedeeld in vier sub-plaggen van 15x15 cm, om de verspreiding van de prooigroepen in de bodem te kunnen onderzoeken. Van elke sub-plag is de vegetatiebedekking geschat aan de hand van de getransformeerde schaal van Braun-Blanquet (Van der Maarel, 1979).

Vegetatietype	Omschrijving
Mos/Duinsterretje	Randen van stuifkuilen, pionierstadium behorend tot het <i>Tortulo-Phleetum arenarii</i> . Lichte bedekking van het Groot Duinsterretje <i>Syntrichia ruralis arenicola</i> . Groot aandeel open zand
Duingrasland	Korte, droge en open duingraslanden behorend tot het <i>Violo-Coryneporetum</i> (Westhoff en Den Held, 1969). Nauwelijks open zand.
Grasruigte	Hoge vergraste vegetatie met Duinriet <i>Calamagrostis epigejos</i> als dominante grassoort, Helm en Zandzegge <i>Carex arenaria</i> . Weinig kruiden, doorgeschooten Dauwbraam <i>Rubus caesius</i>

De vegetatiesamenstelling is per vegetatietype (tabel 2) bepaald aan de hand van de Braun-Blanquet schaal (Van der Maarel 1979). Op deze manier is op een snelle manier een indruk van de vegetatie te verkrijgen.

De vegetatie is hierbij ingedeeld in:

- plat korstmos
- struikvormig korstmos
- (blad-)mos
- kruiden
- grassen

De aantallen Konijnenkeutels zijn geteld per plag om een indruk te krijgen van de relatieve abundantie in een territorium. De dikte van de humuslaag is bepaald door op maximaal vier plaatsen per plag de dikte te meten in centimeters. De plaggen zijn afzonderlijk verpakt in plastic zakken en binnen 48 uur zijn de aanwezige evertrebraten handmatig uitgezocht en in 96% EtOH geconserveerd voor latere identificatie. Uiteindelijk zijn alle verzamelde evertrebraten met behulp van een binoculair gedetermineerd. De aantallen zijn per plag bepaald en van de prooien is de lengte en dikte gemeten.



Figuur 2: Macrofauna werd bemonsterd door de bovenste 7 cm van de bodem af te pluggen en dit vervolgens uit te zeven, waarna alle levende organismen verzameld werden.



Figuur 3. Het Vogelduin ten westen van Castricum en Bakkum. Op deze kaart staan alle gevonden Tapuitennesten weergegeven met het nestnummer; de vervollegsels zijn kenbaar aan een toevoeging, bij voorbeeld '3.2' is het tweede legsel van territorium drie. Rode cirkels geven mislukte nesten aan, donkergroene cirkels zijn succesvolle maar niet gefilmde nesten en lichtgroene cirkels zijn de gefilmde nesten. Nest 7 is zowel gefilmd als uiteindelijk mislukt door predatie

3.2 Resultaten

3.2.1 Vegetatiesamenstelling

De korte duingraslanden waar plaggen zijn gestoken verschillen in vegetatiesamenstelling en bedekking (tab. 2). In het Botgat bevinden zich geen grasruigten en in het Noordduinen zijn geen referentie plaggen gestoken in de Helm vegetaties. Het Botgat lijkt minder kruidenrijk te zijn dan de overige twee onderzoeksgebieden. Ook het aandeel struikvormig korstmos is hoger in het Botgat.

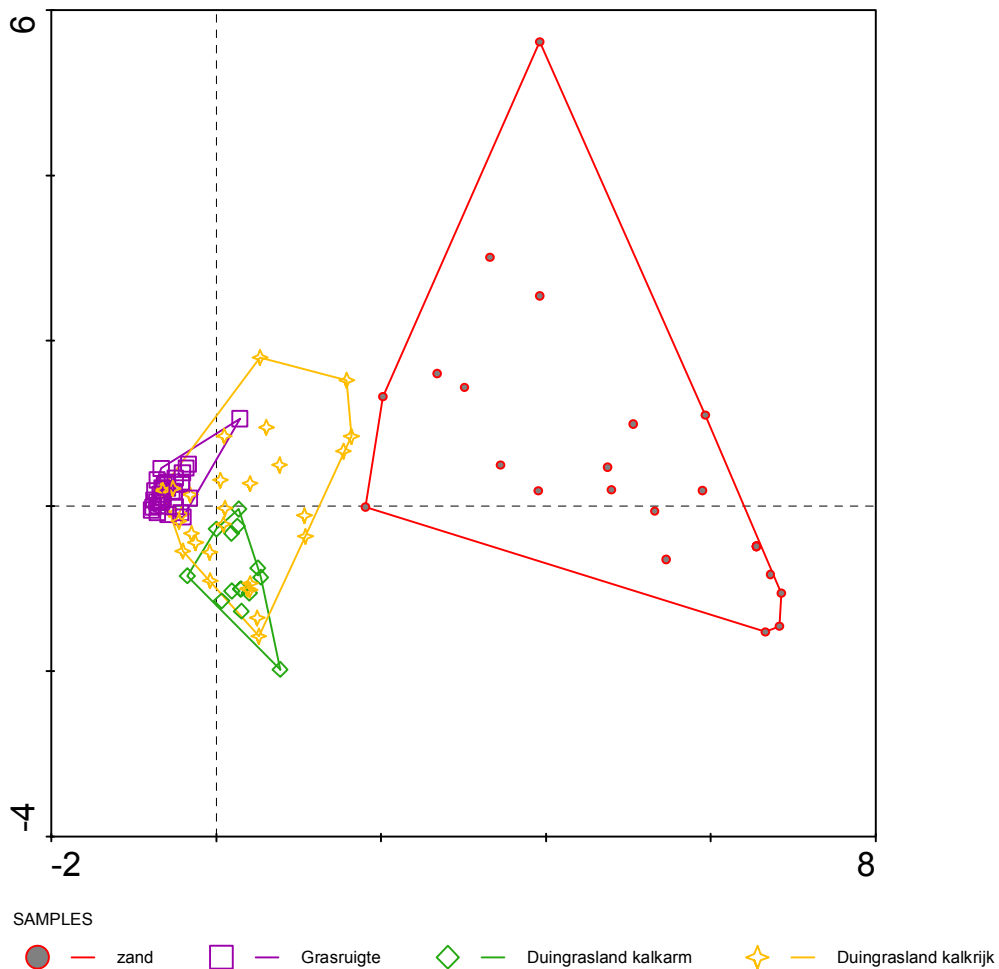
Een analyse van de genomen bodemonsters via ordinatiediagrammen (fig. 4 en 5) laat zien dat de soortensamenstelling in de drie habitattypen via een ecologische gradiënt verloopt van grasruigte naar zand. De diagrammen zijn gebaseerd op alle per plag vastgestelde evertibraten; elke punt is een plag. De verschillende habitattypen vormen min-of-meer gescheiden clusters van ecologisch overeenkomende monsters en de verandering in soorten samenstelling (bèta-diversiteit) is het grootst tussen grasruigte en zand. De zandmonsters worden in het ordinatiediagram ecologisch volkomen

Tabel 2. De gemiddelde mediaan van de vegetatiebedekking (BG n=8, ND n=4, VD n=90) van korte duingraslanden per bemonsteringslocatie. Bedekking is uitgedrukt als getransformeerde Braun-Blanquet schaal (Van der Maarel 1979). Hoger getal, grotere bedekking.

	thaleus korstmos	struikvormig korstmos	bladmos	kruiden	Grassen
Botgat	3	7	6	3	4
Noordduinen	1	4	6	7	3
Vogelduin	2	5	6	6	5

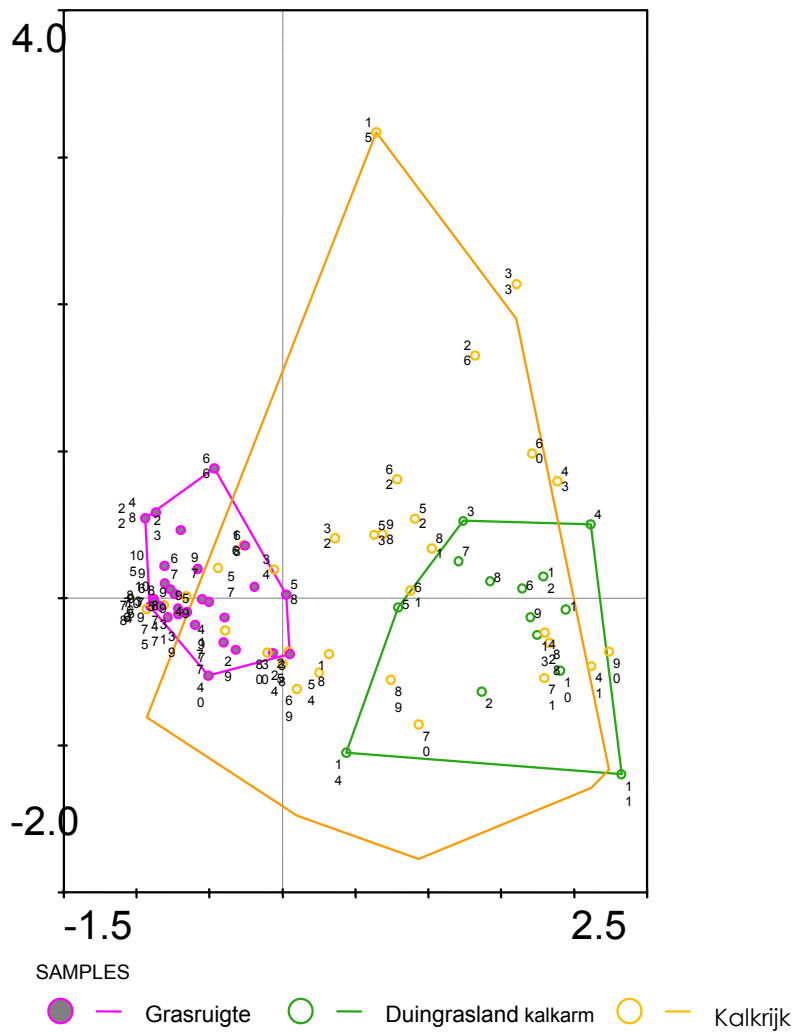
gescheiden van de drie grasmonsters. De werkelijke ecologische verschillen tussen beide habitattypen zijn dan ook groot: wel/geen organische laag, grote verschillen in microklimaat en vegetatiebiomassa, alle zorgen voor grote verschillen in biodiversiteit. De grote spreiding van de zandmonsters wordt veroorzaakt door zowel een lage biodiversiteit in dit habitatype als door een lage abundantie per soort per zandmonster in vergelijking met de grasmonsters. De hoeveelheid soorten die per zandplag wordt vastgesteld is dan ook laag door een lage abundantie. Hierdoor is de overlap in soorten tussen de zandplaggen gering en dat veroorzaakt de grote spreiding. Bovendien leggen toevallige passanten veel gewicht in de schaal vanwege de lage biodiversiteit en abundantie, en veroorzaken zo mede de spreiding.

De spreiding tussen de drie onderscheiden grastypen is kleiner (fig. 5). De soortensamenstelling van de grasruigten is homogener dan van de kalkarme en kalkrijke korte duingraslanden. Dit duidt erop dat de vegetatie minder divers is en dat er vooral soorten zullen zitten met dezelfde ecologische eisen. Dit zullen vooral soorten zijn die niet aangepast zijn aan het extreme microklimaat van de oorspronkelijk korte duingraslanden.



Figuur 4. Ordinatiediagram met ordinatie-as 1 (horizontaal) en ordinatie-as 2 (verticaal). DCA $10\log(x+1)$ getransformeerd, *downweighing* van zeldzame soorten. Alle plaggenmonsters, elke punt is een plag.

De grote spreiding tussen de plaggen genomen in het kalkrijke korte duingrasland duidt er op dat dit vegetatietype diverser is dan de grasruigten. Verschillende dichtheden (korst-) mossen, kruiden en grassen en zandige plekken zorgen voor grote variaties in microklimaat. Echter, een deel van de spreiding kan ook verklaard worden door de lagere abundantie in deze graslanden, waardoor overlap tussen de plaggen kleiner is dan in de grasruigten en de plaggen verder uit elkaar zijn geplot. De plaggen die zijn gestoken in korte maar kalkarme duinvegetaties liggen dicht bij elkaar wat er op wijst dat deze graslanden waarschijnlijk minder divers zijn dan de kalkrijke graslanden. Er zijn helaas maar weinig plaggen gestoken in de kalkarme graslanden waardoor een wat vertekend beeld kan ontstaan.

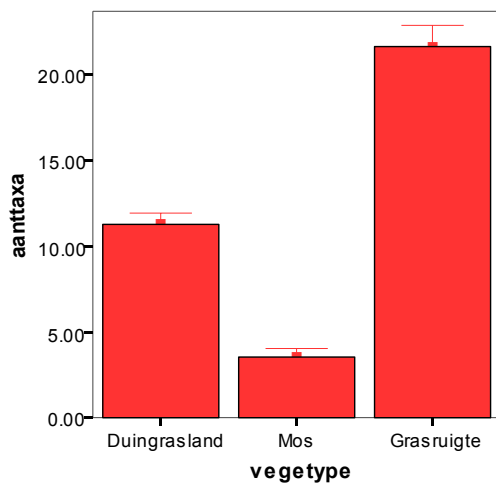


Figuur 5: Ordinatie diagram vegetatieplaggen zonder zandplaggen met ordinatie-as 1 (horizontaal) en ordinatie-as 2 (verticaal). DCA $10\log(x+1)$ getransformeerd, *downweighing* van zeldzame soorten. Elke punt is een plag.

3.2.2 **Abundantie- en diversiteitsverschillen in ongewervelde fauna tussen de vegetaties**

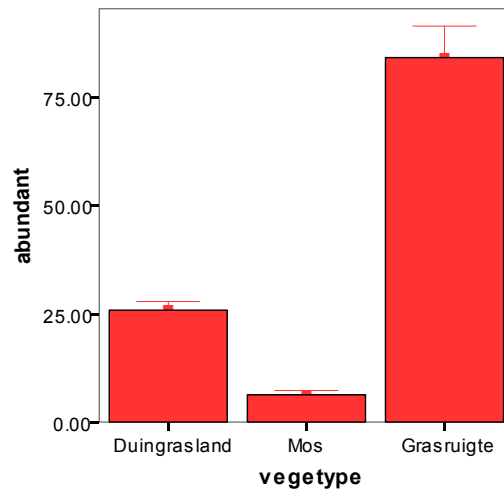
De soortdiversiteit is het hoogst in de grasruigten en in randen van stuifkuilen het kleinst (fig. 6). De kleinere soortenrijkdom van korte droge duingraslanden in vergelijking met de grasruigten is opvallend, omdat de duingraslanden zeer soortenrijk waren (Kooijman 2004). De gemiddelde aantallen evertebraten per monster (abundantie) zijn het hoogst in de grasruigten en het laagst aan de randen van de stuifkuilen (fig. 7). De korte duingraslanden vertonen een lagere abundantie dan de grasruigten. Er is een sterke positieve correlatie tussen de vegetatiehoogte en het aantal gevonden soorten ($r_s = 0.860$, $p < 0.01$) en ook tussen de dikte van de humuslaag en het aantal soorten ($r = 0.486$, $p < 0.01$) Dit covarieert sterk met vegetatietype. Omdat vegetatietype de confounding factor is, voegen deze berekeningen niet veel toe.

Soortdiversiteit tussen drie vegetatie-typen



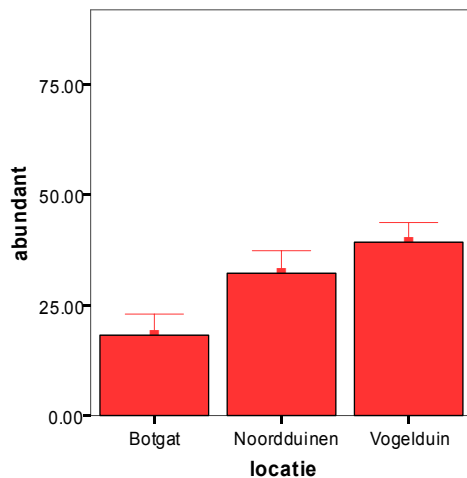
Figuur 6. Het aantal taxa per gemiddelde plag per vegetatietype verschilt onderling Mann-Whitney test, $p=0.000$

Abundantie in drie vegetatie-typen



Figuur 7. De gemiddelde abundantie per plag verschilt per vegetatietype. Mann-Whitney test, $p=0.000$

Abundantie in drie korte duingraslanden



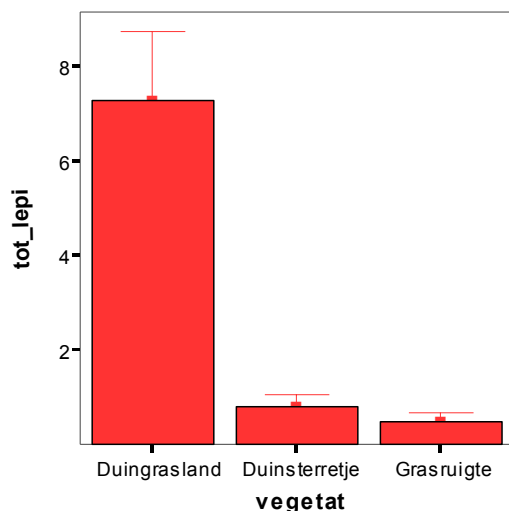
Figuur 8. Het totaal aantal insecten per gemiddelde kort duingraslandplag in de drie gebieden.

De evertrebraten-abundantie in korte duinvegetaties in de drie onderzochte dungebieden waar nog Tapuiten broeden, verschilt niet significant tussen de drie gebieden (fig. 8). Mogelijk speelt het relatief kleine aantal plaggen dat gestoken is in het Botgat ($n=7$) en de Noordduinen ($n=8$) in vergelijking het Vogelduin ($n=88$) een belangrijke statistische rol, omdat er ogenschijnlijk wel verschillen zouden kunnen zijn tussen het Botgat en het Vogelduin (Mann-Whitney test, $p=0.052$).

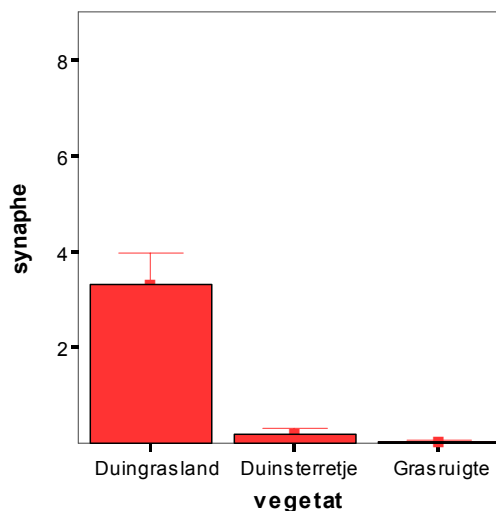
3.2.3 Invloed vegetatie op rupsen en keverlarven

Uit de videobeelden is gebleken dat de larven van de Kniptorren en de Zwartlijven (resp. *Elateridae* en *Tenebrionidae*) en de vlinders (rupsen) samen tot 60% in aantal en tot 80 % van de massa uitmaken van het dieet van de nestjonge Tapuiten. Vanwege het belang voor Tapuiten zijn deze groepen in 2007 nader onderzocht en is aandacht besteed aan eventuele vegetatiegerelateerde verschillen in verspreiding.

Rupsen blijken bij uitstek voor te komen in de korte duingraslanden (Mann-Whitney test, $p < 0.001$) (fig. 9) en het voorkomen in zowel de grasruigten als de randen van stuifkuilen is verwaarloosbaar.



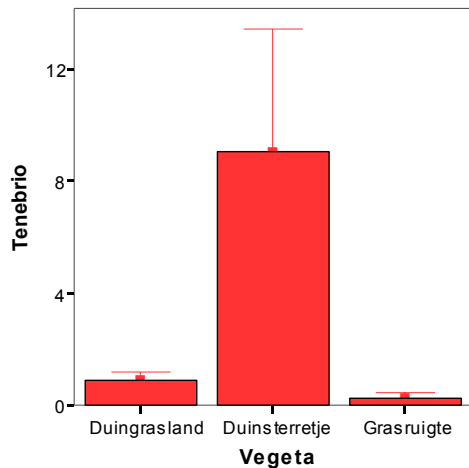
Figuur 9. Het aantal rupsen per plag per vegetatietype. Veruit de meeste rupsen komen voor in de korte duingraslanden.



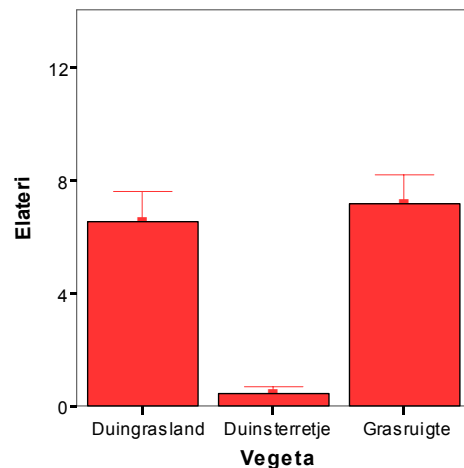
Figuur 10. Het aantal Mosmot-rupsen per gemiddelde plag per vegetatietype.

Eén soort *Pyrilidae* (een lastig te determineren familie van microlepidoptera), waarschijnlijk de Mosmot (*Synaphe punctalis*), werd veel aangetroffen in de pluggen. De Mosmot leeft als rups in mosvegetaties van korte duingraslanden. Deze soort piekt sterk in het late voorjaar (juni) en wordt dan veel gevoerd aan nestjonge Tapuiten (paragraaf 3.2.1, Van Turnhout et al. 2006). De bodembewonende rupsen van de Uilen-familie, *Noctuidae*, werden in 2006 veel gevoerd aan nestjonge Tapuiten en op grond hiervan is aangenomen dat de Uil-achtige rupsen in 2007 ook voor het overgrote deel op deze familie betrekking hebben.

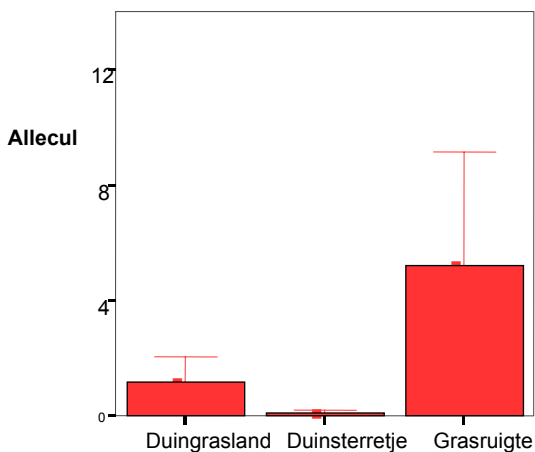
De larven van de Zwartlijven komen vrijwel alleen voor in Duinsterretje pioniersvegetatie (Mann-Whitney test, $p = 0.000$) (fig. 11). De Kniptorlarven (fig. 12) komen in de korte duingraslanden evenveel voor als in de grasruigten (Mann-Whitney test, $p = 0.137$) terwijl de zeer zandige Duinsterretjes gemeenschap wordt gemeden (Mann-Whitney test, $p = 0.000$).



Figuur 11. De aantallen zwartlijflarven per gemiddelde plag per vegetatietype.



Figuur 12. De aantallen ritnaalden per gemiddelde plag per vegetatietype.

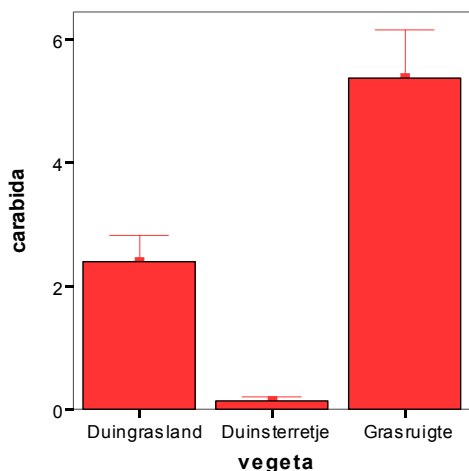


Figuur 13. De aantallen zwartkeverlarven per gemiddelde plag per vegetatietype.

Een derde kevergroep, de Zwartkevers (*Alleculidae*), is taxonomisch zeer verwant aan de Zwartlijven en werd daar tot voor kort toe gerekend. De larven hiervan komen in sterke mate voor in de verstruweelde grasruigten en nauwelijks in de korte duingraslanden, hoewel de verschillen tussen de vegetatietypen niet significant waren (fig. 13).

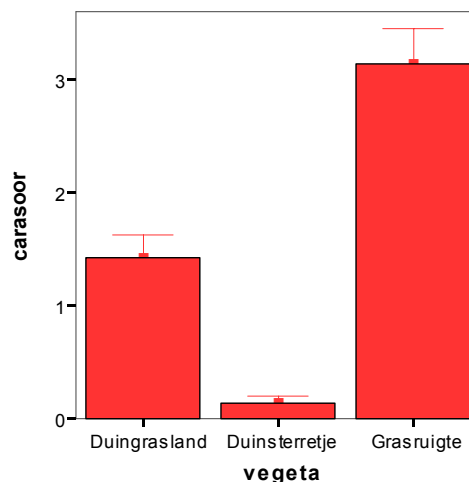
In de pluggenmonsters zijn relatief grote aantallen adulte Loopkevers (*Carabidae*) aangetroffen. Vanwege deze aantallen en gegevens uit de literatuur (Collar, 2005) waarin adulte kevers als een prooigroep voor Tapuiten worden genoemd, is nader onderzocht hoe de abundantie, de diversiteit en de grootte van Loopkevers verschilt tussen de verschillende vegetatietypen. Loopkevers zijn slechts enkele malen op videobeeld aangetroffen, maar dat kan te maken hebben met hun kleine formaat waardoor ze lastig te herkennen zijn. Loopkevers bereiken hun hoogste abundantie in de grasruigten en komen zij minder voor in de korte duingraslanden (fig. 14, Mann-Whitney test met Bonferroni correctie, $p < 0.001$, $Z = -3.586$). De Duinsterretje vegetatie wordt nagenoeg geheel gemeden. Ook de meeste soorten loopkevers worden aangetroffen de verruigde terreindelen (fig. 15, Mann-Whitney test, $p < 0.001$) waardoor zowel abundantie als diversiteit voor de Tapuit het gunstigst zijn in de verruigde delen.

Abundantie Carabidae



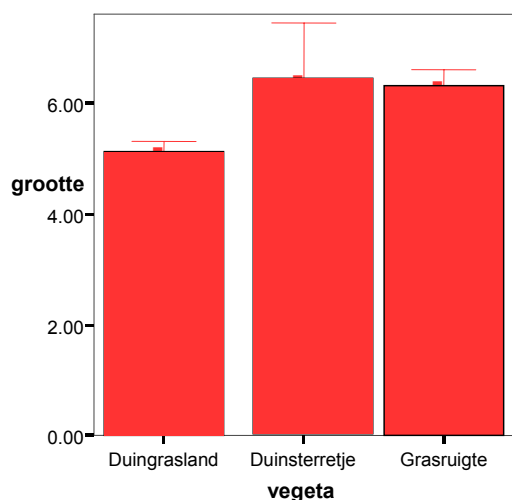
Figuur 14. De aantallen loopkevers per gemiddelde plag per vegetatietype.

Diversiteit Carabidae



Figuur 15. Het aantal soorten loopkevers per gemiddelde plag per vegetatietype.

Gem. grootte Carabidae per vegetatie



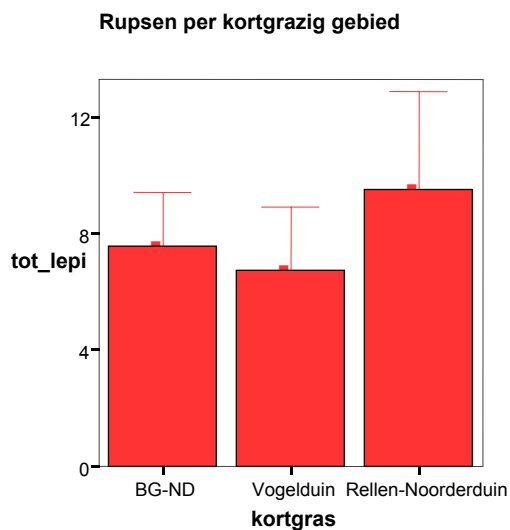
Figuur 16. De grootte van loopkevers per gemiddelde plag per vegetatietype.

De Loopkevers in de korte duingraslanden zijn significant kleiner dan de Loopkevers in de grasruigten (fig. 16, verschil ongeveer 1 mm; Mann-Whitney test, $p=0.001$, $Z=-3.227$). Dit verschil van een millimeter zal voor de Tapuit waarschijnlijk niet veel uitmaken. Helaas is de breedte van de soorten niet bekend waardoor de massa niet kan worden berekend –een millimeter dikker kan een groot verschil in massa veroorzaken. Mogelijk zijn soorten in dichte vegetaties slanker dan in open vegetaties?

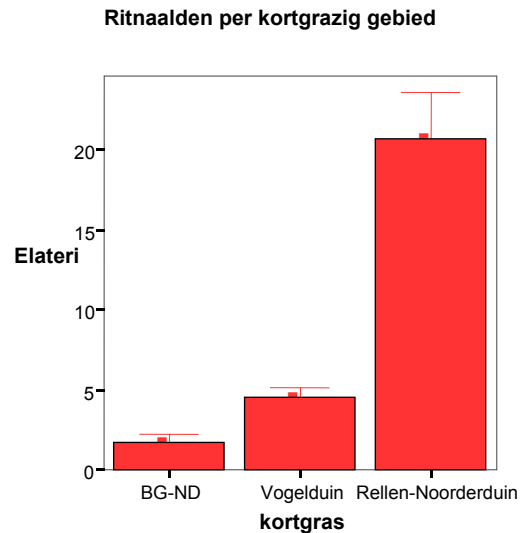
3.2.4 Verschillen tussen bewoonde en verlaten gebieden

In zowel De Rellen bij Wijk aan Zee als in het Noorderduin zijn referentieplaggen gestoken door R. Verdonschot (Stichting Bargerveen). Deze gebieden zijn verlaten door Tapuiten, die daar wel gebroed hebben (R. Verdonschot). De huidige vegetatie

in de verlaten en bewoonde gebieden is vergelijkbaar: er is in alle gevallen sprake van korte duingraslanden, welke geschikt lijken voor de Tapuit. Als verschuivingen van insectengroepen de afwezigheid van de Tapuit in deze gebieden verklaren, zullen verschillen worden gevonden tussen verschillende gebieden. Insectengroepen die in het Vogelduin veel worden gevoerd zouden dan in deze twee verlaten gebieden afwezig of in veel kleinere aantallen aanwezig zijn.



Figuur 17. Aantallen rupsen in een gemiddelde kort graslandplag per gebied. Het aantal plaggen is resp. N=14, N=33 en N=9



Figuur 18. Aantallen ritnaalden in een gemiddelde kort graslandplag per gebied. Het aantal plaggen is resp. N=14, N=33 en N=9

Van deze referentieplaggen zijn de belangrijke dieetgroepen voor de Tapuit geanalyseerd: de rupsen en de kniptorlarven. De aantallen rupsen per monster in de verlaten korte duingraslandjes in De Rellen en het Noorderduin zijn gelijk aan de aantallen in het Vogelduin en het Botgat-Noordduinen (fig. 17). De aantallen ritnaalden per monster zijn in de verlaten Rellen en Noorderduin (veel) hoger dan in het Vogelduin en de Kop van Noord-Holland waar nog wel Tapuiten broeden (Mann-Whitney test, $p < 0.001$) en de aantallen in de korte duingraslanden in het Vogelduin zijn hoger dan in de Kop van Noord-Holland (fig. 18, Mann-Whitney test, $p = 0.004$).

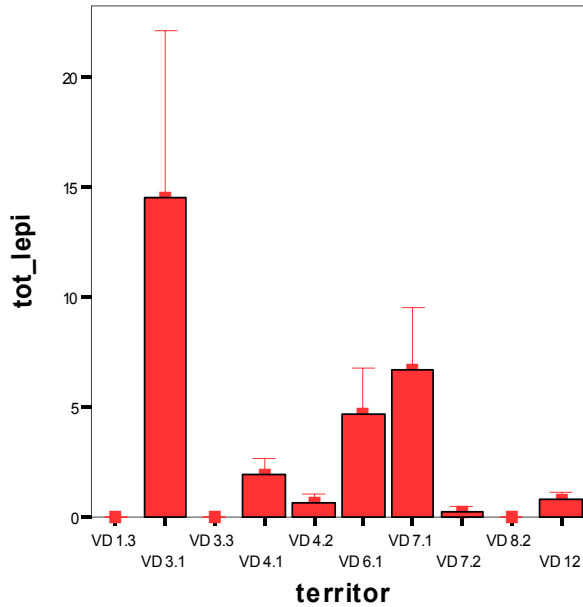
3.2.5 Verschillen in voedselaanbod tussen territoria

De aantallen rupsen verschillen sterk tussen de verschillende territoria (fig. 19). De plaggen gestoken in territorium VD3.1 bevatten grote aantallen rupsen, gevolgd door VD 4.1, 6.1 en 7.1 en de overige territoria hebben geringe aantallen rupsen per plag. Deze verschillen zijn echter niet eenvoudig terug te herleiden op verschillen in vegetatie per plag tussen de territoria vanwege de voorjaarspiek van rupsen: rupsen bereiken hun grootste aantallen in het voorjaar en vroege zomer (fig. 20). De aantallen vanaf 1 Juli zijn verwaarloosbaar (Mann-Whitney test, $p = 0.000$).

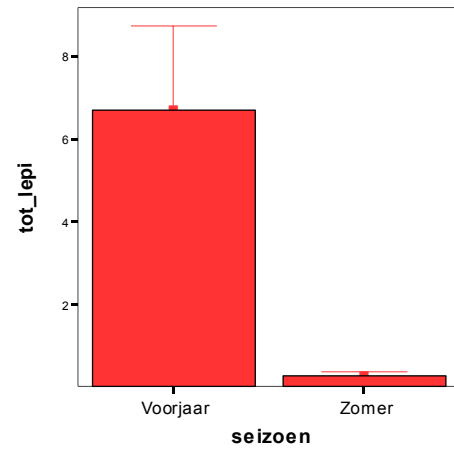
De aantallen kniptorlarven verschillen per plag per territorium (fig. 21). Territorium VD3.3 bevat minder kniptorlarven per gemiddelde plag dan bij voorbeeld VD4.2. Deze aantallen verschillen niet significant, waarschijnlijk door de grote

standaardfouten (worteltransformatie, One-way ANOVA met Scheffe post hoc test, $n=86$, $F=1.337$, $p=0.232$).

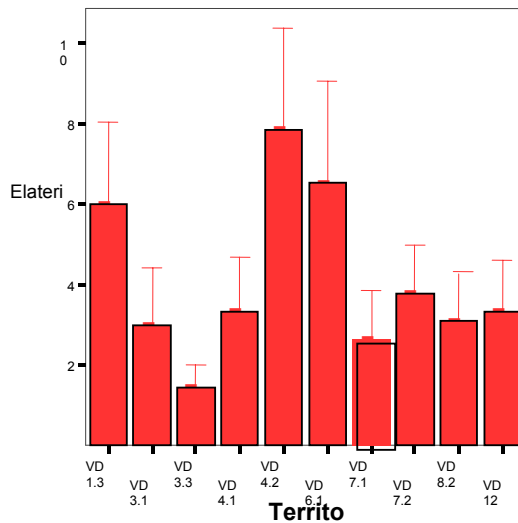
Aantallen rupsen per territorium



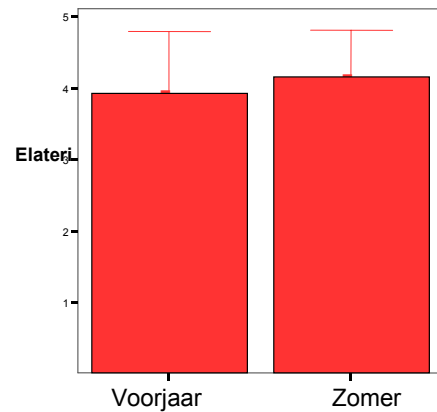
Figuur 19. De aantallen rupsen verschillen sterk tussen de territoria zoals gemeten aan de plaggen.



Figuur 20. De verschillende aantallen rupsen kunnen vooral verklaard worden door de sterke afname van rupsen in de zomer.



Figuur 21. De gemiddelde aantallen ritnaalden per plag per territorium



Figuur 22. De gemiddelde aantallen ritnaalden per plag blijven constant gedurende het broedseizoen

Er zijn geen verschillen tussen de aantallen ritnaalden per gemiddelde plag in het voorjaar en in de zomer (fig. 22, Mann-Whitney test, $p=0.527$). Seizoensverschillen

binnen territoria waarin meerdere keren een broedpoging is gedaan, laten geen eenduidig beeld zien in de aantallen gemonsterde ritnaalden. In territorium VD3 zijn de aantallen ritnaalden bij het tweede nest lager, maar in territorium VD4 hoger, wat ook geldt voor territorium VD7.

3.2.6 Aantallen Konijnen

In alle drie de gebieden waren Konijnen aanwezig op korte duingraslanden, maar in verschillende aantallen (tab. 3). De aantallen tussen het Botgat/Noorderduin en het Vogelduin verschillen (net) niet significant, die tussen het Botgat en Noorderduin wel

Tabel 3. De gemiddelde aantallen keutels per plag per gebied

Locatie	keutels \pm stdev
Noordduin	31.4 \pm 24.5
Botgat	18.7 \pm 11.8
Vogelduin	22.5 \pm 13.8

(Oneway ANOVA met Hochberg post-hoc test, $n=48$, $F=2.407$, $p=0.017$). De grote verschillen in sample-size hebben een belangrijke statistische rol gespeeld: in het Botgat werden 32 deelplaggen onderzocht, in de Noordduinen 16 en in het Vogelduin 100.

4. Dieet van nestjonge Tapuiten

4.1 Methoden

Het voedselcologisch onderzoek is nagenoeg volledig uitgevoerd in het Noordhollands Duinreservaat. Tapuitennesten werden gelokaliseerd door het volgen van de adulte vogels. Zodra een nest gelokaliseerd was, werd getracht het aantal eieren of aantal jongen te bepalen. Het aantal eieren en jongen werd geteld op de tast of met behulp van een infrarood-camera. Van alle jongen is gedurende de nestfase gewicht en biometrie (lengte van snavel, vleugel en tarsus) bepaald, meestal maximaal vier dagen voor het uitvliegen. Dit is het moment dat het maximale gewicht is bereikt (Moreno 1987, Conder 1989). Bij gebrek aan herhaalde metingen om nestverstoring te voorkomen, hanteren we het uitvlieggewicht als maat voor de conditie van de jongen.

Het dieet van de nestjonge Tapuiten is onderzocht met behulp van automatische camera-opstellingen bij het nest. Er zijn 10 nesten gefilmd gedurende het broedseizoen. Deze methode is geschikt om een betrouwbaar beeld te krijgen van alle in het dieet aanwezige prooien, ondanks dat een deel van de gefilmde prooien niet gedetermineerd konden worden. Prooisamenstelling op basis van faeces is nauwelijks kwantificeerbaar en sommige prooien zijn niet in poepjes terug te vinden, onderzoek met nekringen is sterk invasief van karakter en onderzoek op basis van maaginhouden is niet op grote schaal uitvoerbaar.

De opstelling bestond uit een naast de nestingang opgestelde digitale videocamera (Sony TRV60e 1.08 megapixel en Panasonic NV-GS280 1.8 megapixel) die verbonden was met een accu en laptop (software: CamUniversal 2.1) met Harddisk voor dataopslag. De camera werd gecamoufleerd met camouflage zeil en bedekt met takken, de laptop en accu's werden ingegraven op twee meter van het nest en toegedekt met gras plaggen. De camera werd getriggerd om opnames te maken met behulp van een infraroodpoort voor de nestingang zodat alleen filmbeelden

gemaakt worden op het moment dat Tapuiten het nest ingaan en eruit komen. Het is noodzakelijk dat de voerende ouders via dezelfde route het nest benaderden in verband met de videoregistratie. Om dit te bevorderen is bij een aantal nesten een haag gemaakt van in het zand gestoken takjes zodat de ouders op één manier het nest in konden gaan. Uit het onderzoek van 2006 bleek dat de Tapuiten hier nauwelijks hinder van ondervonden. Er is getracht om elke dag van 's ochtends vroeg tot 's avonds laat te filmen, bij maximaal drie nesten op hetzelfde moment. De meeste nesten zijn gefilmd vanaf een leeftijd van minimaal vijf dagen. Onderzoek aan Grauwe Klauwieren heeft uitgewezen dat zeer jonge nestjongen kleinere prooien gevoerd worden, die lastig te identificeren zijn (P.Beusink).

De videobeelden zijn geanalyseerd en de prooien zijn, voor zover mogelijk, tot op familie of tot op soort bepaald. De lengte en breedte van de gefilmde prooien is bepaald aan de hand van de snavel lengte van de adulte Tapuit (gesteld op 11 mm.), en geverifieerd aan op beeld opgenomen liniaal.

4.2 Resultaten

4.2.1 Dieet

Het voedsleecologisch deel van dit onderzoek heeft plaatsgevonden in het Vogelduin, waar in totaal 10 nesten zijn gefilmd. Er zijn 4108 prooiopnames gebruikt voor de analyse. Het aantal gebruikte opnames per nest varieerde tussen 128 - 785 (411 ± 201). Het aandeel prooien dat niet verder kon worden gedetermineerd dan *Evertebrata* varieerde sterk (14.4% - 68.3%, $33.8 \pm 17.4\%$), wat te maken heeft met de filmefficiëntie. Deze filmefficiëntie wordt bepaald door de leeftijd van de nestjongen, aanvliegroute, lichtval en de scherptediepte van de camera.

In tabel 4 is de dieetsamenstelling per nest weergegeven als het percentage die een prooi uitmaakt van het totale gefilmde dieet per nest. Ook is het aantal uitgevlogen juvenielen per nest gegeven. In totaal zijn prooien van 11 verschillende orden gevoerd. De prooigroepen zijn weergegeven op ordeniveau en in een aantal gevallen tot op een lager taxonomisch niveau om vergelijkingen te kunnen maken tussen 2006 en 2007.

In 2007 maakten twee orden een aanzienlijk deel uit van het dieet van de nestjonge Tapuiten (Tab 3): vlinderrupsen (tot 37.4%) en kevers (vooral de larven van Kniptorren, tot 35.3%). De *Elateridae* en *Tenebrionidae* zijn samengevoegd in de analyse omdat de larven op videobeeld niet van elkaar te onderscheiden zijn. Ze bezitten dezelfde functionele eigenschappen in verschillende habitats. Tapuiten foerageren zowel in de korte duingraslanden als aan de randen van de stuifkuilen waar werd waargenomen dat de vogels larven van de *Elateridae*/ *Tenebrionidae* verzamelden (zie paragraaf 3.1.2).

Tabel 4. Percentages gevoerde prooien per nest en het aantal uitgevlogen jongen. De nesten staan op datumvolgorde: VD3.1 is het eerst gefilmde nest, VD3.3 het laatst gefilmde. De eerste filmdag was 16 mei, de laatste op 10 juli 2007.

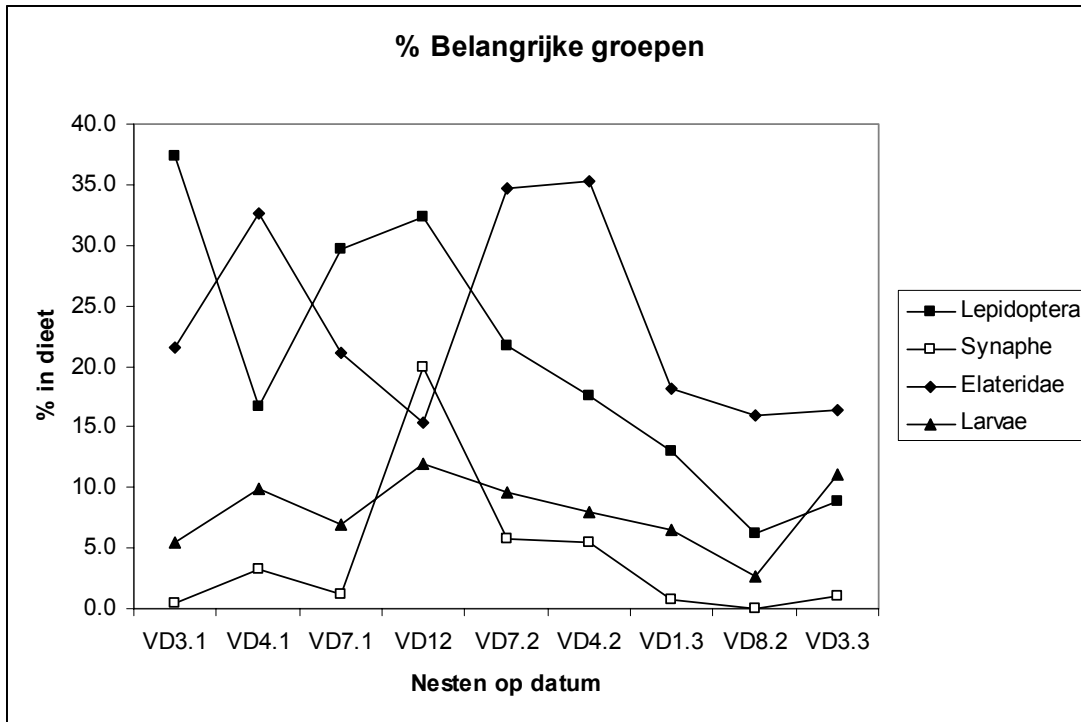
Percentages	VD3.1	VD4.1	VD7.1	VD6.1	VD12	VD7.2	VD4.2	VD1.3	VD8.2	VD3.3
	n=578	n=785	n=498	n=128	n=400	n=562	n=238	n=430	n=227	n=262
Orthoptera	1.9	0.5	1.4	5.5	1	1.4			0.9	0.8
Dermaptera			0.4							
Hemiptera						0.2				
Neuroptera					0.3					
Lepidoptera	37.4	16.7	29.7	22.7	32.3	21.7	17.6	13	6.2	8.8
<i>Synaphe punctalis</i>	0.5	3.3	1.2	0	20	5.7	5.5	0.7	0	1.1
Diptera	4.2	1.9	1	7	3	0.7		1.6	1.8	1.1
Hymenoptera		2	1.4		5.3	1.2		0.2	4	0.8
Coleoptera	26.1	44.5	28.9	6.3	22	38.1	45	22.1	16.3	23.7
<i>Phylloperla horticola</i>	3.1	7.8	7.4	3.1						
<i>Anomala dubia</i>					5.5	1.1	8.4	3		3.8
<i>Elateridae</i>	21.5	32.6	21.1	1.6	15.3	34.7	35.3	18.1	15.9	16.4
Diplopoda	0.2	0.1				1.1	0.4	0.2		1.5
Isopoda	1.4	1.5	1.6			5.2	2.5	3.7		11.5
Araneae	8.8	3.8	0.6	1.6	1	1.1	0.4	0.2		0.4
Larvae	5.5	9.9	7	10.9	12	9.6	8	6.5	2.6	11.1
Evertebrata	14.4	19	27.9	46.1	23.3	19.8	26.1	52.3	68.3	40.5
Aantal uitgevlogen juvs	6	5	0	4	0	3	0	4	3	3

4.2.2 Prooiaandeel gedurende het broedseizoen

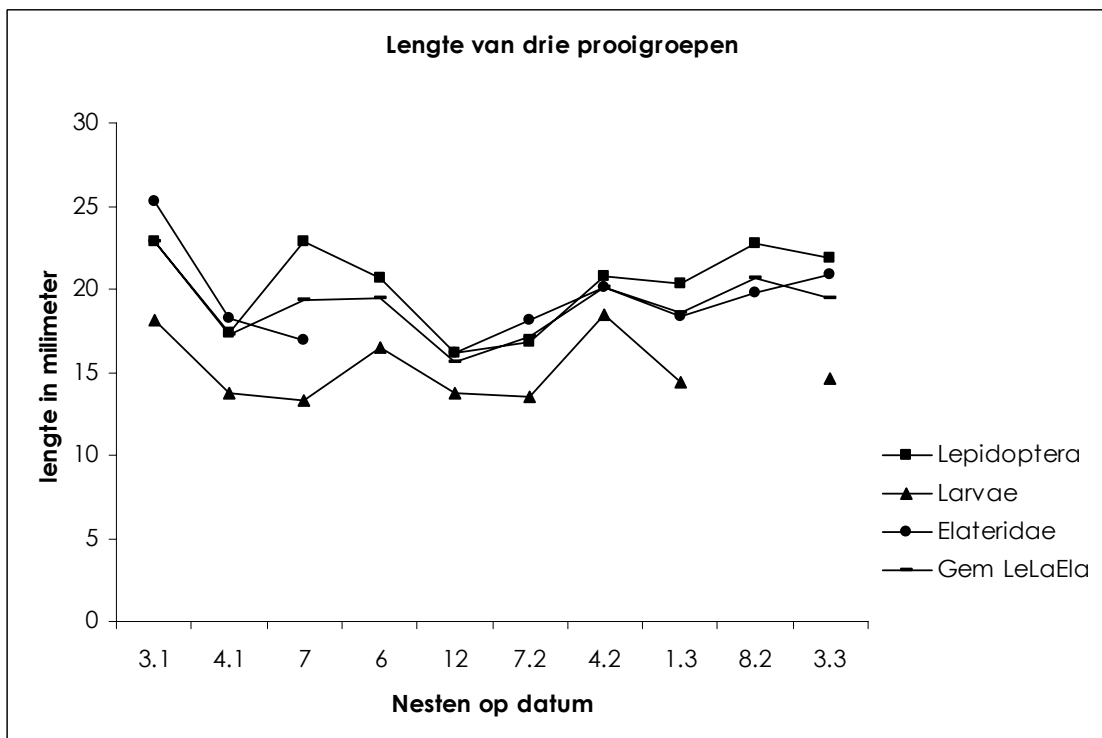
Uit figuur 23 blijkt dat het aandeel gevoerde rupsen afneemt gedurende het broedseizoen. Uit de analyse van de bodemmonsters blijkt dat de beschikbare hoeveelheid rupsen per plag in de zomer een schim is van de aantallen in de voorjaar (paragraaf 3.1.5). De percentages gevoerde Mosmotrupsen (*Synaphe punctalis*) pieken sterk in juni en dat was ook in 2006 het geval. Het aandeel ritnaalden lijkt complementair te zijn aan *Lepidoptera* en *Synaphe* (fig. 23).

4.2.3 Lengte en massa van de gevoerde prooidieren

De lengte, zoals gemeten op de videobeelden, van een aantal prooigroepen is redelijk constant gedurende het broedseizoen (fig. 24). De gemiddelde larve is tussen de 16-20mm lang. De meetnauwkeurigheid op film is ca. 1 mm. Bij de lengte veroorzaakt een gemeten verschil van 1mm op een totale lengte van 20mm een relatief kleine fout van 5%. Bij verkeerd gemeten breedte echter veroorzaakt een gemeten verschil van 1mm op een totale breedte van 4mm een relatieve fout van 25%. Bij volume- en massaberekeningen bleken deze kunstmatige verschillen in gemeten breedte grote verschillen te veroorzaken. Hierdoor is afgezien van massabepalingen van prooien, gemeten op de videobeelden.



Figuur 23: het verloop van enkele belangrijke prooigroepen in de loop van het broedseizoen. Goed te zien is de piek in aantallen van *Synaphe punctalis*, evenals een geleidelijke afname van het aantal gevoerde Lepidoptera rupsen. Het aandeel ongedetermineerde larven lijkt gelijk te blijven gedurende het broedseizoen in het nestjongen dieet.



Figuur 24. De lengte van prooigroepen die een groot deel van de gevoerde prooien uitmaken. Larve zijn niet nader gedetermineerde larven. 'Gem LeLaEla' is de gemiddelde lengte van de Lepidoptera, de Larvae en de Elateridae, als gemiddelde lengtemaat voor een larf.

5. Discussie en Conclusies

Gedurende de laatste decades zijn de Nederlandse kustduinen sterk vergrast door onder ander Hem *Ammophila arenaria* en Duinriet *Calamagrostis epigejos*. Dit is niet wenselijk vanuit natuurbeschermingsoogpunt, omdat het duingebied van oorsprong een zeer grote biodiversiteit kent (Veer & Kooijman, 1997). Zo komen 70% van de Nederlandse plantensoorten in de duinen voor, waarvan 15% vrijwel geheel beperkt zijn tot de duinen (De Molenaar, 1986). De korte droge soortenrijke duingraslanden zijn veranderd in monotone grasvlakten. Wat het effect is van deze vegetatieveranderingen op de entomofauna en uiteindelijk op toppredatoren als de Tapuit, is in deze studie onderzocht opdat uiteindelijk beheersmaatregelen getroffen kunnen worden die het mogelijk maken om het totale systeem (bodem-vegetatie-fauna) te herstellen.

Bij de huidige versnelde successie van open zand naar duinstruwelen treden door vegetatieveranderingen verschuivingen in de entomofauna op en verdwijnen soorten die afhankelijk zijn van primaire successiestadia en korte duingraslanden. Zo worden bij toenemende successie Zwartlijven vervangen door Kniptorren, en Kniptorren uiteindelijk door Zwartkevers in de verstruikte delen: in verruigende duinen blijven slechts Zwartkevers over en verdwijnen de soorten van zandige plekken (Zwartlijven) en korte droge duingraslanden (Kniptorren). Ook de bodembewonende rupsen, die in de onderzochte gebieden alleen in korte duingraslanden voorkomen, verdwijnen door verruiging. De dikkere organische laag en hogere vegetatie leiden tot een buffering van het microklimaat waardoor algemene en minder kritische soorten kunnen voorkomen. Uiteindelijk wordt de insectendiversiteit groter naarmate de vegetatiebiomassa toeneemt, maar verdwijnen soorten die aangepast zijn aan pionierstadia en droge korte duingraslanden uit het duingebied. Op landschapschaal betekend dit dat de insectdiversiteit daalt.

Bij de eerste Tapuitenlegsels werden geen verhongerde jongen aangetroffen, zodat er geen concrete aanwijzingen voor voedselgebrek zijn. Bovendien was het uitvlieggewicht van de nestjongen binnen een nest over het algemeen hetzelfde, wat er op duidt dat er in de onderzochte territoria genoeg voedsel aanwezig en beschikbaar was om alle jongen te laten uitvliegen. Dus ondanks de variërende aantallen ritnaalden en rupsen tussen de territoria, zijn er nog steeds genoeg prooien om de jongen succesvol uit te laten vliegen. De wisselende aantallen uitgevlogen jongen (tab. 4) bij de eerste legsels hebben te maken met (gedeeltelijke) predatie door Vossen; de conditie van de jongen was gelijk op het moment van ringen. Bij nachtelijke predatie door Vossen werden alle jongen verloren, behalve bij nest VD8.1, waar een jong overbleef. Waarschijnlijk was dit jong de nestpijp diep ingekropen zodat het onbereikbaar was voor de Vos. Het is onduidelijk of vrouwtjes die 's nachts op het nest bij de jongen zijn, ook het slachtoffer zijn geworden: bij gepredeerd nest VD2.2 werden naast pennen van de juvenielen ook een aantal staartveren van een adulte vogel gevonden. De vogel is niet meer gezien, maar onduidelijk blijft of ze gepredeerd is of is weggetrokken. Echter, de conditie van jongen uit latere nesten varieerde meer en het is met de huidige gegevens lastig om hier een oorzaak voor aan te wijzen, omdat verschillende oorzaken of een combinatie van oorzaken een rol kunnen spelen. Zo zijn de aantallen ritnaalden in de zomer (late en vervollegsels) gemiddeld even groot als in het voorjaar (eerste legsels), maar tussen de territoria verschillen de aantallen. In enkele territoria zijn de aantallen gemonsterde ritnaalden groter in het voorjaar, in andere territoria juist

kleiner. De aantallen rupsen, een belangrijke prooi voor nestjonge Tapuiten, nemen wel sterk af na eind juni. Bij de geobserveerde nesten uit deze periode wordt een groter deel van het dieet vertegenwoordigd door kleine julikever en ritnaalden. Naast eventuele voedselproblemen speelt het slechte weer van eind juni en begin juli waarschijnlijk ook sterk mee: gedurende een ruime week was het zeer regenachtig en winderig. De gevolgen hiervan kunnen zowel zijn dat zeer jonge nestjongen onderkoeld raken wanneer de ouders aan het foerageren zijn, als dat prooien minder actief zijn gedurende het slechte weer waardoor ze moeilijker te vinden. Tenminste een nest is in deze periode verlaten; bij controle werd een dood nestjong van 1-2 dagen oud aangetroffen terwijl het vrouwtje nog aanwezig was. Vanwege de verschillende mogelijkheden die de wisselende conditie van nestjongen in latere legsels kunnen verklaren, is het vooralsnog niet mogelijk een verband te leggen tussen wisselend voedselaanbod en wisselend nestsucces.

Het lijkt erop dat de aangevoerde prooien bij late nesten kleiner zijn, omdat de percentages onbekende prooien hoog liggen: kleine prooien zijn lastig te determineren op videobeeld, in tegenstelling tot rupsen en ritnaalden. Volgens Collar (2005) worden jonge Tapuiten (tot zeker 8 dagen oud) zachtere prooien gevoerd dan adulte vogels eten. Dit blijkt ook uit het zeer lage percentage chitineuze ritnaalden (1.6%) dat aan jongen in nest VD6.1 gevoerd is: op het moment van filmen waren deze jongen slechts 2-6 dagen oud. De aantallen ritnaalden in de grondmonsters waren echter hoog, zodat ritnaalden gemeden lijken te worden. Wellicht is de afwezigheid van rupsen als zachte prooi voor jonge nestjongen (en gebrek aan vervangende zachte larven?) een reden achter de schaarste aan tweede legsels bij Tapuiten en sterk variërende conditie van late jongen.

In 2005 werd een lager nestsucces gevonden dan in 2007 (Van Turnhout 2006a), wat er op kan duiden dat voedselbeschikbaarheid varieert tussen jaren. Dit verschil kan ook deels veroorzaakt zijn door de intensievere inventarisatie in 2007. Door de 6 weken droogte en warmte in voorjaar 2007 kwam het groeiseizoen nauwelijks op gang. De eerste regens vielen vanaf 6 mei waardoor de vegetatie zeer snel begon te groeien. Heeft deze abundantie aan verse biomassa een piek veroorzaakt in insectenpopulaties juist gedurende de tijd waarin de meeste Tapuiten een eerste nest met jongen hadden? Het is opvallend dat twee soorten Bladspruitkevers (Rozenkever *Phyllopertha horticola* en Kleine Junikever *Anomala dubia*) in 2007 een veel geringer deel uit maakten van het gefilmde dieet dan in 2006. Ook lijken de aantallen gevoerde ritnaalden te kunnen variëren tussen verschillende jaren. Zo bestond in 2006 maximaal 13.2% van het aangevoerde dieet uit ritnaalden bij nest VD4, in 2007 was dat 35.3% in hetzelfde territorium en gedurende dezelfde tijd. In beide gevallen waren de jongen ouder dan vijf dagen, zodat de chitineuze ritnaald door de jongen goed te behandelen zijn. We kunnen ook vast in de nabije toekomst een nog betere voedselvoorkeuranalyse uitvoeren. Een verklaring van dit opvallende verschil tussen de twee onderzochte jaren kan zijn dat de zeer warme weerscondities van voorjaar 2007 de larvale ontwikkeling van de insecten versneld hebben. Hierdoor kunnen vliegtijden van de Kleine Junikever een aantal weken verschoven zijn, wat ook is vastgesteld in de Deense kustduinen bij Skagen (P. Beusink). Massaal zwermende bladspruitkevers zijn makkelijk te vangen en hebben een hoog gewicht, maar bestaan voor een belangrijk deel uit het onverteerbare chitine. Het is dus de vraag welke prooien het meest profijtelijk zijn voor Tapuiten. Om hier een antwoord op te kunnen geven worden in 2008 van de prooigroepen

samples genomen waarvan de energie-inhoud wordt bepaald, naast eiwitten, vetten, vitamines en de onverteerbare fractie.

Het is mogelijk dat een voedselprobleem niet wordt veroorzaakt door een daadwerkelijk gebrek aan geschikte prooien maar door de bereikbaarheid van deze prooien. Zoals in dit onderzoek is aangetoond, lijkt er ook in de verruigde terreindelen genoeg geschikt voedsel voor de Tapuit te zijn. Echter, Tapuiten foerageren niet in hoog gras en zijn morfologisch volkomen aangepast aan het leven in steppeachtige korte vegetaties (Kaboli et al. 2007), daarom is de grote prooiabundantie in verruigde delen irrelevant voor de Tapuit. Indirect kan het grote prooiaanbod in de ruigere delen wel voor de Tapuit beschikbaar komen als de soorten die hier overdag schuilen 's nachts actief worden. De Tapuiten starten zeer vroeg, half uur voor zonsopkomst, en gaan tot laat door met foerageren tot het volledig donker is.

Enkele op het oog geschikt lijkende korte duingraslanden waar Tapuiten niet meer broeden zijn tegelijk met de bewoonde gebieden onderzocht. Het bleek dat de aantallen rupsen en ritsnaalden in deze verlaten gebieden per monster even groot als of groter waren dan gebieden waar Tapuiten broeden. Omdat het voedselaanbod goed was, er Konijnen voorkwamen (broedgelegenheid) en omdat de vegetatie kort was, lijken de gebieden geschikt voor broedende Tapuiten. Toch ontbreekt de soort hier en dat heeft mogelijk niet met het beschikbare voedselaanbod per vierkante meter te maken.

Dit leidt tot de hypothese dat de achteruitgang van de Tapuit verklaard kan worden door een sterk afgenomen oppervlakte aan geschikte korte duingraslanden. Een broedend paar zal een minimale hoeveelheid oppervlakte nodig hebben om genoeg prooien te vangen voor de nestjongen. Deze prooien zijn zeker aanwezig per vierkante meter, maar mogelijk is er te weinig (aaneengesloten) oppervlakte om voldoende voedsel te bemachtigen. Deze hypothese wordt gesteund door het feit dat in het Vogelduin en zeker in het Botgat aaneengesloten oppervlakten van korte duingraslanden voorkomen waar Tapuiten nog in goede aantallen broeden. Dat de soort niet meer broedt in bijvoorbeeld De Rellen wordt dan verklaard door de versnippering van de korte duingraslandjes. De nog bestaande graslandjes liggen als eilanden tussen het struweel waardoor er niet genoeg aaneengesloten oppervlakte is voor een Tapuitenpaar of een Tapuitenpopulatie. De effecten van versnippering van korte duingraslandjes op de insectenpopulaties zijn nog niet onderzocht, maar negatieve effecten zullen zeker optreden. Zo blijken vlinder- en keverpopulaties te lijden onder versnippering van hun leefgebied (Polus et al. 2007, Driscoll & Weir 2005). Steffan-Dewenter & Tschardtke (2002) beschrijven de gevolgen van versnippering voor verschillende insectenorden.

Wat mogelijk tegen deze hypothese pleit is, dat er onder andere op de binnenlandse stuifzanden geschikte oppervlakten kortgrazige habitat aanwezig zijn waar nu geen of nauwelijks meer Tapuiten broeden. Meer onderzoek is dus nodig om jaareffecten uit te sluiten (2007 uitzonderlijk goede reproductie vanwege uitzonderlijk warm en droog voorjaar?) en om de blik te verbreden van kwaliteitsaspecten naar kwantiteitsaspecten en heterogeniteit op verschillende schaalniveaus. Zijn nog bezette bolwerken of metapopulaties inderdaad groter qua oppervlakte geschikte vegetatie en ruimtelijke samenhang dan verlaten plekken? En zijn er nog plekken van voldoende omvang en samenhang, maar zonder tapuiten? En hoe ziet de entomofauna op deze plekken eruit?

6. Suggesties voor terreinbeheer

Kort grazige vegetaties, open zandige stukken en actieve verstuingen blijken voor verschillende prooi-soorten van Tapuiten belangrijk te zijn. Het ligt dan ook voor de hand om beheersmaatregelen te richten op het herstel en uitbreiding van deze ecotopen. Hiervoor komen verschillende maatregelen in aanmerking, zoals pluggen, maaien, begrazing en het reactiveren van vastgelegde duinen. Hoewel deze maatregelen al geruime tijd en soms op vrij grote schaal worden uitgevoerd, is er over de effecten op de fauna nog weinig bekend (Kooijman *et al.* 2005). Dit geldt zeker voor belangrijke prooien voor Tapuiten (en andere insectivore vogelsoorten), zoals kniptorren en nachtvinders. Momenteel kunnen daarom slechts algemene uitspraken worden gedaan over hoe deze maatregelen het beste uitgevoerd kunnen worden in relatie tot het herstel van faunagemeenschappen. Belangrijk is de precieze uitgangssituatie van de vegetatie en de bodem. Opgehoopte organische stof in de grond kan het effect van de maatregel waarschijnlijk in een heel andere richting sturen dan wanneer de maatregel wordt uitgevoerd op een bodem met nog maar weinig organische stof.

Het reactiveren van grootschalige verstuing kan het beste plaatsvinden in de zeereep en de eerste duinenrijen. Op deze locaties is de windsterkte maximaal en kan er (op sommige locaties) zandtoevoer plaatsvinden vanuit de zee en strandvlakte. Het reactiveren van grote verstuingen op meer landinwaarts gelegen plekken is niet altijd succesvol. Maatregelen zijn alleen zinvol op locaties die vanwege hun ligging ten opzichte van de wind en aanwezige duinvormen (bijvoorbeeld oude parabolen) gevoelig zijn voor winderosie. Geomorfologisch vooronderzoek is in alle gevallen noodzakelijk om de juiste locatie en maatregelen goed in te kunnen schatten. Voor het kunnen voorkomen van grote populaties van diersoorten die gebonden zijn aan dynamische ecotopen, is het van belang dat er voldoende oppervlak van deze ecotopen aanwezig is. Over de schaal waarop reactivering voor het herstel van faunagemeenschappen het beste kan plaatsvinden, is echter nog niets bekend. Verwacht wordt dat het reactiveren van een aaneengesloten stuk zeereep, of van verschillende locaties binnen een afstand van enkele honderden meters, het meeste resultaat oplevert.

Voor een groot aantal geschikte prooi-soorten lijkt het herstel van kleine, licht dynamische plekken essentieel. Deze plekken kennen een mozaïek van open zand en lage mos- en grasvegetaties. Regelmatige verstoring – zoals vroeger veroorzaakt door Konijnen – zijn noodzakelijk, maar deze locaties moeten na verstoring gedurende één of meerdere jaren min of meer stabiel zijn om als geschikte leefomgeving te dienen. Om dit soort mozaïeken te herstellen en behouden is waarschijnlijk een combinatie van verschillende maatregelen nodig. Gedacht kan worden aan gefaseerd kleinschalig pluggen of werken met kleinschalige drukkbe-grazing, in combinatie met extensieve begrazing. In sterk verruigde terreinen zal het soms nodig zijn om eerst op grotere schaal 'inleidingbeheer' uit te voeren, zoals drukkbe-grazing of brandbeheer, om hoge en dichte vegetaties terug te dringen. Ook hierbij moet echter opgemerkt worden dat onderzoek dat de effecten van (een combinatie van) deze maatregelen op diersoorten evalueert vooralsnog ontbreekt.

De beschreven effecten van begrazing op Tapuiten zijn bijvoorbeeld nogal uiteenlopend. Van Dijk (2001) voert de introductie en (tijdelijke) intensivering van begrazing door schapen en runderen, in combinatie met pluggen, aan als waarschijnlijke oorzaak van het tijdelijke herstel van de Tapuit op heidevelden in

Drenthe. Ook van der Hagen (1996) vindt een positief effect van begrazing in de duinen van Meijendel. De Tapuit liet in de begraasde terreinen een minder negatieve ontwikkeling zien dan in de niet begraasde delen. In de Waddenduinen lijkt begrazing door vee echter niet of nauwelijks een positieve invloed te hebben op het aantalverloop van de Tapuit, zoals blijkt uit een vergelijking van trends in begraasde en onbegrasde duinen (van Dijk *et al.* 2001). Wel resteren in de Eierlandse duinen op Texel, waar extensief met schapen wordt begraasd, nog enkele paren Tapuiten. In vergelijking met door runderen of paarden begraasde duinen op Texel zijn hier relatief veel eenjarige voorjaarsbloeiërs aanwezig, met mogelijk gevolgen voor het voedselaanbod (L. Dijkse). Veel zal daarom afhangen van de wijze, intensiteit en periode van begrazing, en deze aspecten verdienen zeker nader onderzoek (Kooijman *et al.* 2005).

Wellicht kan de volgende combinatie van beheersmaatregelen bijdragen aan het duurzaam laten ontstaan van grote oppervlakten korte graslanden in de duinen: tijdelijke drukkubegrazing door geiten om de grote oppervlakten Duinriet en Helm te verwijderen, eventueel gevolgd door (tijdelijke) begrazing door schapen omdat deze dieren het Konijn het dichtst benaderen in wijze van begrazen. Echter, om deze graslanden duurzaam te laten voortbestaan is het vervolgens van groot belang te onderzoeken of Konijnen het bewuste gebied gekoloniseerd hebben. Als dit niet gebeurd is, kan dat veroorzaakt zijn door de afwezigheid van omliggende Konijnenpopulaties waardoor het lang zal duren voordat kolonisatie plaatsvindt. In dit geval kunnen Konijnen geïntroduceerd worden als duurzame herbivoren die zowel het habitat geschikt maken voor Tapuiten als voor nestgelegenheid zorgen. De mogelijkheden en voorwaarden voor actieve uitzetting van Konijnen zouden daarom in beeld gebracht moeten worden. Wellicht kan de afwezigheid van de Tapuit in enkele begraasde gebieden langs de kust worden verklaard door een gebrek aan nestholten, hoewel de geschikte habitat in ruime mate voorhanden is. In 2006 broedden Tapuiten niet in aangebrachte nestkasten, in 2007 werd echter drie keer in twee nestkasten gebroed. Een groot voordeel van het broeden in nestkasten is dat deze Vosbestendig zijn.

De voor- en nadelen van begrazing door Schotse Hooglanders en andere grote grazers op de laatste natuurlijke korte duingraslanden langs de Nederlandse kust moeten zeer goed tegen elkaar worden afgewogen en een beslissing voor het al-dan-niet introduceren van grote grazers zou slechts moeten gebeuren op grond van bewezen positieve resultaten door begrazing (voor resultaten, zie Kooijman 2004).

7. Werkplan 2008

Gedurende het broedseizoen in 2008 zal het Tapuiten onderzoek in een aantal delen uiteenvallen. In de eerste plaats worden enkele nesten van de Tapuit zo goed mogelijk gefilmd om te onderzoeken in hoeverre het aangevoerde dieet overeenkomt met de gegevens van 2007. In aansluiting hierop zullen grondbemonsteringen plaatsvinden om de gegevens met de resultaten van 2007 te vergelijken. Op deze wijze kan onderzocht worden in hoeverre het zeer droge voorjaar van 2007 een eventueel uitzonderlijk broedseizoen tot gevolg heeft gehad. Bovendien kunnen zo eventuele cycli en dynamiek van prooi-soorten nader worden onderzocht. Het is opvallend dat de aantallen gevoerde Rozenkevers veel hoger

waren in 2006, maar de aantallen ritnaalden veel lager. Misschien wordt dit door natuurlijke cycli in de populaties veroorzaakt?

In de tweede plaats zal voor een zo groot mogelijk aantal territoria de oppervlakte korte, droge duingraslanden zo exact mogelijk bepaald worden. Zo kan nagegaan worden hoe groot de oppervlakte kort duingrasland er minimaal moet zijn voor een populatie Tapuiten. Tegelijkertijd zal per onderzocht territorium de vegetatiesamenstelling, de biomassa en de zanderigheid onderzocht worden aan de hand van de methode van Braun-Blanquet. Gedurende het seizoen zullen regelmatig prooien worden verzameld waarvan uiteindelijk de totale voedingswaarde (vetten, eiwitten) zal worden onderzocht in het laboratorium. Uit combinatie met de data van de grondmonsters uit 2007 zal dan onderzocht kunnen worden of de gemeten grootte van een territorium overeenkomt met de in het territorium aanwezige energie, zoals bepaald aan de plagdata van 2007.

Ook zullen langs de Nederlandse kust grote aaneengesloten stukken kort duingrasland gezocht worden, waar Tapuiten niet meer voorkomen. Ook op deze locaties zullen plaggen gestoken worden om de variatie in prooiabundantie te meten.

Ten slotte zal het populatiewerk dat succesvol gestart is in 2007, worden voortgezet. Alle nesten worden opgezocht, de eieren geteld, het nestsucces bepaald en uiteindelijk worden de nestjongen gekleurnd en gewogen. Als het voedselaanbod inderdaad varieert tussen de jaren, dan zullen de jongen lichter of zwaarder zijn dan in 2007. Op deze manier kan voedselbeschikbaarheid ook worden bepaald.

Literatuur

- Baeyens, G.; Martínez, M.L. (2004). Animal life in sand dunes: from exploitation and prosecution to protection and monitoring, in: Martínez, M.L.; Psuty, N.P. (Ed.) (2004). *Coastal dunes: ecology and conservation. Ecological Studies: analysis and synthesis*, 171: pp. 279-296.
- Beusink P., Nijssen M, Van Duinen G.J. & Esselink H. (2003) Broed- en voedseleecologie van Grauwe Klauwier en in intacte kustduinen bij Skagen, Denemarken. Rapport Stichting Bargerveen, Nijmegen.
- Brooke, M. (1979) Differences in quality of territories held by Wheatears *Oenanthe oenanthe*. *Journal of Animal Ecology* 48: 21-32
- Bruyn, G.J. de (1997) Animal communities in dutch dunes. p. 361-386. In: Maarel, E. van der (ed.). *Dry coastal ecosystems; general aspects. Ecosystems of the world 2c*. Elsevier, Amsterdam.
- Collar N.J. (2005) Family Turdidae (Thrushes). Pp. 514-807 in: del Hoyo J., Elliott A. & Christie D.A. eds. (2005). *Handbook of the Birds of the World*. Vol.10. Cuckoo-shrikes to Thrushes. Lynx Edicions, Barcelona.
- Conder P. (1989) *The Wheatear* Poyser, London.
- De Molenaar J.G. (1986) De betekenis van de Nederlandse duinen in enige cijfers. *Duin 2*: 42-44
- Driscoll D.A. & Weir T. (2005) Beetle responses to habitat fragmentation depend on ecological traits, habitat condition, and remnant size. *Conservation Biology* 19: 182-194
- Kaboli M., Aliabadian M, Guillaumet A., Roselaar C.S. & Prodon R. (2007) Ecomorphology of the wheatears (genus *Oenanthe*). *Ibis* 149: 792-805
- Kooijman A.M. (2004). Environmental problems and restoration measures in coastal dunes in the Netherlands in: Martínez, M.L.; Psuty, N.P. (Ed.) (2004). *Coastal dunes: ecology and conservation. Ecological Studies: analysis and synthesis*, 171: pp. 243-256.
- Kooijman A.M., Besse M., Haak R, Van Boxtel J.H., Esselink H., Ten Haaf C., Nijssen M., Van Til M. & Van Turnhout C. (2005) Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in open droge duinen. Eindrapport fase 2. Ministerie van LNV, rapportnr. 2005/dk008-O
- Maarel, E. van der (1979) Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97-114
- Moreno, J. (1987) Nestling growth and brood reduction in the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ornis Scandinavica* 18:302-309

Ollivier, P., Debout C. & Debout G. (1999) Importance du choix du territoire dans la reproduction du Traquet motteux *Oenanthe oenanthe* sur une dune fixée de la Manche (N-O France). *Alauda* 67: 213-222

PECBMS (2007) State of Europe's common birds, 2007. CSP/RSPB, Prague, Czech Republic, 2007

Polus E., Vandewoestijne S., Choutt J. & Baguette M. (2007) Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodiversity and Conservation* 16: 3423-3436.

SOVON (2002) Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998-2000 – Nederlandse Fauna 5. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey- Nederland, Leiden.

Steffan-Dewenter I. & Tschardt T. (2002) Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands – a mini review. *Biological Conservation* 104: 275-284

Tye A. (1992) Assessment of territory quality and its effects on breeding success in a migrant passerine, the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* 134: 272-285

Van der Hagen H.G.J.M. (1996) Paarden en koeien in Meijendel. Een evaluatie van vijf jaar begrazing in Kijfhoek/Bierlap en Helmduinen. Rapport N.V. Duinwaterbedrijf Zuid-Holland.

Van Dijk A.J. (2001) Ups and downs van in Drenthe broedende Tapuiten *Oenanthe oenanthe*. *Drentse Vogels* 14: 25-39

Van Turnhout C., Van Manen W. & Vergeer J.W. (2006a) Jaar van de Tapuit 2005. SOVON-onderzoeksrapport 2006/04. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

Van Turnhout C., Aben J., Beusink P. & Geertsma M. (2006) Broedsucces en voedselécologie van Tapuiten in de Nederlandse kustduinen. SOVON-onderzoeksrapport 2006/14, SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen en Stichting Bargerveen / Radboud Universiteit, Nijmegen

Veer M.A.C. & Kooijman A.M. (1997) Effects of grass-encroachment on vegetation and soil in Dutch dry dune grasslands. *Plant and Soil* 192: 119-128

Westhoff V. & Den Held A.J. (1969) Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme, Zutphen.