

Knelpunten voor duinfauna

Relaties met aantasting en beheer van duingraslanden

H. H. van Oosten
R. Versluijs
O. Klaassen
C. van Turnhout
A.B. van den Burg



landbouw, natuur en
voedselkwaliteit

Radboud Universiteit Nijmegen



© 2010 Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit

Rapport DKI nr. 2010/dk129-O
Ede, 2010

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan per e-mail worden besteld bij algemeen@Bosschap.nl onder vermelding van code 2010/dk129-O en het aantal exemplaren.

Oplage 150 exemplaren

Samenstelling H. H. van Oosten, R. Versluijs, O. Klaassen, C. van Turnhout,
A.B. van den Burg

Druk Ministerie van LNV, directie IFZ/Bedrijfsuitgeverij

Productie Directie Kennis en Innovatie
Bedrijfsvoering/Publicatiezaken
Bezoekadres : Prins Clausplein 8, 2595 AJ 's-Gravenhage
Postadres : Postbus 20401, 2500 EK 's-Gravenhage
Telefoon : 070 - 378 68 68
Fax : 070 - 378 61 81

Inhoudsopgave

Samenvatting	5
Inleiding	9
1 Onderzoeksvragen	15
1.1 Tapuit	15
1.2 Grauwe Klauwier	15
1.3 Blauwe Kiekendief	16
2 Voedselonderzoek Tapuit	19
2.1 Is er een tekort aan macronutriënten voor het grootbrengen van tweede legsels?	19
2.2 Verschilt de bodemfauna tussen door Tapuiten bewoonde en onbewoonde duingraslanden?	20
2.3 Hoe groot zijn broedterritoria van Tapuiten, uit welke vegetatie bestaan deze en vormt gebrek aan voldoende grootte en vegetatie een knelpunt in andere terreinen?	23
3 Dieetvergelijking nestjongen Grauwe Klauwier en Tapuit	29
3.1 Is overstuiving voor wortel-etende insecten (naast Kleine Junikever) een sleutelfactor in de ontwikkeling? (literatuurstudie)	30
4 Literatuurstudie dieet en landschap van Blauwe Kiekendief	37
4.1 Wat is het dieet van Blauwe Kiekendieven op de Waddeneilanden?	37
4.2 Hoe ontwikkelen de muizenpopulaties zich op de verruigende Waddeneilanden?	39
4.3 Wat is de vangbaarheid van muizen door Blauwe Kiekendieven in verruigde vegetaties en is hier met beheer op in te spelen?	41

5	Conclusies en Discussie	45
5.1	Tapuit	45
5.2	Grauwe Klauwier en Tapuit	47
5.3	Blauwe Kiekendief	48
6	Beheer	51
	Literatuur	55

Samenvatting

Het is nauwelijks bekend hoe aantastingen van de duinen als gevolg van vermesting en verruiging en het beheer van duingraslanden doorwerken op de duin(grasland)fauna. De tot nu toe uitgevoerde maatregelen om de aantasting tegen te gaan lijken ontoereikend om gehele voedselwebben te herstellen. Om tot herstelbeheer te komen dat wel toereikend is, is inzicht in de kwalitatieve en kwantitatieve veranderingen in deze voedselwebben noodzakelijk. Deze studie levert kennis van (belangrijke schakels in) voedselwebben, door de knelpunten bloot te leggen in voedselketens van enkele duinvogels die momenteel in hoog tempo uit de duinen aan het verdwijnen zijn.

Predatoren zijn afhankelijk van een groter aantal schakels in het voedselweb dan andere trofische groepen, waardoor deze gevoelig zijn voor veranderingen die zich in de gehele levensgemeenschap voordoen. Hierom zijn predatoren die in aantallen achteruitgaan bij uitstek geschikt zijn om als modelsoorten te dienen. Voor een goede interpretatie en brede toepasbaarheid voor het herstelbeheer is het van belang naar meerdere soorten tegelijkertijd te kijken. Top-down onderzoek moet namelijk leiden tot herstel van de gehele levensgemeenschap en de ecologische processen die daarbij horen en niet uitmonden in soortgerichte beschermingsmaatregelen. De opeenvolgende schakels van veranderingen in het duinecosysteem die met de top-down methode worden blootgelegd, kunnen vervolgens via een bottom-up benadering verder onderzocht worden, waarbij de causaliteit van de opeenvolgende stappen vastgelegd wordt. Het bepalen van deze causaliteit is belangrijk, omdat het beheer het meest effectief is als het ingrijpt op direct causale verbanden.

De drie in dit onderzoek gekozen top-down modelsoorten zijn:

- Tapuit: modelsoort om knelpunten voor de fauna van droge duingraslanden (in het middenduin) op te sporen. Dit habitat overlapt gedeeltelijk met dat van de Grauwe Klauwier.
- Grauwe Klauwier: modelsoort binnen de levensgemeenschap van duinterreinen direct achter de zeereep (voorduin).
- Blauwe Kiekendief: verschillende predatoren zijn niet van een deel van het droge duin afhankelijk, maar maken voor hun overleving en reproductie gebruik van het hele duinlandschap, zoals de Blauwe Kiekendief.

Onderzoekspunten

Aan de hand van de Tapuit in het Vogelduin zijn knelpunten voor duinfauna van duingraslanden onderzocht. We hebben ons hier gericht op het al dan niet optreden van nutriënten-limitaties in de broedcyclus van Tapuiten en de effecten daarvan. Hierop voortbouwend hebben we onderzocht of de soort als broedvogel in ogenschijnlijk geschikte terreinen ontbreekt door gebrek aan voedselbeschikbaarheid of –aanbod, en wat de effecten van beheer daarop zijn.

Door de diëten van Grauwe Klauwier en Tapuit te vergelijken proberen we te verklaren waarom de Grauwe Klauwier in de duinen is uitgestorven terwijl de Tapuit nog voorkomt. Hierbij wordt aandacht besteed aan de jaagstrategie van beide predatoren en ecologische eisen van de prooidieren. Onderzocht wordt of landschappelijke veranderingen die samenhangen met de VER-problematiek eventuele verschillen in abundantie van belangrijke prooigroepen verklaren. Bovendien wordt onderzocht of overstuiving voor wortelende insecten (naast Kleine Junikever) een sleutelfactor in de larvale ontwikkeling.

Aan de hand van (literatuur)studie aan Blauwe Kiekendieven wordt het dieet van deze soort bepaald, de ontwikkeling van muizenpopulaties op de Waddeneilanden en de invloed van beheer op de gewervelde prooien.

Resultaten en conclusies

Tapuit

Nutriënten-limitaties treden op in de broedcyclus van Tapuiten: nestjongen uit tweede legsels krijgen ongeveer 50% van de hoeveelheden eiwit en vet als jongen van eerste legsels. In sommige jaren is de Kleine Junikever bulkvoedsel, welke veel eiwit en vet bevat in vergelijking met kleine rupsen die gevoerd worden in afwezigheid van de kevers. Kleine Junikevers zijn afhankelijk van overstuiving en een jaarlijks sterk wisselende abundantie indiceert gebrekkige leefomstandigheden voor deze kever. Een gebrek aan grote prooien later in het seizoen is niet alleen een probleem voor Tapuiten, maar bemoeilijkt waarschijnlijk ook de ontwikkeling en overleving van andere (uitgevlogen) jonge vogels. Bij de Tapuit rekruteert van eerste legsels 25% van de jongen in de broedpopulatie, terwijl dit voor tweede legsels slechts 7% bedraagt. Voedselkwaliteit kan een causale rol spelen bij het niet uitkomen van 25% van de gelegde eieren. De percentages niet uitgekomen eieren bij Tapuiten in de Kop van Noord-Holland en Drenthe liggen lager, hooguit tien procent. Uit een eerste analyse komt naar voren dat alle niet uitgekomen eieren na bevruchting zijn afgestorven. Sommige afwijkingen aan afgestorven embryo's kunnen herleid worden tot aminozuurbreken, maar het precieze knelpunt is in de meerderheid van de gevallen nog onduidelijk. Er treedt een verminderde vitaliteit van wijfjes op, waardoor eidooiers al in de eileider door bacteriën worden gekoloniseerd en de kiem afsterven. Ook treden embryonale afwijkingen op waarbij het amnionvlies zich ontwikkelt tot een dermis, waarin vervolgens ook veergroei plaatsvindt.

Hoewel de aantallen kniptorlarven hoger zijn in de Helmduinen (waar de Tapuit niet meer voorkomt), zijn de aantallen rupsen en Rozenkevers lager in vergelijking met het Vogelduin. Omdat twee van de drie belangrijke prooigroepen voor Tapuiten in lagere aantallen voorkomen in de Helmduinen vergeleken met het Vogelduin, kan in de Helmduinen een voedselknelpunt optreden voor Tapuiten. De jaarrond begrazing kan hier een rol spelen: duidelijk was het verschil in bodemcompactie tussen het Vogelduin en de Helmduinen. Onafhankelijk van het voedselaanbod zal een harde bodem leiden tot het ontbreken van nieuwe vestigingen van tapuitenparen in het voorjaar. De ruimtelijke bedekking van hogere grassen als Duinriet lijkt nihil te zijn in het sterk begraasde duingebied, terwijl de hoogste diversiteit en de grootste abundantie van bodemfauna werd gevonden in de hogere grasvegetaties. Sterke begrazing is ook een beperkende factor voor sommige prooigroepen, zoals rupsen. Bovendien blijkt kleinschalige heterogeniteit *binnen* duingraslanden van belang te zijn voor verschillende groepen.

Dieet Grauwe Klauwier en Tapuit

Een belangrijk onderscheid tussen de twee soorten is hun jaagstrategie: Grauwe Klauwieren zijn louter oogjagers, terwijl Tapuiten zowel op zicht als op gehoor jagen. Vlinders en kevers vormen de belangrijkste prooien voor zowel Grauwe Klauwier als Tapuit. Door deze gedeeltelijke overlap is het waarschijnlijk dat beide soorten tegen dezelfde knelpunten aanlopen. Doordat ze iets andere habitatvoorkeuren hebben en hun menu aanvullen met prooien die ze niet of weinig gemeenschappelijk hebben, is het aannemelijk dat de soorten toch anders op knelpunten in het voedselaanbod reageren. Door vergrassing van de kustduinen is het potentieel aantal bloeiende planten afgenomen. Bloembezoekende insecten die een substantieel deel uitmaken van het dieet van de Grauwe Klauwier zijn hierdoor zijn afgenomen, waardoor het prooiaanbod voor Grauwe Klauwieren versmald is. In graslanden waar de grassen niet hoog zijn opgeschoten, kunnen Tapuiten voldoende voedsel vinden, omdat de bulkprooien voor deze soort merendeels graswortelende rupsen en larven zijn, waarvan de imago's onafhankelijk zijn van bloeiende planten. Dat een minder gevoelige soort als de Tapuit (in vergelijking met de Grauwe Klauwier) nu toch ook sterk achteruitgaat, is een signaal dat de staat van instandhouding van karakteristieke duinfauna de laatste 25 jaar verder is verslechterd.

Literatuurstudie Blauwe Kiekendief

De fauna van duinsystemen dreigt afgeknot te worden, doordat karakteristieke soorten die vooral van gewervelde prooien leven steeds schaarser worden, zoals de Blauwe Kiekendief. Tegenwoordig is door het ontbreken van een groot aanbod aan Konijnen, Fazanten, weidevogels en muizen de Blauwe Kiekendief vrijwel geheel aangewezen op incidentele jaren met een overvloedig muizenaanbod. Als daar dan geen sprake van is of de beschikbare muizen klein (Terschelling) of slecht vangbaar zijn, zijn de voedselomstandigheden niet toereikend. Zangvogels kunnen de verliezen in andere voedselbronnen niet compenseren.

De hypothese is dat in de monotoon verruigde duingraslandvegetaties de muizenpopulaties geen sterke populatieopbouw en dus geen piekjaren hebben, doordat ze gelimiteerd worden door een combinatie van voedselhoeveelheid, -kwaliteit en -variëteit. Muizen die er voorkomen zijn vermoedelijk minder goed vangbaar voor predatoren vanwege verstruweling en dragen dus weinig bij in het instand houden van predatorpopulaties. Wanneer in vergraste vegetaties grote grazers worden ingezet om de verruiging terug te dringen, heeft dit een sterke negatieve invloed op de muizenstand. In sterk begraasde duingebieden kunnen sommige muizensoorten, zoals de Noordse Woelmuis en Aardmuis geheel verdwijnen; de verspreiding van de dieren volgt precies de grenzen van het begrazingsgebied. In de duinen komt uit het foerageergedrag van jagende mannen van de Blauwe Kiekendief een sterke voorkeur voor onbegraasde duinvegetaties naar voren, wat indiceert dat de negatieve relatie tussen begrazing en aantallen woelmuizen ook op predatoren een grote invloed heeft.

Beheer

1. Richt het beheer landschap droge middenduinen niet alleen op 'korte open vegetatie'
Door louter te richten op korte open vegetatie verdwijnen vergraste delen, die wel degelijk in het duinlandschap thuishoren, en de daarbij behorende entomofauna. Beheersvormen die landschappelijke heterogeniteit kunnen bevorderen zijn bijvoorbeeld (1) in cycli van drie jaar elk jaar een ander deel begrazen of (2) wisselende begrazingsintensiteit tussen deelgebieden van een terrein. Zodoende worden aan eisen van zowel specialisten als generalisten in een terrein voldaan.
2. Richt het beheer ook op heterogeniteit binnen duingraslanden
Door vergrassing en daaropvolgend (te) intensief beheer is kleinschalige heterogeniteit verdwenen binnen duingraslanden. Een droog duingrasland bevat idealiter vier vegetatietypen waarin de prooien van Grauwe Klauwier en Tapuit kunnen voorkomen: (1) lokale stuifkuilen of zandige plekken, (2) een kort duingrasland, (3) een langgrazig stukje Duinriet en (4) een bloemenrijk stuk.
3. Richt het beheer op minder/geen GVE wanneer veel Konijnen
Bij een hoge Konijnendichtheid kan begrazingsbeheer zeer extensief zijn. Konijnen houden de vegetatie in toom en dragen door hun grasgedrag sterk bij aan kleinschalige terreinheterogeniteit die met grote grazers niet bereikt kan worden. Door begrazing met konijnen treedt geen bodemcompactie op.
4. Richt het beheer op bloeiende kruiden
Nectarrijke kruiden als Slangenkruid en verschillende distelsoorten groeien op verstoorde, zandig ruderaal terreinen in de droge duinen. Voor instandhouding van populaties bloembezoekende insecten (vlinders, hommels, bijen) is het stimuleren van deze ruderaal terreinen wellicht essentieel, totdat bloemrijke duingraslanden hersteld zijn.
5. Richt het beheer op het verwijderen van humuslaag/strooiselpakket
Door de opbouw van deze lagen wordt de bodem vochtiger en koeler, terwijl veel insectensoorten van duingraslanden afhankelijk zijn van zanderige, warme en goed gedraineerde bodems. Door begrazingsbeheer en maaien wordt de vegetatiehoogte kleiner, maar zal het lang duren voordat de strooisellaag is

afgebroken en de humuslaag is uitgespoeld. Het verdient sterk aanbeveling om in vergraste terreindelen met een strooisel- en humuslaag naast begrazing ook smalle strips volgens het 'visgraatpatroon' te plaggen tot het minerale zand. (Een deel van) het geplagde terrein wordt vervolgens uitgerasterd voor het vee. Zo wordt voorkomen dat de nestelgangen van bijen kapot getrapt worden en dat vegetatieontwikkeling op deze zanderige strips (te) verstoord raakt door het vee.

6. Richt het beheer op relatie verruiging, grazers en muizen
Zowel 'niets doen' (hoge grasvlakten) als overmatig begrazen ('golfbanen') leidt tot afname van de muizen aantallen. Begrazing dient duidelijk uitgebalanceerd plaats te vinden en indien nodig bijgesteld te worden wanneer te intensief of juist te extensief. Een aantal maatregelen kunnen muizenhabitat verbeteren; te denk valt aan: (a) zeer extensieve begrazing, (b) wisselende begrazingsintensiteit tussen deelgebieden van een terrein (zoals besproken onder punt 1).
Vervolgonderzoek zou meer en preciezere handvatten moeten leveren voor muis- en roofdiervriendelijk duinbeheer.

Inleiding

Het duinlandschap zoals we het nu kennen is sterk beïnvloed door menselijk handelen. Intensief gebruik van de duinen voor landbouw in combinatie met het weiden van vee en het kweken van Konijnen *Oryctolagus caniculus* in warandes hield het landschap zeer open en heterogeen (Baeyens & Martínez 2004). Verstuivingen meer landinwaarts werden op gang gebracht door watererosie die ontstond na vertrapping van de vegetatie door vee en gegraaf van Konijnen. Het blootgestelde zand kwam geregeld in verstuiving en kon tot woestijnachtige omstandigheden leiden. 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 verdwenen en de duinen gebruikt gingen worden voor waterwinning en recreatie, leidde tot aanzienlijke veranderingen in het duinlandschap. 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. Verstuivingen werden tot in de 80er jaren van de 20^e eeuw 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. Een grote verandering trad op rond 1950. Het wegvallen van de konijnenbegrazing gedurende epidemieën van myxomatose had direct een sterke verhoging van de vegetatiebiomassa tot gevolg. Tegelijkertijd nam de atmosferische depositie van verzurende en vermestende stoffen sterk toe (VER-factoren, Box 1). Met het wegvallen van overstuiving 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 heterogene en soortenrijke duingraslanden in de laatste decennia gedeeltelijk veranderd zijn in monotone grasvlakten (Vertegaal et al. 1991).



*Figuur 1. Voorjaar in een zeldzaam geworden open duingrasland: massale bloei van Duinviooltjes *Viola curtisii* (foto R. Versluijs, NHD april 08)*



Figuur 2. Voorjaar in een modern 'duingrasland': totale verrijking door Duinriet als effect van VER-factoren (foto R. Versluijs, NHD april 08)

Vroeger werd 64% van de Nederlandse flora in de duinen aangetroffen (Bakker et al. 1979), maar door het wegvallen van kleinschalige terreinheterogeniteit zijn soorten die voor het voltooien van hun levenscyclus afhankelijk zijn van kleinschalige landschappelijke variatie, sterk achteruit gegaan. De Duinparelmoervlinder *Argynnis niobe* (fig 5) bijvoorbeeld, is als rups afhankelijk van de grote oppervlakten Duinviooltje *Viola curtisii* (fig. 1) en als imago is hij afhankelijk van kruidenrijke droge duingraslanden. Verschillende spinnen jagen 's nachts op de open en droge duingraslanden, maar schuilen overdag in hogere vegetatie vanwege de hoge temperatuur op het bodemoppervlak in de korte, open vegetaties (Bonte et al. 2002).



Figuur 3. Stuivend zand zorgt voor extreme omstandigheden waaronder veel organismen in de oorspronkelijke duinen leven (foto H. van Oosten, NHD juni 08)

Diverse soorten komen nu slechts nog lokaal voor in de kalkrijke vastelandsduinen en het gemeenschappelijke voorkomen van dergelijke relictpopulaties is indicatief voor de kwaliteit van de duingraslanden. Zo komen in het Vogelduin nabij Bakkum (NHD) naast de Duinparelmoervlinder ook Kommavvlinder *Hesperia comma* (fig. 6) en Tapuit *Oenanthe oenanthe* voor, alle kenmerkende soorten voor droge (duin)graslanden en alle sterk achteruitgaand in areaal en aantal (Bos et al. 2006, Hustings & Vergeer 2002). Het gemeenschappelijk voorkomen van een aantal soorten wijst erop dat deze groep ecologische eisen stelt die nog in hetzelfde landschap gevonden worden. Het uitsterven van karakteristieke soorten indiceert aantasting van het landschap door ongunstige randvoorwaarden in duingraslanden. Dit kan zowel de afwezigheid zijn



Figuur 4. Kleinschalige mozaïekpatronen in de duingraslanden kunnen onder andere door Konijnen-gegraaf ontstaan (foto H. van Oosten, NHD juli 08)

van ondersteunende processen als het optreden van voor de fauna schadelijke processen.

De duingraslanden in de grijze duinen zijn ontstaan door begrazing van Konijnen en vee (Ranwell 1972) en lichte overstuiving (Doing, 1988). Overstuiving vindt primair plaats vanuit de zeereep en in mindere mate vanuit stuifkuilen in de grijze duinen. Het gevolg van overstuiving is dat de vegetatieontwikkeling geremd wordt, hetzij door begraving onder een dikke laag zand, hetzij door mechanische stress veroorzaakt door het schurende zand. Gravende Konijnen kunnen verstuivingen opwekken, maar spelen (tegenwoordig) een nog belangrijker rol door het laag houden van de, door vermesting gestimuleerde, vegetatie en het naar boven werken van mineraalrijk zand (fig 4). Het instand houden en herstellen van het kleine areaal open duingraslanden met een lage, kruidenrijke vegetatie (habitattypetype H2130 subtype A) heeft een hoge prioriteit in het natuurbeheer en in het Natura 2000-beleid. Ook voor diersoorten die in dit habitat thuishoren zijn in dit kader instandhoudingsdoelen geformuleerd (o.a. Tapuit, Grauwe Klauwier).

BOX 1 Processen als gevolg van VER-factoren

In het ijzerrijke en van oorsprong kalkrijke Renodunaal district is P-beschikbaarheid de sleutelfactor voor de productiviteit van de vegetatie. De kalkrijke duinen kunnen worden opgedeeld in drie verschillende duinzones: kalkhoudende bodems, ondiep ontkalkte bodems en diep ontkalkte bodems. In de kalkhoudende duinzone bij een pH >6,5 wordt de P-beschikbaarheid geremd door vastlegging van P in calciumfosfaat. De productie van de vegetatie en de strooiselinput worden hierdoor geremd met als gevolg een lage N-mineralisatie en N-beschikbaarheid voor de vegetatie. In de ondiep ontkalkte duinen zijn calciumfosfaten in oplossing gegaan bij een pH van 5. Het gevolg is dat P beschikbaar komt en een hogere productie van de vegetatie wordt gestimuleerd. De hogere strooiselinput resulteert in een hoge N-mineralisatie en N-beschikbaarheid. In de diep ontkalkte bodems wordt de productie van P weer geremd door immobilisatie van P in ijzer- en aluminiumfosfaten onder zuurdere omstandigheden. De rol van de atmosferische depositie in het Renodunaal district bestaat vooral uit het versnellen van het natuurlijke proces tot verzuuring in (deels) kalkhoudende bodems. De verzuring vergroot de fosfaatbeschikbaarheid, vermesting resulteert in een verhoogde stikstofbeschikbaarheid en tezamen leidt dit tot een verhoogde productie van de vegetatie. Deze hogere productie leidt op zich weer tot een verdere verzuring en hogere fosfaatbeschikbaarheid. De belangrijkste aanzet voor vergrassing lijkt in het Renodunaal district echter een afname in begrazingsintensiteit te zijn (Kooijman et al. 1998).

Beheer en fauna

Door maaien en begrazing (runderen, schapen, paarden, geiten) wordt de vegetatiebiomassa met succes teruggebracht, maar de sprong naar soortenrijke schrale duingraslanden is nog groot. Eén van de problemen die optreedt bij vergrassing is de opbouw van een strooiselpakket en een (humeuze) organische bodemlaag. De strooisellaag wordt afgebroken door bacteriën en andere detrivoren en de vrijkomende mineralen (waaronder stikstof) worden hetzij direct opgenomen door de vegetatie, hetzij gebonden aan humus. Humus houdt vocht en bepaalde mineralen zodanig vast dat deze indirect opneembaar zijn door de vegetatie (Bakker et al. 1979). Bovendien nivelleert de aanwezigheid van een strooisellaag het oorspronkelijke, sterk wisselende microklimaat van de droge duingraslanden: geringere temperatuurschommelingen en een hogere vochtigheid zijn het gevolg. Hoe snel en in hoeverre de humuslaag zal verdwijnen onder invloed van het huidige beheer is niet goed bekend, terwijl de aanwezigheid ervan de terugkeer naar schrale, nutriëntengelimiteerde duingraslanden zeer in de weg staat.

In welke mate deze aantastingen doorwerken op faunagemeenschappen van op het oog nog intacte duingraslanden, zoals in het Vogelduin, NHD (fig. 1), is grotendeels onbekend. Voor het herstelbeheer is het noodzakelijk de relaties tussen aantasting en fauna te kennen, omdat het herstel van een faunagemeenschap in de regel andere randvoorwaarden kent dan het herstel van vegetaties. Studies laten zien dat onder begrazing insecten van duingraslanden over het algemeen afnemen, terwijl begrazing wel leidt tot een hogere soortendichtheid en soortendiversiteit bij kruiden (Pöyry et al 2006). Vanwege het complexe karakter van faunaonderzoek zijn ecologische kennis en trendgegevens van veel faunagroepen nauwelijks voorhanden en zodoende is nauwelijks bekend hoe de aantasting en het beheer van duingraslanden doorwerken op de graslandfauna. Populatietrends zijn slechts voorhanden voor vogels, zoogdieren en een aantal insectenorden; populatietrends van verschillende sprinkhanen (Kleukers et al. 1997) en dagvlinders (Bos et al. 2006) laten zowel de (landelijke) afname als het belang van de kustduinen voor deze groepen zien. De genomen beheersmaatregelen blijken voorsnog ontoereikend om de faunistische verarming van het duïecosysteem een halt toe te roepen. Zo blijken ingezette beheersmaatregelen op de Kop van Schouwen wél te leiden tot het ontstaan van korte duingraslanden, maar nog niet tot de terugkeer van de Tapuit en de Grauwe Klauwier. De tot nu toe uitgevoerde maatregelen lijken ontoereikend om gehele voedselwebben te herstellen. Om tot herstelbeheer te komen dat wel toereikend is, is inzicht in de kwalitatieve en kwantitatieve veranderingen in deze voedselwebben noodzakelijk. Deze studie levert kennis van (belangrijke schakels in) voedselwebben, door de knelpunten bloot te

leggen in voedselketens van enkele duinvogels die momenteel in snel tempo uit de duinen aan het verdwijnen zijn.

De top-down benadering: een goede ingang

Een probleem bij het verzamelen van ecologisch kennis van de fauna is het overweldigend aantal soorten (rond 25.000, Nieukerken & Van Loon, 1995) dat in Nederland is aangetroffen. In de praktijk is het niet haalbaar al deze soorten aan nader onderzoek te onderwerpen. Onderzoek aan een aantal groepen is mogelijk, maar het werken met willekeurige groepen is moeilijk vanwege het gebrek aan soortspecifieke autoecologische kennis. Een oplossing en een toegankelijke ingang wordt gevormd door het gebruik van modelsoorten: de achteruitgang van een predator (in het duinecosysteem) zou veroorzaakt kunnen worden door verschuivingen in het onderliggende voedselweb, onder invloed van de aantastingen en het gevoerde beheer. Predatoren zijn afhankelijk van een groter aantal schakels in het voedselweb dan andere trofische groepen, waardoor predatoren gevoeliger zijn voor veranderingen die zich in de gehele levensgemeenschap voordoen, dan bijvoorbeeld herbivoren die slechts afhankelijk zijn van een heel beperkte set van randvoorwaarden (in *extremo* alleen het voorkomen van de waardplant). Hierom zijn predatoren die in aantallen achteruitgaan bij uitstek geschikt zijn om als modelsoorten te dienen.

In de top van de voedselketen zijn veranderingen binnen het duinecosysteem zichtbaar in de vorm van een sterke achteruitgang van enkele gewervelde toppredatoren, waaronder de Tapuit (fig. 7), Grauwe Klauwier (fig. 8) en Blauwe Kiekendief *Circus cyaneus* (fig. 9). Het verdwijnen van deze soorten kan het uiteindelijke gevolg zijn van de opgetreden veranderingen in de duinen, met name vermessing, vergrassing, verstruweling en verlies van dynamiek. Deze algemene notie van de oorzaak-gevolg relatie is evenwel onvoldoende gebleken om hierop succesvol herstelbeheer voor de fauna te baseren. Door Stichting Bargerveen is de top-down benadering al vaker zeer succesvol gebruikt, bijvoorbeeld in het Grauwe Klauwierenproject dat van grote waarde is gebleken bij het opsporen van belangrijke schakels in het voedselweb in de duinen en het onderzoek aan Sperwers op basis waarvan de micronutriëntenlimitatie voor de fauna van de binnenlandse droge



Figuur 6. Deze Kommavlinder bevindt zich niet alleen landelijk in een penibele situatie (videostill H. van Oosten, NHD juli 08)



Figuur 5. De Duinparelmoervlinder is als rups afhankelijk van viooltjes en als imago van kruidenrijke graslanden (foto H. van Oosten, NHD juni 08)

zandgronden aan het licht is gekomen. Bij de top-down benadering worden veranderingen in de *performance* van toppredatoren (bijvoorbeeld broedsucces, prooikeuze), via onderzoek van het voedselweb herleid tot veranderingen in het verloop van ecosysteemprocessen, zoals vegetatiesuccessie, zanddynamiek en de effecten van gevoerd beheer. De *performance* van top-predatoren geeft zodoende aanwijzingen voor de knelpunten die binnen het ecosysteem zijn ontstaan en welke blijkbaar niet met het huidige beheer worden opgeheven. Voor een goede interpretatie en brede toepasbaarheid voor het herstelbeheer is het van belang naar

meerdere soorten tegelijkertijd te kijken. Top-down onderzoek moet namelijk leiden tot herstel van de gehele levensgemeenschap en de ecologische processen die daarbij horen en niet uitmonden in soortgerichte beschermingsmaatregelen. Door meerdere achteruitgaande soorten te onderzoeken, kan per maatregel ingeschat worden in welke mate ze de voedselwebben van meerdere toppredatoren beïnvloeden en wat dus de kans is dat de maatregel inderdaad systeemgericht vruchten zal afwerpen. De opeenvolgende schakels van veranderingen in het duinecosysteem die met de top-down methode worden blootgelegd, kunnen vervolgens via een bottom-up benadering verder onderzocht worden, waarbij de causaliteit van de opeenvolgende stappen vastgelegd wordt. Het is belangrijk om deze causaliteit te bepalen, omdat het beheer het meest effectief is als het ingrijpt op direct causale verbanden. Er vindt nu al een belangrijk gedeelte bottom-up onderzoek plaats, ondermeer in het 'Vorbereidingsplan Kustduinen / Onderzoeksplan Levende Duinen' (Stichting Bargerveen/Radboud Universiteit Nijmegen). Binnen dit project worden de effecten op de ongewerveldenfauna en ecosysteemprocessen van herverstuiwings- en begrazingsmaatregelen, die getroffen zijn om de veruiging af te remmen, geëvalueerd. Hierbij wordt mede voortgebouwd op de uitkomsten van het top-down onderzoek aan de hand van de Grauwe Klauwier. Door beide projecten te combineren, kan direct teruggekoppeld worden of de tot nu toe uitgevoerde maatregelen de knelpunten voor de duinvogels op korte termijn zullen wegnemen. Het nieuwe voorgenomen onderzoek naar de effecten van begrazing op duingraslanden (start vermoedelijk oktober 2009, Stichting Bargerveen / RU Nijmegen) bouwt ook door op de in dit verslag gepresenteerde onderzoeksresultaten.

Opsporen van systeemknelpunten voor fauna met top-down modelsoorten

Om knelpunten voor de fauna op te sporen, wordt in dit onderzoek gebruik gemaakt van top-down modelsoorten. Een top-down modelsoort moet, voor een succesvolle toepassing, aan een aantal vereisten voldoen:

- predator zijn,
- knelpunten ondervinden blijkens een krimpende populatieomvang,
- sterk ecologisch afhankelijk zijn van systeem (voedsel, voortplanting),
- betrouwbare monitoring van populatieparameters mogelijk (reproductie, overleving, immi-/emigratie).



Figuur 7. Man Tapuit voor nestingang, met twee Rozenkevers Phyllopertha horticola –een belangrijke prooi voor de nestjongen (videostill H. van Oosten, NHD mei 08).



Figuur 8. Man Grauwe Klauwier van het enige kustnest in 2008 (foto R. Versluijs, Juni 08).

De drie in dit onderzoek gekozen soorten zijn Grauwe Klauwier, Tapuit en Blauwe Kiekendief.

De Grauwe Klauwier wordt als modelsoort binnen de levensgemeenschap van duinterreinen direct achter de zeereep (voorduin) gebruikt (Beusink et al. 2003, Van Duinen et al. 2004). In terreinen waarin gebroed wordt door Grauwe Klauwieren is de insectenrijkdom over het algemeen groter dan in terreinen die recent verlaten zijn

(Lemaire et al. 1996). Deze soort is van zuid naar noord uit het Nederlands duingebied verdwenen. Uit het vergelijkende onderzoek naar het dieet van de Grauwe Klauwier tussen intacte Deense duinen en het laatste broedpaar op Ameland is gebleken dat aantasting van het duinecosysteem door een afname in de dynamiek het wegvallen van grote kevers uit het duinlandschap tot gevolg had. Dit heeft bijgedragen aan de achteruitgang van de Grauwe Klauwier. Omdat de populatie van de Grauwe Klauwier in de duinen nog slechts uit enkele incidentele paren bestaat, die meestal op uitzonderlijke plekken in de duinen broeden, zoals bij plassen waar ze libellen vangen, is het niet meer mogelijk om in korte tijd het inzicht in het functioneren van het droge duinsysteem via deze soort sterk te vergroten.

Terwijl we de Grauwe Klauwier nagenoeg kwijtraakten uit het duingebied, begonnen ook de aantallen Tapuiten te kelderen in eenzelfde Zuid-Noord patroon van achteruitgang als zich bij de Grauwe Klauwier had voltrokken. De Tapuit heeft haar meest zuidelijke populatie op dit moment nog in het Vogelduin (Noordhollands Duinreservaat) en hier is de tapuitenpopulatie nu nog groot genoeg voor onderzoek. De Tapuit wordt in dit onderzoek gebruikt als top-down modelsoort om knelpunten voor de fauna van droge duingraslanden (in het middenduin) op te sporen. Dit habitat overlapt gedeeltelijk met dat van de Grauwe Klauwier. Hoewel de Tapuit, evenals de Grauwe Klauwier, een insecteneter is, verdwijnt de soort pas enkele decennia na de Grauwe klauwier uit de kustduinen, maar wel volgens een zelfde patroon. Dit patroon is een aanwijzing dat een overeenkomend mechanisme een rol speelt bij de achteruitgang van de Tapuit (voedselproblemen). Echter, wat de verschillen zijn in dieet tussen beide soorten en of die verschillen kunnen verklaren waarom de Grauwe Klauwier de kustduinen eerder verlaten heeft dan de Tapuit, is onbekend. Overeenkomsten en verschillen in dieet tussen beide soorten worden in dit rapport besproken.



Figuur 9. Prooiovergave van een Amelands broedpaar Blauwe Kiekendief (foto J. Krol)

Aan de hand van dieetbepalingen van Grauwe Klauwier en Tapuit zijn knelpunten blootgelegd voor duinfauna van respectievelijk het voorduin en duingraslanden van het middenduin (Beusink et al. 2003, Van Duinen et al. 2004, dit rapport). Verschillende predatoren zijn niet van een deel van het droge duin afhankelijk, maar maken voor hun overleving en reproductie gebruik van het hele duinlandschap. Dit zijn met name grote predatoren als Velduil, Blauwe en Grauwe Kiekendief. Al deze grote predatoren zijn recent ook sterk in aantallen afgenomen (Hustings & Vergeer 2002). Blijkbaar treden voor deze soorten knelpunten op die niet beperkt zijn tot een deel van het duinlandschap, zoals bij de Tapuit en de Grauwe klauwier. In deze studie hebben gegevens van de Blauwe Kiekendief verzameld. Deze soort jaagt op zoogdieren en vogels en staat in Nederland op zijn laatste benen. Vergrassing en begrazing op de Waddeneilanden kunnen voor een verschuiving in aantallen en beschikbaarheid van muizen veroorzaken, waardoor deze soort achteruit gaat.

Door zowel de Grauwe Klauwier, de Tapuit als de Blauwe Kiekendief top-down te onderzoeken, krijgen we inzicht in faunaknelpunten in zowel het voorduin, het middenduin als wel in knelpunten voor een soort die van het duingebied op landschapsschaal afhankelijk is.

1 Onderzoeksvragen

1.1 Tapuit

In 2006, 2007 en 2008 is (gedeeltelijk vanuit OBN gefinancierd) onderzoek gedaan naar het dieet en het voedselaanbod van de Tapuit in het Vogelduin en het Botgat/Noordduinen. Tijdens het broedseizoen verzamelt de Tapuit haar voedsel voor het grootste gedeelte in open duingraslanden. De jongen worden gevoerd met ongewervelden die op of net onder het bodemoppervlak leven, zoals vlinderrupsen en larven van kevers. Ook bladsprietkevers, die voor Grauwe Klauwieren in intacte duinen een zeer belangrijke prooi vormen, maken deel uit van het dieet van Tapuiten. Voor het succesvol grootbrengen van een nest jongen is het een vereiste dat in de omgeving van het nest voldoende prooien beschikbaar zijn. In de afgelopen decennia heeft vergrassing er echter toe geleid dat het totaal aantal vierkante meters open duingrasland sterk is afgenomen. Veel voormalige duingraslanden zijn nu sterk vergrast door Duinriet en hierdoor ongeschikt geworden als foerageergebied voor de Tapuit. Uit analyse van bodemonsters blijkt dat in deze hooggrazige vegetaties wel een relatief hoge dichtheid aan potentiële prooidieren aanwezig is, maar deze zijn onbereikbaar voor foeragerende Tapuiten, die in de hooggrazige vegetaties niet kunnen foerageren (Van Oosten et al. 2008).

De hypothesen over de oorzaken voor het verdwijnen van de Tapuit zijn:

1. een verminderde abundantie van, of het verdwenen zijn van, bepaalde insectengroepen vormt een knelpunt voor de overleving van jonge Tapuiten na het uitvliegen.
2. het verdwijnen van droge, kort begroeide duingraslanden draagt direct bij aan een tekort aan oppervlakte geschikt biotoop.

Om deze twee hypothesen te testen worden de volgende vragen onderzocht:

1. Zijn er indicaties dat er nutriënten-limitaties optreden in de broedcyclus en kunnen deze limitaties verklaard worden door procesveranderingen in de grijze duinen?
2. Is voedselbeschikbaarheid of het voedselaanbod verantwoordelijk voor het ontbreken van Tapuiten in gebieden die wat betreft landschap en vegetatie geschikt lijken voor de Tapuit?
3. Als op basis van bovenstaand onderzoek de grootste verschillen in het landschap en vegetatie blijken te liggen, welke zijn deze dan en hoe hangen ze samen met de VER-problematiek en hoe zou er met beheer op in te spelen zijn?

1.2 Grauwe Klauwier

In dit onderzoek worden de overeenkomsten en verschillen in de dieetsamenstelling van Grauwe Klauwieren en Tapuiten bepaald. De Tapuit vertoont nu hetzelfde patroon van verdwijnen uit de Nederlandse duinen van zuid naar noord als de Grauwe Klauwier ongeveer 25 jaar geleden liet zien. De verwachting is dat Tapuiten te maken hebben met dezelfde veranderingen in het prooiaanbod als de klauwieren, maar dat klauwieren door hun andere foerageerstrategie van minder alternatieve prooien gebruik konden maken en hierdoor eerder uit de droge duinen verdwenen.

In eerder onderzoek werd vastgesteld dat overstuiving en de vitaliteit van Helmwortels sleutelfactoren zijn in de ontwikkeling van de worteletende larven van de Kleine Junikever *Anomala dubia* (Van Duinen et al. 2005). Tapuiten vangen een nog veel grotere variatie aan worteletende insectensoorten in vergelijking met de Grauwe klauwier. Worteleeters spelen dus een belangrijke rol in het duinecosysteem. Daarom wordt in dit project geprobeerd met behulp van een literatuurstudie te achterhalen of overstuiving ook voor andere belangrijke worteletende soorten een sleutelfactor is in de ontwikkeling, zodat redynamisering van kustduinen ook voor deze soorten een effectieve maatregel is.

1. Hoe verschillen diëten van Grauwe Klauwier en Tapuit?
2. Verklaar verschillende ecologische eisen van belangrijke prooigroepen het verschil in abundantie tussen Grauwe Klauwier en Tapuit?
3. Kunnen eventuele verschillen in abundantie van belangrijke prooigroepen verklaard worden door landschappelijke veranderingen die samenhangen met de VER-problematiek?
4. Is overstuiving voor worteletende insecten (naast Kleine Junikever) een sleutelfactor in de ontwikkeling van deze insectensoorten?

1.3 Blauwe Kiekendief

Er zijn aanwijzingen dat op de Waddeneilanden de soortensamenstelling en abundantie van de muizen is verschoven. De hypothese is dat de verruiging en begrazing de aantallen en beschikbaarheid van muizen negatief heeft beïnvloed, wat slecht uitpakt voor de muizeneters zoals de Blauwe Kiekendief. Omdat nog veel onduidelijk is over de ontwikkelingen van de muizenpopulaties op de Waddeneilanden, brengen we in dit onderzoek alle beschikbare kennis bijeen om de volgende vragen te kunnen beantwoorden:

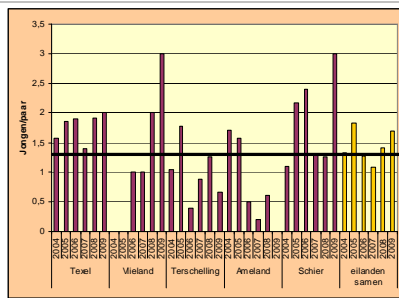
1. Wat is het dieet van Blauwe Kiekendieven op de Waddeneilanden?
2. Hoe ontwikkelen de muizenpopulaties zich op de verruigende Waddeneilanden?
3. Wat is de vangbaarheid van muizen door Blauwe Kiekendieven in verruigde vegetaties en is hier met beheer op in te spelen?

BOX 2 Trends en broedsucces van de Blauwe Kiekendief op de Waddeneilanden

De Blauwe Kiekendief komt landelijk gezien vrijwel uitsluitend op de Waddeneilanden voor. De populatie op de eilanden bleef tot de jaren zestig op laag niveau. In het kielzog van de ontginningen nam het aantal Blauwe Kiekendieven in Flevoland in rap tempo af en vervolgens nam op de Waddeneilanden de populatie toe.

Schiermonnikoog (1954), Vlieland en Texel (beide 1978) raakten bezet. De populatietoename verliep erg snel en verdubbelde in 15 jaar tijd. In 1994 werd landelijk het maximum bereikt van ca 130 broedparen, waarvan er ca 115 broedden op de Waddeneilanden. Op de vastgestelde snelle groei volgde echter een nog snellere afname. De populatie van de Blauwe Kiekendief raakte vanaf 1995 in een vrije val. In 2009 werden slechts 17 paar vastgesteld.

De ongekend snelle afname wierp vragen op over mogelijke oorzaken. Buiten nestonderzoek halverwege jaren negentig op Terschelling en het ringen van nestjongen op alle vijf grote eilanden werd er echter geen onderzoek aan Blauwe Kiekendieven gedaan. Om die reden is SOVON Vogelonderzoek Nederland in 2004 een onderzoek gestart naar broedbiologie, voedselkeuze en populatiedynamica op de Waddeneilanden (Klaassen et al. 2006, de Boer & Klaassen 2007, De Boer et al. 2008, Klaassen et al. 2009).



Gemiddeld aantal jongen per paar van Blauwe Kiekendief op alle vijf grote Waddeneilanden in 2004-2009, uitgesplitst per eiland, en voor alle eilanden samen (oranje). De zwarte lijn geeft aan het benodigde minimum aantal jongen voor een stabiele populatie.

Een hoog voedselaanbod in het vroege voorjaar (maart en april) is noodzakelijk om potentiële broedvogels tot broeden te laten overgaan, een hoogvoedselaanbod in de jongenfase (juni en juli) is cruciaal voor een goede jongenproductie. Vanaf het begin van de broedtijd is het mannetje lange tijd de hoofdleverancier van voedsel. Hij onderhoudt het vrouwtje tijdens de eifase en het begin van de jongenfase. Het vrouwtje draagt pas wezenlijk bij aan de voedselvoorziening in de late nestjongenfase en vooral de eerste weken na het uitvliegen.

Ten tijde van de recente SOVON studie vliegen gemiddeld per paar 1.4 jongen uit. Lof (2000) heeft middels een analyse van alle terugmeldingen van als nestjong geringde vogels een overleving berekend dat een reproductie van 1.3 jongen per paar per jaar benodigd is om de populatie stabiel te houden. Het aantal uitgevlogen jongen zou dus voldoende moeten zijn maar dit wordt niet zichtbaar in de vastgestelde aantalsontwikkeling. Tussen eilanden bestaan wel grote verschillen, zo zit Texel met 1.6 jongen jaarlijks boven het gemiddelde, terwijl Terschelling en Ameland in de meeste jaren gemiddeld ver eronder zitten.

Kennelijk is de overleving lager dan de gehanteerde gegevens uit de literatuur of trekken de vogels naar andere populaties. Met een in 2005 opgezet kleurringprogramma moet vastgesteld worden wat de overleving en migratie van de vogels is. De verschillen tussen de eilanden zijn vermoedelijk het gevolg van een verschillend voedselaanbod per eiland en wordt in dit rapport nader belicht. Een proef in 2007 met twee camera's bij twee nesten op Terschelling en Ameland leverde duidelijke resultaten op: het nest op Terschelling kreeg gemiddeld tweemaal zoveel prooien per dag aangevoerd als het nest op Ameland. Ook werden verhoudingsgewijs meer grote prooien (met name Konijnen) aangevoerd dan op Ameland (de Boer en Klaassen 2008). Dit strookte met het verschil in broedsucces tussen beide eilanden.

2 Voedselonderzoek Tapuit

2.1 Is er een tekort aan macronutriënten voor het grootbrengen van tweede legsels?

Methoden

Omdat van 1^e legsel Tapuiten 25% de winter overleeft en van 2^e legsel Tapuiten maar 7%, hebben we onderzocht of deze slechte overleving van 2^e legsels veroorzaakt zou kunnen worden door voedselproblemen. Hiervoor hebben we bepaald hoeveel eiwit en vet jonge Tapuiten uit 1e en 2e legsels per uur gevoerd krijgen. Als er zich een voedselprobleem voordoet, verwachten we dus dat jongen uit tweede legsels minder eiwit en/of vet binnen krijgen.

De studie bestond uit de volgende elementen:

1. het dieet bepalen door nesten te filmen (data uit: Van Oosten et al. 2008)
 2. voerfrequentie door oudervogels bepalen
 3. eiwit- en vetgehalten bepalen in de meeste proisoorten
1. Filmmethode: zie Van Oosten et al. (2008)
 2. Vanaf dag zes investeren oudervogels een maximum aan energie aan het voeren van nestjongen (Moreno, 1989). Tussen nestjongleeftijd dag 7 en 10 hebben we twee uur per dag (een uur 's ochtends tussen 0700-1100 en een uur 's middags, tussen 1300-1700) geteld hoe vaak de oudervogels de nestjongen komen voeren. Deze tellingen vinden plaats vanaf een dermate grote afstand dat geen verstoring van de oudervogels werd vastgesteld –soms is de uitkijkplaats verplaatst. Op deze wijze kan het gemiddeld aantal keer dat een nestjong (het aantal jongen in een nest is bekend) per uur gevoerd wordt, worden bepaald.
 3. Veel prooien die Tapuiten voeren aan hun jongen zijn verzameld in het veld. In het laboratorium zijn vervolgens de gehalten aan eiwitten en vetten bepaald. Zie Van der Beek (2009) voor een gedetailleerde beschrijving van methoden.

Resultaten

Het aantal voedingen per uur lijkt kleiner te zijn bij tweede legsels (tussen eind juni – begin juli) in vergelijking met eerste legsels (12.5 resp 20.8 keer per uur). Tapuitenjongen uit tweede legsels krijgen minder eiwit en vet aangevoerd in vergelijking met nestjongen uit eerste legsels (Tabel 1). Een gemiddelde 1^e legsel prooi bevat 25.3 mg eiwit en 3.4 mg vet. Een gemiddelde 2^e legsel prooi bevat 18.5 mg eiwit en 1.3 mg vet. Dit verschil wordt vooral veroorzaakt doordat de prooien die beschikbaar zijn voor het grootbrengen van tweede legsels kleiner zijn dan die voorhanden zijn tijdens het opgroeien van de jongen uit het eerste nest.

Tabel 1: Voor vier 1e legfels en twee 2e legfels zijn een aantal parameters gegeven, waaronder de hoeveelheden eiwit en vet (mg) per jong per uur. Jongen van 2e legfels krijgen in 2008 54% van de hoeveel eiwit en 44% van de hoeveelheid vet die een gemiddeld jong uit een 1e legfel krijgt (!).

Tapuit		per juv/uur					
	nest	#prooi/voering	# juvs	# voering/uur	prooi	eiwit	vet
1e legfel	ZVW.1	1,3	1	12,3	15,7	0,377	0,053
	BLNN.1	1,4	6	32,4	7,8	0,288	0,041
	NK1.1	2	5	29,7	11,8	0,239	0,025
	BLNZ.1	1,1	1	8,9	10,2	0,261	0,049
	gemiddeld	1,6	3,3	20,8	10,7	0,271	0,036
2e legfel	KB.2	1,9	5	17	6,5	0,114	0,011
	ZVW.2	1,2	1	8	9,6	0,183	0,021
	gemiddeld	1,55	3	12,5	8,05	0,149	0,016

Samenvattend:

Een gemiddelde jong uit een tweede legfel krijgt 55% van de hoeveelheid eiwit en 44% van de hoeveelheid vet die een eerste legfel jong krijgt. Er is bij tweede legfels dus een (groot) tekort aan voedsel (gemeten als macronutriënten eiwit en vet), wat de basis zou kunnen zijn voor de slechte overleving van tweede legfel jongen.

2.2 Verschilt de bodemfauna tussen door Tapuiten bewoonde en onbewoonde duingraslanden?

Methoden

Voedselaanbodbepalingen werden uitgevoerd in een door Tapuiten verlaten terrein (Meijendel: Helmduinen) en in een door Tapuiten bewoond terrein (NHD: Vogelduin). In deze periode zijn tweemaal plaggen gestoken in open, droge duingraslanden: begin april (voedselaanbod bij terugkomst Tapuiten in Nederland) en halverwege mei (voedselaanbod nestjongenfase).

Per sessie zijn per gebied vier plaggen gestoken van 60 X 60 cm en 7-10 cm diep (afhankelijk van de dikte van de organische laag), welke onderverdeeld zijn in deelplaggen van 30 X 30 cm (zodat later ook nog gekeken kan worden naar de heterogeniteit van de verspreiding van bodemfauna). Tevens werd als verklarende variabele voor mogelijke verschillen in bodemfauna per plag de vegetatiebedekking bepaald (Tab.2).

De plaggen werden afzonderlijk verpakt in plastic zakken en binnen twee dagen na monsternamen zijn de aanwezige evertibraten handmatig uitgezocht en in 96% EtOH geconserveerd. De verzamelde evertibraten zijn met behulp van een binoculair gedetermineerd, waar mogelijk tot op soort.

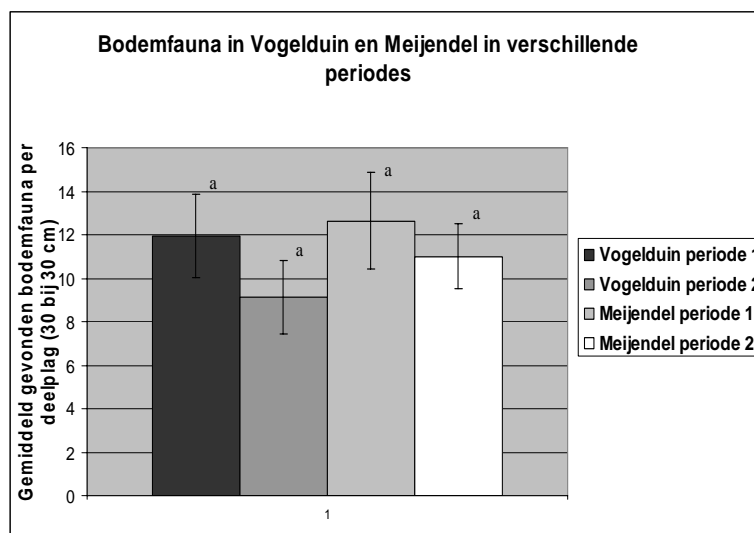
Als covariabele voor het voorkomen van Tapuiten is een inschatting gemaakt van de konijnendichtheid in beide duingebieden. De relatieve aantallen Konijnen per gebied zijn bepaald door keutels te tellen die op de plaggen werden aangetroffen. Bovendien zijn zowel in Meijendel als in het Vogelduin konijnenkeutels geteld aan de hand van 20 framethrows met een frame van 26 x 40 cm.

Tabel 2: Vegetatiebedekking plaggen. Per plag is een vegetatieanalyse gemaakt aan de hand van de Braun-Blanquet schaal. Hierbij is de vegetatie ingedeeld in (1) thallemus korstmoss, (2) struikvormig korstmoss, (3) bladmos, (4) kruiden en (5) grassen.

B-B Schaal	# ind.	% bedekking	Ordinaal
R	1	< 5	1
+	2-5	< 5	2
1	6-50	< 5	3
2m	> 50	< 5	4
2a	-	5-12.5	5
2b	-	12.5-25	6
3	-	25-50	7
4	-	50-75	8
5	-	75-100	9

Resultaten

De abundantie van bodemfauna zoals aangetroffen in de plaggen verschilt niet tussen beide gebieden noch tussen beide periodes (fig. 10). (Meij1 - VD1 Mann-Whitney test, $p=0,635$, Meij2-VD2, Mann-Whitney test, $p=0,721$, Meij1-Meij2 Mann-Whitney test, $p=0,646$, VD1-VD2 Mann-Whitney test, $p=0,451$).

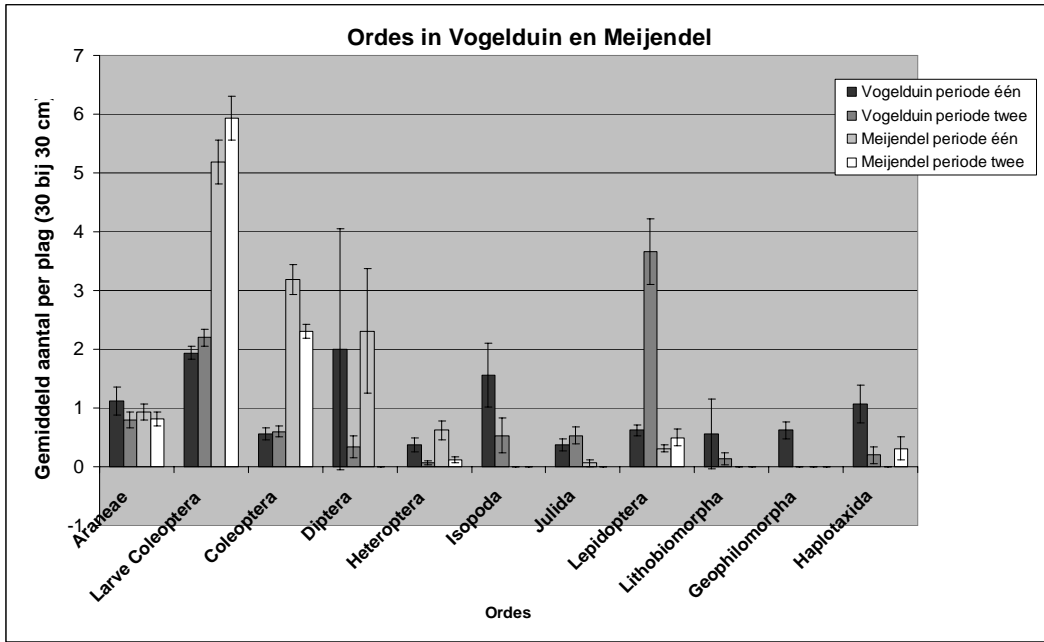


Figuur 10. Bodemfauna abundantie van beide monsterperiodes in beide monstergebieden

In het gemiddeld aantal aangetroffen dieren per orde zijn duidelijke verschillen waar te nemen tussen beide onderzoekslocaties (fig. 11). De Geophilomorpha komen alleen voor in het Vogelduin in de eerste periode. De Isopoda en de Lithobiomorpha zijn alleen in het Vogelduin aangetroffen. Verder is de piek van de Lepidoptera in de tweede periode bij het Vogelduin opvallend; deze piek wordt voornamelijk veroorzaakt door de mosmotrupsen (*Synaphe punctalis*). Ook de twee pieken van de Coleoptera larven in Meijndel zijn opvallend; deze pieken worden grotendeels veroorzaakt door het grote aandeel ritnaalden in Meijndel.

Twee insectensoorten die voor de Tapuit van belang zijn, verschillen sterk in abundantie tussen Meijndel en het Vogelduin. Het aantal Mosmotrupsen bedraagt gemiddeld 3,5 per deelplag in het Vogelduin en in Meijndel gemiddeld 0,25 (Mann-Whitney test, $p=0,001$). Voorts bevat een Vogelduin plag gemiddeld 1.3 larven van *Melanotus punctolineatus* en een Meijndel plag gemiddeld 4.9. Zowel in de eerste (Mann-Whitney test, $p=0,001$) als de tweede monsterperiode (Mann-Whitney test, $p=0,000$) verschillen de aantallen tussen Vogelduin en Meijndel. Binnen de gebieden is zowel bij het Vogelduin (Mann-Whitney test, $p=0,476$) als in Meijndel geen verschil (Mann-Whitney test, $p=0,690$) tussen de twee monsterperiodes.

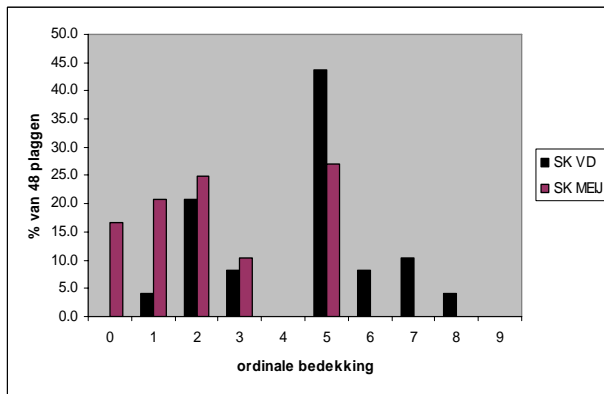
De larven van *M. punctolineatus* zijn in Meijndel kleiner (1.13 cm) dan in het Vogelduin (1.47) (Mann-Whitney test, $p=0,001$).



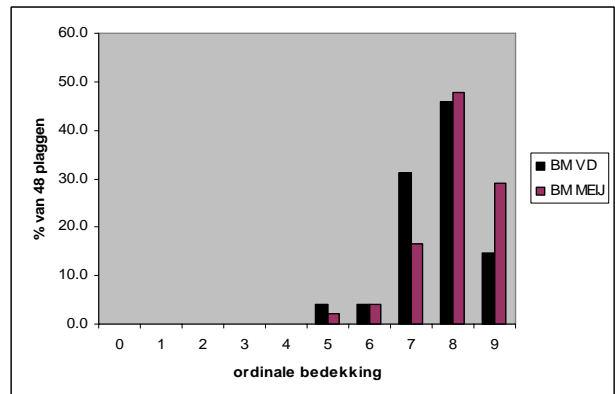
Figuur 11. De abundantie van een aantal ordes in beide monsterperiodes (Vogelduin en Meijndel).

Vegetatiebedekking plaggen

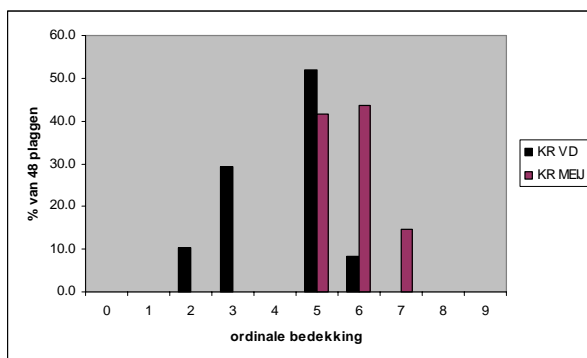
De bedekkingsgraad van struikvormig korstmoss lijkt te verschillen tussen de twee onderzochte gebieden. Plaggen uit Meijndel hebben veelal een lagere bedekkingsgraad met korstmoss dan plaggen uit het Vogelduin (fig 12). De 'gemiddelde ordinale bedekking' met korstmoss in het Vogelduin is 4.46 en in Meijndel 2.38. De bedekking door bladmosen lijkt niet sterk te verschillen tussen beide gebieden (fig. 13), hoewel de Meijndelplaggen vaker een hogere bedekkingsgraad vertonen. De kruidenbedekking lijkt in Meijndel hoger te zijn dan in het Vogelduin (fig 14). De 'gemiddelde ordinale bedekking' met kruiden bedraagt 4.19 in het Vogelduin en 5.73 in Meijndel. De bedekking met grassen (fig 15) lijkt niet te verschillen tussen de gebieden.



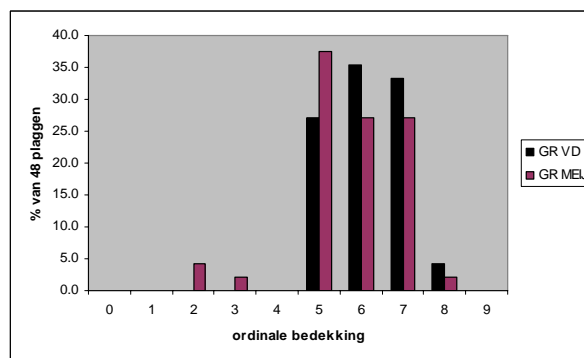
Figuur 12. Gemiddelde bedekking met struikvormig korstmoss per plag in het Vogelduin (SKVD) en Meijndel (SKMEIJ). Hoe hoger het getal voor ordinale bedekking, hoe hoger de bedekkingsgraad.



Figuur 13. Gemiddelde bedekking met bladmos per plag in het Vogelduin (BMVD) en Meijndel (BMMEIJ). Hoe hoger het getal voor ordinale bedekking, hoe hoger de bedekkingsgraad.



Figuur 14. Gemiddelde bedekking met **kruiden** per plag in het Vogelduin (KRVD) en Meijendel (KRMEIJ). Hoe hoger het getal voor ordinale bedekking, hoe hoger de bedekkingsgraad.



Figuur 15. Gemiddelde bedekking met **grassen** per plag in het Vogelduin (GRVD) en Meijendel (GRMEIJ). Hoe hoger het getal voor ordinale bedekking, hoe hoger de bedekkingsgraad.

Konijnenkeutels

In het Vogelduin werden 37.9 keutels per frame-worp geteld (n=20 werpen) en in Meijendel 42.2 (n=20 werpen). Deze aantallen verschillend niet significant van elkaar (Mann-Whitney test, $Z=-1.25$, $p=0.21$).

De aantallen keutels die op de plagen zijn vastgesteld bedroegen 29.1 (Meijendel n=48 plagen) en 27.6 (Vogelduin n=48 plagen). Deze aantallen verschillen niet significant van elkaar (t-test, $t=0.51$, $p=0.61$).

Samenvattend

Belangrijke Tapuitenprooien in het Vogelduin zijn: rupsen, kniptorlarven en adulte Rozenkevers. Rupsen komen minder voor in Meijendel, maar kniptorlarven meer. De vrijwel totale afwezigheid van bladmosetende Mosmotrupsen in Meijendel is opvallend omdat de bedekking met bladmos niet lijkt te verschillen van het Vogelduin. Hoewel de aantallen Rozenkevers niet systematisch zijn bepaald, is tijdens veldbezoeken gedurende de piektijd voor deze kever vastgesteld dat de aantallen in de Helmduinen veel kleiner lijken dan in het Vogelduin. De relatieve aantallen Konijnen verschillen niet tussen beide gebieden.

Hoewel de aantallen kniptorlarven hoger zijn in de Helmduinen, zijn de aantallen rupsen en Rozenkevers lager. Omdat twee van de drie belangrijke prooigroepen voor Tapuiten in lagere aantallen voorkomen in de Helmduinen vergeleken met het Vogelduin, kan er in de Helmduinen een voedselknelpunt optreden voor Tapuiten.

2.3 Hoe groot zijn broedterritoria van Tapuiten, uit welke vegetatie bestaan deze en vormt gebrek aan voldoende grootte en vegetatie een knelpunt in andere terreinen?

Methoden

Wanneer de jongen ongeveer 5 à 6 dagen oud zijn, gaat de voerfrequentie sterk omhoog en kan een goed beeld worden gevormd van de plekken die voor het foerageren worden benut. Belangrijk is dat het hier strikt gaat om het voedselterritorium en niet het grotere oppervlak dat vooral door het mannetje wordt verdedigd tegen soortgenoten. Het ondernemen van deze extra activiteiten door het mannetje vormt een belangrijke reden tot het onderzoeken van alleen het vrouwtje voor het vaststellen van de grootte van het voedselterritorium. Om het voedselterritorium vast te stellen is per nest een dataset verzameld van punten (locaties) waar gedurende de jongenfase werd gevoerd. Iedere mapping sessie bestond uit het volgen van de vrouw terwijl ze aan het foerageren was, met behulp

van een verrekijker op statief. Iedere 60 seconden werd de locatie van de vogel bepaald en op een False Color luchtfoto ingetekend. Dit 60 sec interval is gekozen omdat Tapuiten in staat zijn om binnen deze tijd het gehele territorium over te vliegen en zelf te bepalen waar te gaan foerageren. Op deze manier worden biologisch onafhankelijke punten verzameld van locaties waar wordt gefoerageerd (Lairs, 1987). Het verzamelen van ongeveer 170-180 van de locaties vond plaats tussen 6.00 en 11.30 uur 's ochtends terwijl de overige 20-30 locaties in de middag werden verzameld. In totaal zijn per paartje ongeveer 200 punten verzameld verspreid over 4 tot 5 sessies waarbij zoveel mogelijk is geprobeerd de sessies uit te spreiden over opeenvolgende dagen. Een probleem bij het volgen van de tapuitenvrouw met een verrekijker is het kwijtraken van de vogel tijdens een sessie. In principe zijn alleen die territoria in kaart gebracht die overzichtelijk en goed te volgen zijn zonder onoverzichtelijke terreindelen. Toch kan het gebeuren dat de vogel tijdelijk zoek raakt. Deze minuten zijn beschouwd als verloren datapunten en hetzelfde geldt voor punten waarop de vogel ander gedrag vertoont dan foerageren. Territoriaal gedrag, rustig zitten of poetsen zijn voorbeelden hiervan en kunnen niet worden meegerekend in de analyse voor het voedselterritorium.

Kernel kensity methode

Een *fixed kernel density estimator* is gebruikt om de waarschijnlijke dichtheidsverdeling van een tweedimensionale puntenwolk te construeren (Silverman, 1986; Worton, 1989). Hier hebben we gewerkt met een smoothing parameter van zeven. Met de Hawth's Analysis Tool voor ArcGIS is de Percent Volume Contours berekend die dichtheid omzet naar een waarschijnlijkheidsinterval. Op deze manier ontstaat een figuur met isotopen van percentages tussen 10% en 95%. Ter verduidelijking: een 10% dichtheid isotoop wil zeggen dat 10% van het volume van een waarschijnlijke dichtheidsverdeling binnen deze isotoop is gelegen. De uiterste territoriumgrenzen zijn bepaald door het 95% dichtheid isotoop, wat dus betekent dat ongeveer 95% van de foerageerlocaties binnen deze isotoop liggen. De keuze om 200 waarnemingspunten per nest te gebruiken is gebaseerd op een eerder onderzoek naar mogelijkheden om het territorium zo nauwkeurig mogelijk te beschrijven (Barg et al, 2004).

Vegetatiesamenstelling territoria

Voor 5 territoria is de vegetatie in kaart gebracht binnen het voedselterritorium. Bij de indeling in vegetatietypen is geredeneerd vanuit het oogpunt van de Tapuit: een belangrijke aspect bij het foerageren is de structuur van de vegetatie en niet direct de soortensamenstelling. Daarom is een globale vegetatiebeschrijving gemaakt binnen de territoria waarbij de klassen in het veld zijn bepaald. Hierbij is ervoor gekozen om de volgende zes vegetatie-eenheden te onderscheiden:

1. Kaal zand met pioniervegetatie
2. Kortgrazig duingrasland
3. Langgrazig duingrasland
4. Dauwbraamrijk duingrasland
5. Struweel
6. Helmvegetaties

Het onderscheid tussen de kortgrazige en langgrazige vegetaties is in sommige valleien erg lastig vast te stellen omdat er geleidelijk overgangen te vinden zijn van echt verruigd naar kortgrazig. Uitgegaan is van de indeling dat wanneer >60% van het oppervlak korter is dan een vegetatiehoogte van 5 cm, deze tot het kort grazige duingrasland behoort. Binnen het type kort grazige duingraslanden zou nog een verder onderscheid kunnen worden gemaakt; in alle typen en subtypen zijn vegetatieopnamen gemaakt om in een later stadium te kunnen bepalen tot welke associatie de vegetatie precies behoort. Naast een soortenlijst is van iedere plantensoort de abundantie geschat met behulp van de Braun-Blanquet schaal en is de verdeling in vegetatiehoogte opgenomen. Met behulp van TurboVeg en Synbiosys zijn deze opnamen verwerkt en geïdentificeerd tot op associatie. In de literatuur is achtergrond informatie verzameld over de positie van de associaties in het droge duinlandschap en de manier waarop deze functioneert (successie,

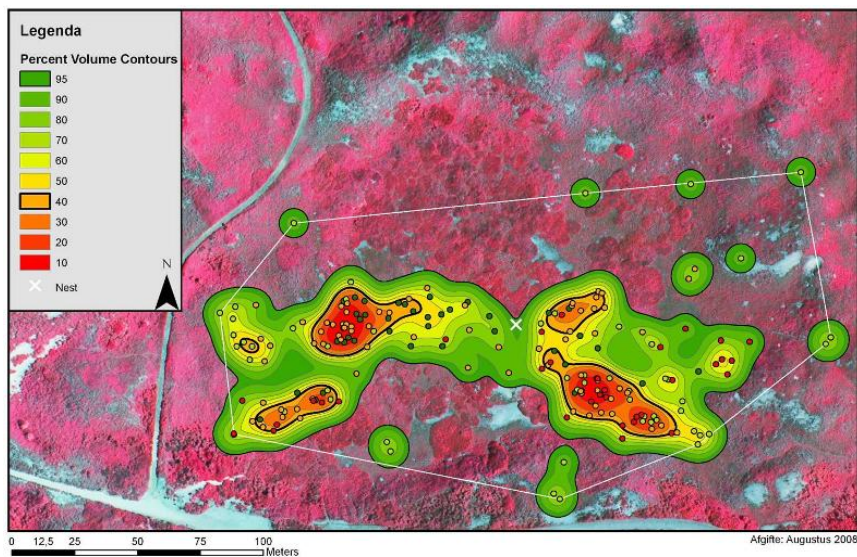
soortensamenstelling). Belangrijke aspecten hierbij zijn de plaats in de successie en de manier van instandhouding van de associaties. Hiermee is namelijk de link te leggen met het beheer en kunnen adviezen worden uitgegeven betreffende instandhouding en herstel van vegetatie-eenheden in het droge duingrasland. In de analyse van de gegevens zijn de vegetatie-eenheden 2 en 4 net als 3, 5 en 6 samengenomen omdat het onderscheid vanuit de jaagstrategie van de Tapuit onvoldoende relevant bleek. Toch komen deze eenheden wel terug op de vegetatiekaarten om de ligging binnen de territoria weer te geven.

Resultaten

Terreingebruik territorium

De oppervlakten van de voedselterritoria van 7 Tapuitenpaartjes in het Vogelduin te Castricum zijn geanalyseerd door het uitvoeren van een gedetailleerdere Fixed Kernel Density Estimation (KDE) methode (fig. 16). De KDE-methode levert een gemiddelde oppervlakte op van 1,1 ha ($\pm 0,09$ ha; bereik 0,95-1,21 ha; Tab. 3).

Binnen de vastgestelde territoria volgens de KDE-methode wordt niet elk terreindeel met eenzelfde intensiteit gebruikt. Er zijn terreindelen die intensiever worden benut dan andere; zogenaamde Core Areas (kernen). Deze kernen hebben een relatief klein oppervlak met een hoge gebruikintensiteit en vormen binnen het voedselterritorium een belangrijk onderdeel. Aangenomen kan worden dat deze Core Areas een belangrijk deel van het voedsel leveren voor het grootbrengen van de jongen. Het aantal Core Areas verschilde per territorium (2-4) maar het cumulatieve oppervlak van deze kernen ligt dicht bij elkaar met een gemiddelde oppervlakte van 0,14 ha ($\pm 0,025$ ha, bereik 0,12-0,20 ha; Tab. 3). Het percentage van het totale voedselterritorium dat wordt omvat door de Core Areas is relatief klein; gemiddeld 12,8% (bereik 11,4%-17,7%; (Tab. 3)). Hier staat tegenover dat het percentage van de totale punten dat binnen de Core Areas valt groot is; gemiddeld 45% (bereik 41,8-50,5%). Dit resulteert in een gemiddelde gebruik-intensiteit binnen de Core Areas van 3,61.



Figuur 16. Terreingebruik in voedselterritorium van een vrouwtje Tapuit in territorium NK1.1 in het Vogelduin. Een core-area (zie tekst) van 0.46 ha. en een totaal voedselterritorium van 1.21 ha.

Tabel 3: Core Area karakteristieken in relatie met het gebruikspatroon van de Tapuit.

¹%territorium = % van het territorium dat valt binnen de cumulatieve Core Area;

²percentage gebruik = % van alle punten die binnen de cumulatieve Core Area vallen;

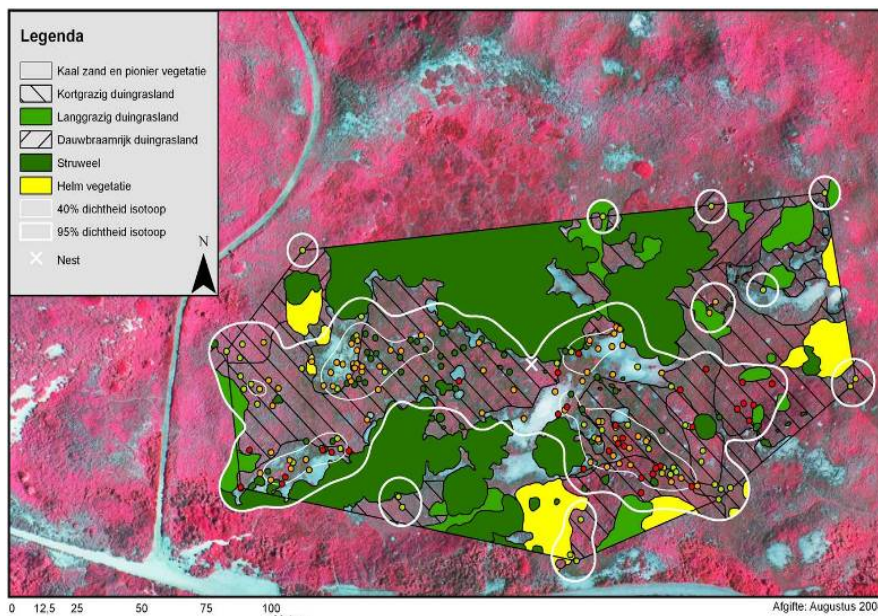
³intensiteit = %gebruik / %territorium: berekening van de gebruikintensiteit binnen de cumulatieve Core Area

Territorium	Cumulatieve opp. Core Area (ha)	Aantal Core Areas	%Territorium ¹	%Gebruik ²	Intensiteit ³
BL_Z.1	0,1321	3	11,4	47,0	4,13
BL-Z.2	0,1386	2	12,4	50,5	4,06
BL-MO	0,1197	4	12,3	42,5	3,46
BL-NO	0,1952	2	17,7	49,3	2,79
NK 1	0,1311	4	10,8	42,8	3,95
NK 2	0,1256	3	13,2	41,8	3,17
DV	0,1304	4	11,7	43,5	3,72

Vegetatiesamenstelling territoria

Territoria BL_Z.1, BL_MO en NK 1 vertonen een sterke overeenkomst in het grote aandeel kort grazige vegetatie (67% resp. 66% en 63%, tab. 4) en een klein aandeel struweel/verruigde vegetatie (28% resp. 31% en 19%). Het aandeel open zand en pionier vegetatie is het grootst in NK 1 (fig. 17) met 18% tegenover 5% en 3% in respectievelijk BL_Z.1 en BL_MO. De BL_NO wijkt af vanwege het kleine aandeel struweel /verruigde vegetatie (8%) en het extreem grote aandeel kort grazige vegetaties (88%). Het tegenovergestelde vinden we in de DV waar het aandeel struweel/verruigde vegetatie juist groot is met 57%, tegenover 38% kort grazige vegetatie en 4% zand/pionier.

Over alle 5 geanalyseerde territoria kan gezegd worden dat van het totale voedselterritorium, volgens de kernel density methode, gemiddeld 65% (bereik 38,4-88%) bestaat uit kort grazige vegetaties. Het open zand en pioniervegetaties zijn goed voor gemiddeld 7% (bereik 2,7-18,3%).



Figuur 17. Vegetatiesamenstelling in Tapuienterritorium NK1.1 in het Vogelduin.

De ligging en vorm van het voedselterritorium wordt in een grote mate bepaald door de expositie van de duinvallei en de ligging van de kruipwilgenstruwelen, hooggrazige vegetaties en helmvegetaties. In de BL-NO vinden we in een vallei met alleen maar open kort grazige vegetaties een zeer compact territorium met de Core Area direct rond het nest. Vanuit het nest kan direct worden begonnen met foerageren en de maximale vliegafstanden binnen de kern zijn klein (max. 56 meter).

Hier staat tegenover dat in de Dorre Vallei de gebieden met kortgrazige vegetaties juist erg versnipperd liggen. De belangrijkste kern van het voedselterritorium ligt dan ook ver verwijderd van het nest waardoor een maximale afstand overbrugd moet worden van 180 meter. Echter, meer naar het noorden, aansluitend op de territoriumgrens, liggen in deze vallei meer geschikte kort grazige vegetaties die niet worden benut.

In de andere territoria liggen de open kortgrazige vegetaties rond het nest afgewisseld door kruipwilgen en duindoornstruiken. De territoria liggen vaak ingeklemd tussen de struwelen en de grenzen volgen de kortgrazige vegetaties.

Tabel 4: Oppervlakteverdeling vegetatietypen per territorium, oppervlakten in ha.

	BLMO	NK1	DV	BLZ.1	BLNO	gemiddeld
zand/pionier	0,03	0,22	0,05	0,06	0,04	0,08
kort grazig/mos	0,64	0,76	0,43	0,78	0,97	0,72
struweel/verruigd	0,3	0,23	0,64	0,32	0,09	0,32

Aanvullende vegetatieopnamen in het kortgrazige duingrasland, maken het mogelijk dit vegetatietype verder uit te splitsen in de daadwerkelijke associaties (Tab.5). De Associa-analyse resulteert in een indeling in twee hoofdgroepen; Duinsterretje en Duin-Paardebloem Associatie (*Phleo-Tortuletum ruraliformis & Taraxaco-Galietum veri*). Beide Associaties behoren tot het Koelerio-Corynepheretea ofwel de Klasse der droge graslanden op zandgrond. Alleen opname 7 resulteert volgens deze analyse in de Associatie van Zandhaver en Helm (*Elymo-Ammophiletum*) wat valt onder de Ammophiletea ofwel de Helm-Klasse. Als tweede optie voor deze opname wordt gegeven de Rompgemeenschap van Duinriet (*RG Calamagrostis epigejos-[Cladonio-Koelerietalia]*); deze classificatie is waarschijnlijk beter gezien het algemeen voorkomen van duinriet.

Tabel 5: Resultaat van de Associa analyse met SynBioSys om te komen tot associaties

Opn. nr	Typering	Lengte vegetatie		Typering Associa 1
		< 5 cm	> 5 cm	
1	Open, kortgrazig duingrasland	80%	15%	Duin-Paardebloem-ass; typische subass.
2	Verruigd duingrasland	20%	75%	Duin-Paardebloem-ass; typische subass.
3	Dauwbraamrijk duingrasland	50%	40%	Duin-Paardebloem-ass; typische subass.
4	Open, kortgrazig duingrasland	70%	20%	Duinsterretje-ass; typische subass
5	Dauwbraamrijk duingrasland	50%	40%	Duin-Paardebloem-ass; typische subass.
6	Extreem kortgrazig en open	95%	2%	Duin-Paardebloem-ass; typische subass.
7	Open, kortgrazig duingrasland	85%	15%	Ass. Van Zandhaver en Helm; subass met duinzwenkgras
8	Open, kortgrazige pioniervegetatie	95-100%	0-5%	Duinsterretje-ass; typische subass

Oppervlakten andere gebieden

Tijdens veldbezoeken aan Meijndel is gelet op ogenschijnlijk geschikte terreindelen met een voldoende oppervlak. Hierbij is opgevallen dat er inderdaad terreindelen te vinden zijn met een behoorlijke oppervlakte open kort grazige vegetaties. Weliswaar zijn deze gebieden vaak als eilanden gelegen in een duinlandschap gedomineerd door duindoornstruwelen.

In Meijndel is een duin gevonden van voldoende oppervlak voor zeker twee paartjes Tapuiten (fig. 18). Een ruwe schatting van het totale oppervlak duingrasland op deze helling bedroeg zeker 2 à 3 ha. Echter, Tapuiten zijn niet aangetroffen in het veld en hebben daar ook al lange tijd niet gebroed. Wat opviel tijdens de veldbezoeken was het gebrek aan konijnenholen in het open veld. Deze worden in de Helmduinen van Meijndel vooral aangetroffen onder (Duindoorn) struweel. De vegetatie is kortgrazig, rijk aan plantensoorten (rijker dan de duingraslanden in het Vogelduin) met onder andere Kruisbladgentiaan (*Gentiana cruseata*) en bevatte hoge aantallen konijnenkeutels. Naast konijnen grazen in dit terrein ook Koninkspaarden en runderen die de vegetatie goed kort houden. Rondom deze helling liggen net achter de zeereep ook enkele terreindelen die geschikt zouden kunnen zijn voor Tapuiten hoewel ook daar weinig tot geen konijnenholen werden aangetroffen.



Figuur 18. De Helmduinen in Meijendel vormen een geschikt broedhabitat voor enkele paren Tapuiten (foto H. van Oosten, juli 08)

Samenvattend

Een Tapuitenpaar heeft (in de kalkrijke duinen) ongeveer 1.1 hectare nodig voor het grootbrengen van een nest, met 65% korte grazige vegetatie. In de Helmduinen van Meijendel, waar geen Tapuiten broeden, is voldoende oppervlakte geschikte vegetatie (2-3 hectare) aangetroffen voor enkele paren Tapuiten. Uit dit onderzoek komt naar voren dat er voldoende oppervlakte geschikte vegetatie in de Helmduinen van Meijendel aanwezig is voor enkele paren Tapuiten. De oorzaken van het ontbreken van Tapuiten als broedvogel liggen dus elders (zie discussie).

3 Dieetvergelijking nestjongen Grauwe Klauwier en Tapuit

Waarom komen Tapuiten nog wel in duinterreinen voor waar Grauwe Klauwieren al jaren geleden het veld hebben geruimd? Beide soorten verdwijnen van zuid naar noord uit de kustduinen, zij het dat de klauwier 25 jaar voorloopt op de Tapuit. Gezien dit overeenkomende patroon worden beide soorten mogelijk geteisterd door overeenkomende problemen. Omdat de Grauwe Klauwier uit onze duinen is verdwenen door een sterk afgenomen abundantie van grote insecten, vormen verschillen in dieet mogelijk een verklaring voor verschillen in achteruitgang. Hiertoe vergelijken we het dieet tussen nestjonge Grauwe Klauwieren uit intacte Deense duinen met dat van Tapuiten uit het Noordhollands Duinreservaat bij Bakkum.

Vragen:

1. Hoe verschillen diëten tussen Grauwe Klauwier en Tapuit?
2. Verklaar verschillende ecologische eisen van belangrijke prooigroepen het verschil in abundantie tussen Grauwe Klauwier en Tapuit?
3. Kunnen eventuele verschillen in abundantie van belangrijke prooigroepen verklaard worden door landschappelijke veranderingen die samenhangen met de VER-problematiek?

Methoden

De dieetgegevens van nestjonge Grauwe Klauwieren zijn in 2002 en 2003 verzameld in Skagen (Denemarken) (Beusink et al. 2002, Van Duinen et al. 2003). Binnen enkele meters van een nest werd een schuiltent opgezet van waaruit voerende oudervogels gefotografeerd werden. Vanaf nestjongenleeftijd dag 5 zijn de data gebruikt; jongere juvenielen krijgen zachtere prooien aangevoerd en deze prooien wijken dus sterk af van het grootste deel van de nestjongen periode (P. Beusink, St. Bargerveen). De nesten zijn tussen de 5 en de 9 dagen gevolgd. Vervolgens zijn de aangevoerde prooien gedetermineerd van de genomen foto's, waar mogelijk tot op soort. In totaal zijn 6 nesten gevolgd.

Tapuitgegevens zijn verzameld in het Vogelduin bij Castricum, in 2006 en 2008 (Van Turnhout et al. 2006, ongepubliceerde data H. van Oosten, St. Bargerveen). Het dieet van de nestjonge Tapuiten is onderzocht met behulp van automatische camera-opstellingen bij het nest. 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). De camera werd gecamoufleerd met camouflaage zeil en bedekking met takken; de laptop en accu's werden ingegraven op twee meter van het nest en vervolgens toegedekt met grasplaggen. De camera werd getriggerd om opnames te maken met behulp van beweging-sensoren ('passieve IR-sluis': infrarood-sensor aan beide zijden van 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 geen of nauwelijks hinder van ondervonden. De videobeelden zijn geanalyseerd en de prooien zijn, voor zover mogelijk, tot op familie of, in enkele gevallen, tot op soort bepaald. In totaal zijn 6 nesten gevolgd.

Resultaten

Beide vogelsoorten eten vooral vlinders en kevers en zijn in dit opzicht goed vergelijkbaar (tab. 6). Verschillen in dieet worden gevormd door het grote aandeel adulte insecten (vlinders en grote Hymenoptera zoals hommels, totaal 20%) dat Grauwe Klauwieren aanvoeren vergeleken met Tapuiten (adulte vlinders en Hymenoptera, meest mieren, totaal <5%). Deze groepen zijn, zeker in het adulte stadium, afhankelijk van bloeiende kruiden voor hun voedselvoorziening. Tapuiten voeren veel larven (van vlinders en kniptorren, 54%) vergeleken met Grauwe Klauwieren (11%). Beide groepen leven ondergronds of in de strooisellaag; de 11% rupsen van Grauwe Klauwieren worden het meeste van de vegetatie gehaald, zoals de rupsen van de Kleine Nachtpauwoog. Adulte Bladsprietkevers vormen 15-20% van het dieet voor beide soorten. De adulte herbivore bladsprietkevers die door beide vogels gevoerd worden zijn niet afhankelijk van bloeiende planten (maar wel van dynamiek).

Tabel 6: Het percentuele aandeel dat verschillende prooigroepen in de diëten van nestjonge Tapuiten en Grauwe Klauwieren vormen.

% in dieet	Tapuit gemiddeld	Klauwier gemiddeld
Odonata	0,0	1,9
Orthoptera	2,6	5,9
Lepidoptera imago	0,0	10,9
rupsen	38,2	11,4
Diptera	2,6	2,2
Hymenoptera	4,2	9,2
Coleoptera imago	16,6	19,8
keverlarven	16,5	0,0
Aranea	2,1	8,8
Isopoda	1,6	0,0
Vertebrata	0,0	5,7
Larvae	3,2	0,0
Evertebrata	1,1	5,3
onbekend	8,8	19,0

Samenvattend

Beide soorten leven voornamelijk van kevers en vlinders. Een belangrijk onderscheid tussen de twee soorten is hun jaagstrategie: Grauwe Klauwieren zijn louter oogjagers, terwijl Tapuiten zowel op zicht als op gehoor jagen. Grauwe Klauwieren vangen imago's welke bloembezoekers zijn. Bulkprooien voor de Tapuit zijn merendeels rupsen en larven zijn welke graswortels eten en waarvan de imago's niet afhankelijk zijn van bloeiende planten. Imago's van (bladspriet) kevers vormen voor beide vogelsoorten een belangrijke prooi. Deze worden ook op zicht gevangen, maar zijn voor hun voedsel niet afhankelijk van bloeiende planten. Een afname van bloeiende planten en bloembezoekende insecten vormt dus een knelpunt voor Grauwe Klauwier maar niet voor Tapuit (zie Discussie).

3.1 Is overstuiving voor wortel-etende insecten (naast Kleine Junikever) een sleutelfactor in de ontwikkeling? (literatuurstudie)

Methoden

Uit de tot nu toe uitgevoerde analyse van het dieet van Tapuiten komt onder andere naar voren dat naast de bladsprietkevers die ook door Grauwe Klauwieren worden gegeten (Rozenkever *Phyllopertha horticola* en Kleine Junikever *Anomala dubia*) nog andere wortel-etende insectensoorten van verschillende insectenorden voor Tapuiten belangrijk zijn. Met betrekking tot Kleine Junikevers werd in eerder onderzoek vastgesteld dat overstuiving en de vitaliteit van Helmwortels sleutelfactoren zijn in de ontwikkeling van de wortel-etende larven (Van Duinen et al. 2005). Worteleters blijken

dus een belangrijke rol te spelen in het duinecosysteem en het voedselweb waar zowel Grauwe Klauwieren als Tapuiten deel van uitmaken. Daarom wordt in dit project geprobeerd met behulp van een literatuurstudie te achterhalen of overstuiving ook voor andere belangrijke wortel-etende soorten een sleutelfactor is in de ontwikkeling.

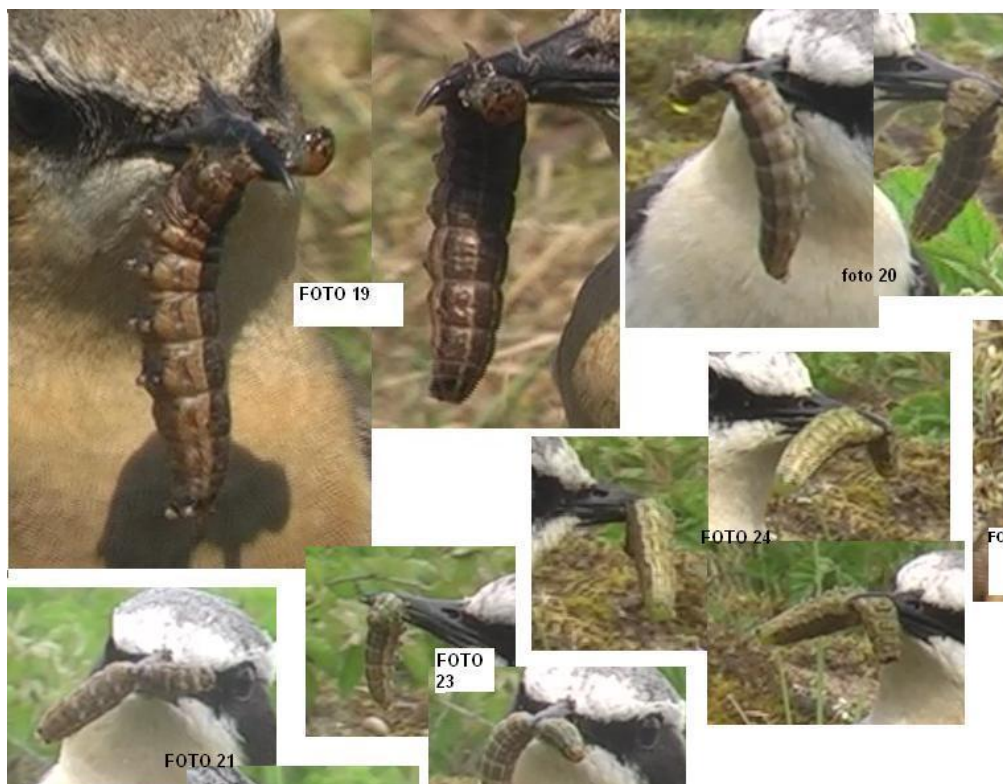
Belangrijke Tapuitenprooien zijn rupsen van de Bonte Grasuil (*Cerapteryx graminis*), herbivore larven van Elateridae (*Melanotus punctolineatus*) en imago's van wortel-etende Scarabeidae (Rozenkever *Phyllopertha horticola* en Kleine Junikever). Deze soorten worden hieronder apart behandeld waarin ingegaan wordt op habitat, ecologie en beheer. Uiteindelijk wordt ingegaan op de rol van overstuiving voor deze soorten samen.

3.1.1 Bonte Grasuil *Cerapteryx graminis*

Habitat en ecologie

De Bonte Grasuil (fig. 19) lijkt vooral op extensief begraasde of onbegraasde graslanden voor te komen, gezien de volgende habitatbeschrijvingen. 'Unimproved' kalkhoudende of kalkloze droge graslanden en de grijze duinen (Bond & Gittings 2008). In Nederland "Graslanden, duinen, heiden en naaldbossen" (Vlindernet). Ter Haar (1924) "In geheel Nederland gevangen, in den regel zeldzaam, doch soms ook in groote massa's en dan uiterst schadelijk (...). Rups (...) nooit op weilanden, die kort geleden aangelegd zijn, of op gronden, waar weiland pas is omgeploegd; vandaar vooral op arme gronden." Volgens Danell & Ericson (1990) in extensief gemaaid hooiland in Zweden.

De eieren worden uitgestrooid in vlucht door het vrouwtje, boven laag blijvende grassen in de kruidlaag. De Bonte Grasuil overwintert als ei (Bond & Gittings 2008) en foerageert als rups in het voorjaar op basale delen (Bond & Gittings 2008) en de wortels van harde grassen (Ter Haar (1924). In Nederland op diverse harde grassen, waaronder bochtige smele, borstelgras en pijpenstrootje (Vlindernet). De imago's vliegen in Nederland tussen juni en oktober (Vlindernet).



Figuur 19. Rupsen van *Cerapteryx graminis* (videostills H. van Oosten)

Status en beheer

De soort lijkt sinds begin jaren '90 achteruit te zijn gegaan in Nederland (www.vlindernet.nl) en ook in België (De Prins 1998-2004). Veel vlindersoorten zijn sterk afgenomen in west Europa en dit geldt ook voor macromotten. Uit een 35 jaar lange studie blijkt dat ongeveer 65% van de motten is afgenomen in Groot-Brittannië (Conrad et al 2006). Dit geldt met name voor vlindersoorten die overwinteren in eifase en afhankelijk zijn van grassen als voedsel (Conrad et al 2004, 2006, Franzen & Johannesson 2007), zoals de Bonte Grasuil. Echter, uit twee Finse studies blijkt dat in noordelijker streken juist motten die in eifase overwinteren het minst achteruitgaan. Dit geldt zowel voor Uilen (Noctuidae, Mattila et al 2006) als voor Spanners (Geometridae, Mattila et al 2008). Bovendien is er een sterke correlatie tussen vliegtijd en trends in abundantie (Conrad 2006): soorten die vliegen gedurende de winter en voorjaar nemen gemiddeld toe. Echter, soorten die in de zomer en herfst vliegen nemen het sterkst af. In een onderzoeksterrein in Finland is 70% van de soorten die afhankelijk zijn van onder andere open, droge graslanden uitgestorven, vergeleken met een studie uit de 50er jaren (Franzen & Johannesson 2007). Uit de studie van Franzen & Johannesson (2007) blijkt ook dat soorten van kuststreken een grotere kans hebben om uit te sterven dan bossoorten. Conrad et al. (2006) wijzen op de belangrijke en zorgwekkende implicaties van deze achteruitgang, met name voor groepen als insectivore vogels en vleermuizen.

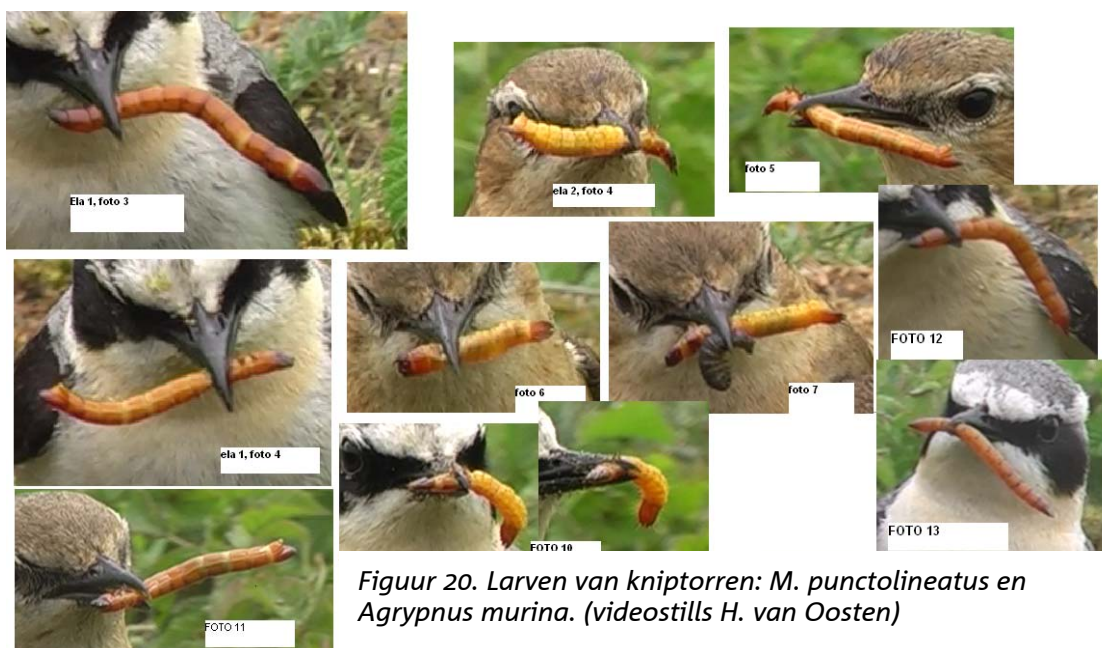
Begrazing kan een negatief effect hebben op de abundantie en diversiteit van nachtvlinders (Pöyry *et al.* 2004, Pöyry *et al.*, 2005, Littlewood 2008) ofschoon deze effecten variabel zijn. Uit een experiment waarin nachtvlinderdiversiteit en – abundantie tussen begraasde en onbegraasde graslanden werd onderzocht, bleek ondermeer dat nachtvlinders die exclusief op grassen foerageren meer voorkomen in onbegraasde delen (Littlewood 2008) en dat absentie van begrazing een negatieve invloed op motten heeft die in eifase overwinteren (Littlewood 2008). Mogelijk speelt een vochtiger microklimaat in mildere winters een rol, waardoor eieren vatbaarder zijn voor schimmels en pathogenen (Conrad et al 2004). Conrad et al (2006) en Franzen & Johannesson (2007) raden aan een 'lichte' vorm van begrazing in te stellen om populaties te behouden.

Het met zorgvuldig beheer streven naar kleinschalige terreinheterogeniteit is zeer gunstig voor vlinders: voor overleving van rupsen is het naast elkaar voorkomen van zonnige en schaduwrijke plekje belangrijk. Rupsen van *Euphydryas editha* (Lepidoptera: Nymphalidae) die van koele naar warme plekjes konden lopen, verpopten twee weken eerder dan rupsen die slechts op de koele plekjes bleven (Weiss et al 1987).

3.1.2 Kniptor *Melanotus punctolineatus*

Habitat en ecologie

Niet veel van bekend, tegenwoordig vooral duinbewoner in Nederland. "Deze soort wordt door Brakman (1966) opgegeven van alle provincies behalve Groningen. Recente waarnemingen komen voornamelijk uit de duinen" (Cuppen & Drost 2005). In Engeland wordt de soort tegenwoordig nog aangetroffen op schaars begroeide kustduinen, waar de larven (fig. 20) zich voeden met de wortels van grassen, zoals Helm (UK Biodiversity Group). Deze soort kent een larvaal stadium van ten minste twee jaar (UK Biodiversity Group), ofschoon de verwante *M. communis* en *M. pilosus* uit Noord-Amerika een larvaal stadium kennen van zes jaar (Fenton, 1926). Waarschijnlijk varieert de ontwikkelingsduur en kan het larvale stadium van *punctolineatus* ook tot zes jaar duren?



Figuur 20. Larven van kniptorren: *M. punctolineatus* en *Agrypnus murina*. (videostills H. van Oosten)

Status en beheer

Over deze soort is er aangaande de huidige status niet veel bekend. De hierboven aangehaalde opmerking van Cuppen & Drost (2005) indiceert dat de soort achteruit gaat danwel gegaan is, zeker in het binnenland. In Engeland is de soort achteruit gegaan en staat derhalve op de Engelse Rode Lijst als *bedreigd* (UK Biodiversity Group). Er zijn geen waarnemingen meer in Engeland sinds 1986. Ook in de Duitse deelstaat Sachsen-Anhalt staat *punctolineatus* op de Rode Lijst (Dietze, 2004). *M. punctolineatus* komt in een groot gebied voor in centraal and west Europa, het Middellandse Zeegebied en Klein-Azië.

Afgaande op de zeer schaarse literatuur en op eigen waarnemingen, lijkt *punctolineatus* tegenwoordig een soort te zijn van duingraslanden in de grijze duinen. Gezien zijn waarschijnlijk langdurig larvale stadium zal de soort gevoelig zijn voor verrijking door grassen vanwege een daardoor veranderend microklimaat. Een veranderend microklimaat kan de ontwikkelingstijd negatief beïnvloeden, zoals bij de Driehoornmestkever *Typhaeus typhoeus* (Brussaard 1983). Mogelijk wordt de benodigde warmtesom niet gehaald in dit gematigder microklimaat. In het Vogelduin NHD blijken larven in vergraste situaties 16% kleiner te zijn dan larven die simultaan verzameld zijn in korte duingraslanden (Van Oosten et al. 2008). Wellicht groeien 'vergraste larven' langzamer vanwege een lagere warmtesom. De soort is zowel in Meijndel als het NHD aangetroffen, waar resp. jaarrond en winter begrazing plaatsvindt die geresulteerd hebben in korte open duingraslanden. Waarschijnlijk is de soort evenals soorten als Duinparelmoervlinder en Tapuit een graadmeter voor de kwaliteit van duingraslanden.

3.1.3 Bladspruitkevers: Rozenkever en Kleine Junikever

Habitat en ecologie

Voor een uitvoerige beschrijving van habitat en ecologie van de Kleine Junikever (fig. 21) verwijzen wij naar Van Duinen et al (2005). Zij tonen aan dat overstuiving en de vitaliteit van Helmwortels sleutelfactoren zijn in de ontwikkeling van de wortel-etende Kleine Junikeverlarven.



Figuur 21. De Kleine Junikever is voor zijn voeding afhankelijk van de wortels van overstoven Helm (foto H. van Oosten, NHD juli 09)



Figuur 22. Rozenkevers vormen tot 30% van het dieet van nestjonge Tapuiten in het NHD (foto: internet)

De Rozenkever (fig. 22) is een soort van goed gedraineerde, zandige bodems (Milne 1964) en komt minder voor in lemige bodems (Wadsworth 1952). Vanwege deze habitatpreferentie komt de soort niet voor in weilanden, in verband met de goed ontwikkelde, watervasthoudende, organische laag, die door bemesting in de hand wordt gewerkt. Lokaal is de soort talrijk in kustduinen vanwege de snel opwarmende, waterdoorlaatbare bodem. De larven eten graswortels en hebben een eenjarige levenscyclus (Ritcher 1958). Van eind april tot midden mei sluipen de adulte Rozenkevers uit en gaan zwermen in vaak hoge dichtheden: in de duinen tientallen exemplaren per vierkante meter. In deze periode vormen zij een belangrijke prooi voor nestjonge Tapuiten.

Status en beheer

Van beide soorten is aangaande veranderingen in verspreiding en abundantie vrijwel niets bekend, anekdotisch materiaal daargelaten (in: Van Duinen et al 2005). Een algemene gedachte is dat beide soorten achteruit gegaan zijn in de kustduinen. Beteugelde dynamiek en atmosferische depositie van stikstofverbindingen leiden via vergrassing uiteindelijk tot de opbouw van een strooisel- en humuslaag (Berg and Matzner 1997, Bakker et al 1979). Hierdoor worden zowel het ondergrondse als het bovengrondse microklimaat genivelleerd: minder grote temperatuurverschillen en minder sterke uitdroging van de bodem. Zeer waarschijnlijk is de ontwikkeling van een meer humeuze, vochtiger bodem voor een soort als de Rozenkever, die juist afhankelijk is van een zandige goed gedraineerde bodem, desastreus. Slechts het maaien van de bovengrondse delen leidt niet direct tot een afbraak van de humuslaag in de bodem en terugkeer van de gewenste entomofauna. Echter, bij een geremde input aan organisch materiaal via begrazing of maaien zal de humuslaag en de gehalten organische stof in de bodem door uitspoeling af gaan nemen in de loop der tijd.

Waarschijnlijk heeft intensieve begrazing negatieve effecten op de Rozenkever vanwege de optredende bodemcompactie. Zo wordt de soort vaak aan de randen van voetbalvelden aangetroffen maar niet altijd op het veld zelf, waarschijnlijk omdat de Rozenkever niet van te compacte grond houdt (*pers. comm.* Henk Vlug).

Samenvattend

De behandelde soorten zijn in mindere mate dan de Kleine Junikever afhankelijk van intensieve overstuiving. Echter, totaal wegvallen van overstuiving zal hun leefgebieden, droge duingraslanden van het middenduin, aantasten omdat deze bestaan door de combinatie begrazing en lichte overstuiving. Grootschaliger verstuing is nodig voor het terugzetten van de successie als de bodem van de vastgelegde, stabiele delen van het duin te ver ontwikkeld raakt.

De worteleeters Bonte Grasuil, *M. punctolineatus* en Rozenkever zijn soorten van gestabiliseerde delen van het middenduin. Van nature is de overstuiving hier gering,

maar wel in lichte mate aanwezig. In dit deel van de duinen vormt de potentiële opbouw van een strooiselpakket en humuslaag een knelpunt, naast een vochtige, genivelleerd microklimaat tussen dicht opgeschoten hoge grassen. Voorkomen en abundantie van de kniptor *M. punctolineatus* en Rozenkever worden gelimiteerd door de opbouw van strooisel- en humuslaag in de grijze duinen: de temperatuursom die nodig is voor de ontwikkeling wordt niet of minder snel behaald. Soorten die afhankelijk zijn van een snel opwarmende, goed gedraineerde dus zandige bodem, zoals de Rozenkever, zullen door de opbouw van genoemde lagen afnemen. Mogelijk heeft de Bonte Grasuil als ei-overwinteraar sterk te leiden van een vochtiger microklimaat tussen dichte, hoge grassen, waardoor eieren vatbaarder zijn voor pathogenen en schimmels (Conrad et al 2004, 2006, Franzen & Johannesson 2007).

BOX 3 Micronutriëntverschuivingen in N verrijkte planten

Verhoogde stikstofgehalten leiden niet alleen door vergrassing tot ongunstige levensomstandigheden voor herbivore insecten: verhoogde bemesting leidt tot een andere aminozuursamenstelling in planten (Näsholm & Ericsson 1990, Boxman et al 1998). Herbivoren die foerageren op planten met een hoog stikstofgehalte nemen minder plantenmassa op dan herbivoren die foerageren op planten met een laag stikstofgehalte (Sheppard & Friedman 1992, Slansky 1993). Hierdoor zullen zij aminozuren in een andere samenstelling binnenkrijgen bij het foerageren op stikstofrijke planten, maar daar mogelijk niet voor kunnen compenseren gezien deze herbivoren eerder stoppen met foerageren. In hoeverre deze stikstof gestuurde onbalans in aminozuren invloed heeft op de levenscycli van herbivoren, is vrijwel onbekend. Op hogere trofische niveaus vormt deze onbalans een knelpunt in de reproductie van Sperwers op arme zandgronden (ongepubliceerde data A. van den Burg, St. Bargerveen). Bovendien lijkt overstuiving tot meer aminozuren te leiden in stuifzandvegetatie (ongepubliceerde data M. Nijssen, St. Bargerveen).

4 Literatuurstudie dieet en landschap van Blauwe Kiekendief

Methoden

In dit rapport wordt het dieet van de Blauwe Kiekendief onderzocht door een literatuurstudie te combineren met door SOVON verzamelde dieetgegevens van de Waddeneilanden. In de literatuurstudie worden alle gegevens die er zijn over de muizenstand bijeen gebracht. Ook wordt het terreingebruik van de Blauwe Kiekendief onderzocht.

In de jaren '60 en '70 zijn op een tweetal Waddeneilanden (Ameland en Terschelling) gegevens verzameld over de voedselkeuze in de broedtijd (Schipper 1973). Verreweg de meeste data zijn verzameld middels waarnemingen vanuit schuiltenten. Binnen de recent opgestarte SOVON studie is in de periode 2002-2006 veel informatie verzameld over voedselkeuze, op alle Waddeneilanden, maar vooral op Texel, Ameland en Terschelling (Klaassen et al. 2006). Deze informatie is verzameld door gedurende het broedseizoen braakballen en plukresten bij de nesten en bij vaste plukplaatsen te verzamelen. In de studie van Schipper (1973) zijn de waarnemingen niet gedateerd. Schipper (1973) heeft vooral in de jongenfase is gekeken, terwijl tijdens de SOVON studie ook de eifase is meegenomen.

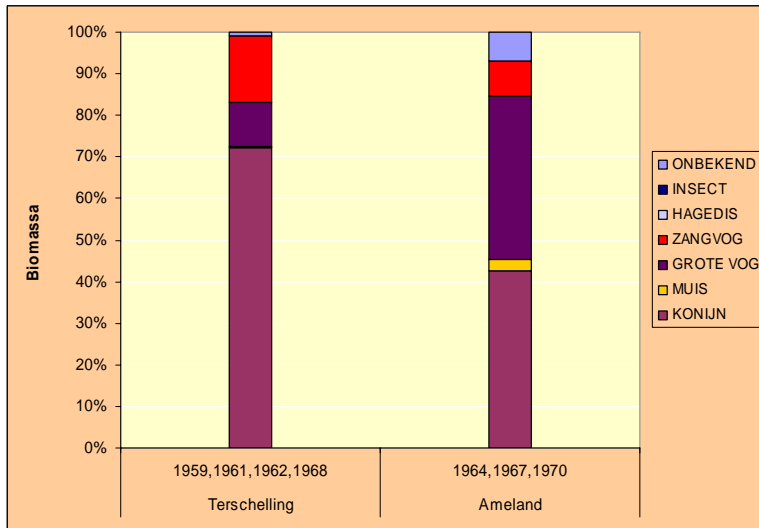
In dit onderzoek brengen we alle beschikbare kennis bijeen om de volgende vragen te onderzoeken.

4.1 Wat is het dieet van Blauwe Kiekendieven op de Waddeneilanden?

Resultaten

Dieet 1959-1970

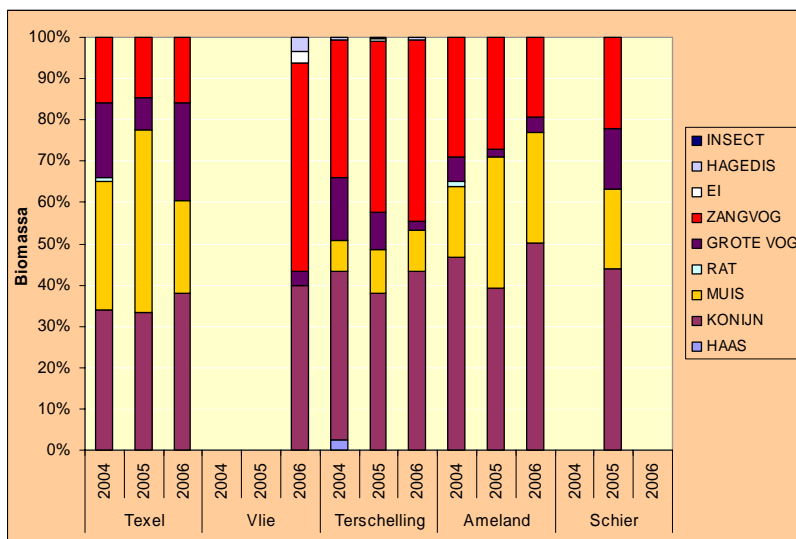
Tussen 1959-1970 zijn 771 prooiresten gedetermineerd tijdens nestwaarnemingen vanuit een schuiltent (Ameland=359, Terschelling=412). Getalsmatig nemen zangvogels verreweg het grootste aandeel in. Voor een betere beoordeling van het belang van de verschillende prooien is een omrekening naar massa gemaakt (zie Klaassen et al. 2006 bijlage 3 voor gewichten). Belangrijkste prooien zijn dan het Konijn en grote vogels (fig. 23), maar er zijn grote verschillen tussen de eilanden. Grote vogels zijn in dit geval jonge Fazanten en jonge weidevogels. Met name op Terschelling is het aandeel van konijn erg groot, aangevuld met zangvogels. Op Ameland is het aandeel Konijn en grote vogels gelijk en bestaat de aanvulling uit zangvogels en muizen.



Figuur 23. Voedselkeuze van Blauwe Kiekendief op Terschelling en Ameland in de periode 1959-1970. Prooi-soorten zijn weergegeven in hoofdcategorieën, in relatieve massaverdeling (bron: Schipper 1973).

Dieet 2004-2006

Tussen 2004 en 2006 zijn 2479 prooi items verzameld: 1919 uit braakballen en 560 plukresten. De prooijst beslaat een breed spectrum aan soorten. Getalsmatig zijn muizen en vogels de belangrijkste prooicategorieën (fig. 24). Hierna is het Konijn de meest voorkomende prooi-soort (10-15%). Van de zangvogels staan vooral Graspieper en Spreeuw vaak op het menu. Van de muizen verschilt de dominante muizensoort per eiland. Als een omrekening naar biomassa wordt gemaakt neemt Konijn procentueel bijna de helft van het menu in. Op Texel is het aandeel konijn het laagst. Op dit eiland nemen muizen (met name Noordse Woelmuis) een belangrijk aandeel in. De 3 hoofdcategorieën (vogels, muizen en konijn) zijn op dit eiland regelmatig verdeeld. Op Terschelling zijn de muizen aanmerkelijk minder belangrijk. Voor een belangrijk deel is dit terug te voeren op het lagere lichaamsgewicht van de daar gevangen muizen (met name Rosse Woelmuis). Dit lijkt gecompenseerd te worden met een verhoudingsgewijs groot aandeel zangvogels. Op Ameland is het aandeel konijn vergelijkbaar met Terschelling. Op dit eiland worden verhoudingsgewijs meer muizen gevangen en nauwelijks grote vogels. De prooiverdeling op Vlieland geeft een zeer afwijkend beeld (en is ook slechts op één nest gebaseerd). Opvallend hier is het ontbreken van muizen en het grote aandeel zangvogels. Schiermonnikoog laat een regelmatige verdeling van prooicategorieën zien zonder uitgesproken voorkeur. De geschetste verschillen tussen de eilanden zijn ook terug te zien in het gemiddeld prooigewicht, waarbij op Texel de zwaarste prooien gevangen worden. Het gemiddelde prooigewicht per eiland laat tevens een sterke relatie zien met de jaarlijkse aantalsontwikkeling vanaf piekjaar 1994 (Klaassen et al. 2006).



Figuur 24. Voedselkeuze van Blauwe Kiekendief op de Waddeneilanden in de periode 2004-2006. Prooi-soorten zijn weergegeven in hoofdcategorieën, in relatieve massaverdeling (bron: Klaassen et al. 2006).

Gelet op de resultaten uit het onderzoek tot dusver, met een voldoende lijkende reproductie maar desondanks teruglopende aantallen, lijkt de crux te zitten in de vestigingsfase. Dit is de fase dat het mannetje het vrouwtje in een goede broedconditie moet zien te brengen. Hoe meer voedsel in deze periode beschikbaar is hoe meer vrouwen tot broeden overgaan, wat bijvoorbeeld ook zichtbaar wordt in een toename van polygamie (Simmons 2000). Woelmuizen vormen in deze periode in veel gebieden de belangrijkste voedselbron (o.a. Amar et al. 2002). Ze zijn dan nog goed beschikbaar, want later in het voorjaar klapt de stand meestal in om in mei de laagste dichtheid te bereiken binnen een kalenderjaar (Beemster en Dijkstra 2001). Ook binnen de SOVON-studie werd vastgesteld dat woelmuizen op Ameland in de eifase een beduidend groter aandeel hadden dan in de jongenfase (De Boer en Klaassen 2007). In de jongenfase nemen zangvogels een groter aandeel in, omdat dan veel uitgevlogen onervaren en makkelijker te pakken vogels beschikbaar zijn (vnl. Spreeuw *Sturnus vulgaris* en Graspieper *Anthus pratensis*). In bolwerken van de Blauwe Kiekendief in het buitenland is doorgaans één prooi-soort als stapelvoedsel in het menu aanwezig. In buitenlandse studies zijn dat over het algemeen muizensoorten. In delen van Schotland is dat bijvoorbeeld de Aardmuis *Microtus agrestis* (Redpath et al. 2002), in Frankrijk de Veldmuis *Microtus arvalis* (Millon et al. 2002). Lokaal kunnen het ook vogels zijn zoals kuikens van Schots Sneeuwhoen *Lagopus lagopus scoticus* in Schotland (Amar et al. 2004).

4.2 Hoe ontwikkelen de muizenpopulaties zich op de verruigende Waddeneilanden?

In de jaren zestig waren Konijn en grote vogels verreweg de belangrijkste prooicategorieën bij de Blauwe Kiekendief. Dit waren toentertijd ook algemeen voorkomende prooi-soorten. Fazanten waren algemeen omdat ze ook uitgezet werden voor de jacht en weidevogels als Grutto en Kievit waren algemener dan anno 2009 (Versluys et al. 1997, Stuurgroep Avifauna Schiermonnikoog 2005, SOVON database). Sindsdien is het Konijn door myxomatose en het VHS-virus sterk in aantal achteruit gegaan. Ook Fazanten zijn nu veel minder algemeen dan vroeger. De ontwikkeling van de verschillende muizensoorten is minder goed bekend en wordt hieronder besproken.

De verschillende muizensoorten spelen vermoedelijk een belangrijke rol in de voedsel-ecologie van de Blauwe Kiekendief. Voor muizen is echter minder makkelijk een eenduidige ontwikkeling te schetsen. De soort-samenstelling van muizen verschilt sterk per eiland (Tab. 7).

Tabel 7: Dominante muizensoort op prooijsten van Blauwe Kiekendief op de Wadden in 2004-2006. Op Vlieland zijn geen muizen als prooi aangetroffen (bron: Klaassen et al. 2006).

Soort	Gewicht	Texel	Terschelling	Ameland	Schierm.
Rosse Woelmuis <i>Clethrionomys glareolus</i>	23		X		
Veldmuis <i>Microtus arvalis</i>	32				X
Aardmuis <i>Microtus agrestis</i>	37			X	
Noordse Woelmuis <i>Microtus oeconomus</i>	45	X			

Daar komt bij dat op elk eiland een andere muizensoort domineert (Tab. 7). De gewichten van deze muizensoorten onderling verschillen aanzienlijk. Zo weegt een Texelse Noordse Woelmuis pakweg tweemaal zo veel als een Rosse Woelmuis van Terschelling.

Tabel 8: Voorkomen en vermoedelijke jaar van vestiging van kleine zoogdieren en reptielen op de Waddeneilanden (bron: La Haye & de Jong, 2003, Broekhuizen et al. 1994, database RAVON). * = op basis van incidentele braakbalvondst.

Soort	Texel	Vlieland	Terschelling	Ameland	Schiern.
Bosspitsmuis <i>Sorex araneus</i>			1937		
Dwergspitsmuis <i>Sorex minutus</i>			1945	1957	
Waterspitsmuis <i>Neomys fodiens</i>	+				
Huisspitsmuis <i>Crocidura russula</i>	2006			2006	1982
Rosse Woelmuis <i>Clethrionomys glareolus</i>	1998		1987		
Veldmuis <i>Microtus arvalis</i>		(1988)*		1870	2003
Aardmuis <i>Microtus agrestis</i>	1985			1984	
Noordse Woelmuis <i>Microtus oeconomus</i>	+				
Dwergmuis <i>Micromys minutus</i>	1956	2001	1982	1962	(1999)*
Bosmuis <i>Apodemus sylvaticus</i>	+	+	+	+	+
Huismuis <i>Mus domesticus/musculus</i>	+	+	+	+	

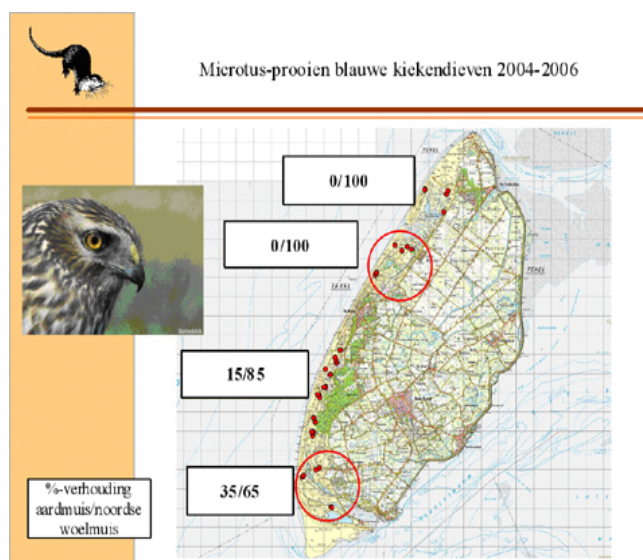
4.2.1 Situatie per eiland

Hieronder wordt per eiland beknopt weergegeven wat de belangrijkste muizensoorten zijn, wat er bekend is van belangrijke verschuivingen binnen de verschillende muizensoorten en wat de betekenis hiervan is voor de Blauwe Kiekendief.

Texel

Texel is het enige eiland waar de Noordse Woelmuis voorkomt en vormt voor de Blauwe Kiekendief vermoedelijk een van de succesfactoren op het eiland (Klaassen et al. 2006). Recentelijk, vanaf 1985, heeft de Aardmuis zich hier gevestigd en is een algemene woelmuisssoort geworden. In het droge duin is de Aardmuis een serieuze concurrent van de Noordse Woelmuis geworden (Boonman 2005). Op Texel is dit met name aan de orde op de zuidelijke helft van het eiland (Boonman 2003). Dit verschil is ook zichtbaar in het menu van de Blauwe Kiekendief, waar de Aardmuis in het zuidelijk deel bijdraagt aan de prooikeuze, maar in het noorden geheel ontbreekt (fig. 25).

Op Texel wordt de Noordse Woelmuis in tegenstelling tot op het vaste land ook aangetroffen in drogere biotopen, zoals duingraslanden, slootranden, wegbermen en tuinwallen, zolang er maar enige vorm van dekking is (La Haye & Drees 2004).



Figuur 25. Procentuele verhouding Aardmuis/ Noordse Woelmuis in diët van Blauwe Kiekendief op Texel in 2004-2006 (bron: Boonman 2006).

Vlieland

Op Vlieland is tijdens intensieve bemonstering in het najaar van 1979 alleen de Bosmuis gevangen (Endedijk en Roos 1980). De Huismuis kwam er toentertijd ook voor en meer recent ook Dwergmuis. Kennelijk zijn de kleine Bos- en Dwergmuizen moeilijk vangbaar (Bosmuis is een nachttactieve soort), want ze ontbreken in de prooijst van de Blauwe Kiekendief.

Terschelling

Vergeleken met de andere door Blauwe Kiekendieven goed bezette eilanden is op Terschelling het aandeel van muizen het kleinst in de prooikeuze. Dit is het gevolg van het ontbreken van de grotere lucratieve Woelmuissoorten op dit eiland, zoals Aardmuis en Veldmuis. De Rosse Woelmuis is op dit eiland de dominante soort, maar de nog kleinere Bosmuizen zijn ook talrijk gezien resultaten uit bemonstering in oktober 2005 (Rosse Woelmuis 50, Bosmuis 37, Dwergmuis 13, gegevens Peter de Boer). Het is niet bekend in hoeverre de populatieontwikkelingen van deze soorten op Terschelling zijn.

Ameland

Op Ameland komen veel muizensoorten voor. Het was lange tijd het enige Waddeneiland waar de Veldmuis voorkwam. Dit was dan ook een zeer algemene muizensoort, zowel in de polders als in de duinen (Weisz 1984). Begin jaren tachtig kwam daar de Aardmuis bij, voor de Wadden eveneens een primeur voor Ameland. In de tweede helft van de jaren tachtig is de stand van de Aardmuis explosief gestegen. Alle muizenetende roofvogels kenden begin jaren negentig ongekende hoge aantallen (zoals 42 paar Velduil in 1992) (Krol 1996). In die zelfde korte tijd is de Veldmuis volledig uit de duinen verdreven door de Aardmuis. Uitgebreide bemonstering verspreid over het eiland in 1992-1995 bracht aan het licht dat de Aardmuis ook op de kwelder algemener was geworden dan de Veldmuis. Alleen in de polder was de Veldmuis algemener (Krol 1996). Dit is conform de theorie dat Veldmuis droge lage vegetaties preferereert (en in staat is deze te bezetten) als er sprake is van concurrentie van Aardmuis, die ruigere (en evt. nattere) vegetaties preferereert (med. D. Bekker, Zoogdiervereniging). Het is niet bekend hoe de populatie van de soorten zich nadien heeft ontwikkeld. Inschatting van eilanders is dat de soorteigen fluctuaties met piekjaren niet meer in die mate plaatsvinden zoals begin jaren negentig. Ook zou door successie het areaal geschikt biotoop voor Aardmuis zijn afgenomen, evenals de vangbaarheid voor Blauwe Kiekendieven (pers. med. Johan Krol).

Schiermonnikoog

Op dit Waddeneiland zijn de muizensoorten nooit rijk vertegenwoordigd geweest. In 2003 werd voor het eerst de Veldmuis vastgesteld, wat zich prompt vertaalde in een substantieel aandeel Veldmuis in de prooikeuze van de Blauwe Kiekendief (Klaassen et al. 2006). De verspreiding en ontwikkeling is echter slecht bekend en ook de prooikeuze van de Blauwe Kiekendief is op dit eiland minder goed bekend dan op de andere eilanden.

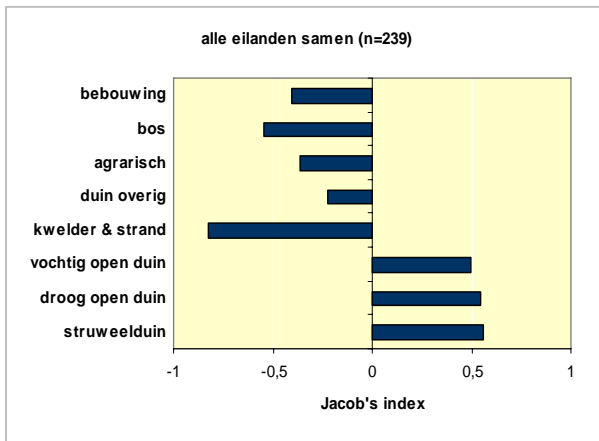
4.3 Wat is de vangbaarheid van muizen door Blauwe Kiekendieven in verruigde vegetaties en is hier met beheer op in te spelen?

Onderzoek in de Nederlandse vastelandsduinen heeft aangetoond dat muizen nagenoeg afwezig zijn in mosvegetaties en kortgrazige en kale situaties (GWA, 2000). Hoge, dichte grasvegetaties zijn geschikt voor Bosspitsmuis en Dwergmuis. Deze soorten profiteren daarom van vergrassing. Dat geldt ook voor de Veldmuis, maar deze soort is tegenwoordig veel minder talrijk dan in de jaren '60. De soort komt voor in droge langgrazige vegetaties met wat struiken en korter begroeide stukken. Struweelontwikkeling heeft wel geleid tot een toename van de Rosse Woelmuis. Gedurende vegetatiesuccessie komen verschillende muizensoorten dus in

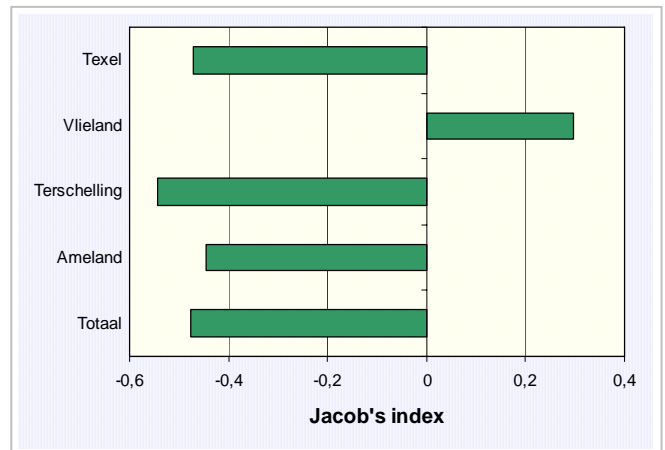
verschillende dichtheden voor. In open vegetaties zijn niet of nauwelijks muizen aanwezig. In vergraste vegetaties bereiken Veldmuizen de hoogste dichtheden. In struikvegetaties zijn de dichtheden van Veldmuizen relatief laag, maar de dichtheden van Bosmuizen en Rosse Woelmuizen hoog. Bosmuizen zijn echter nachtactief in tegenstelling tot Veldmuizen, en zijn dus slecht beschikbaar. Rosse Woelmuizen zijn in verstruikte vegetaties vermoedelijk moeilijk vangbaar. Op Texel komen ze algemeen voor maar ze worden niet of nauwelijks door Blauwe Kiekendieven gevangen (Klaassen et al. 2006). Toch zijn het niet per definitie onbereikbare prooien want op Terschelling worden ze wel volop gevangen. Het vermoeden bestaat dat Rosse Woelmuis op dat eiland niet beperkt is tot verstruikte vegetaties, maar ook in meer open terrein voorkomt, vanwege het ontbreken van concurrerende andere woelmuizensoorten.

In grasachtige habitats en bijvoorbeeld ook graanakkers kunnen Blauwe Kiekendieven op gehoor en in combinatie met hun lange poten prima uit de voeten (Dijksen 2005, Millon et al. 2002). Bij verstruiking echter gaan zowel aanbod als bereikbaarheid van muizen voor dagjagers achteruit, en dit kan een knelpunt vormen voor de Blauwe kiekendief.

Te intensieve begrazing verkleint de woelmuizendichtheid vanwege voedselconcurrentie tussen grazers en muizen en de afwezigheid van dekking. Muizenpopulaties op de vastelandsduinen nemen af als gevolg van begrazing; dit geldt zowel voor het aantal soorten als de aantallen (Van der Vliet 1994). Het effect van begrazing is vooral goed zichtbaar in het aantal Bosmuizen en Rosse Woelmuizen: deze verdwijnen in kort gegraasde vegetaties, nemen licht af in extensief begraasde delen en nemen niet af in onbegraasde delen. In door koeien zeer kort afgegraasd terrein worden zelfs geen muizen aangetroffen ook al is er wat opgaand struweel aanwezig (Van der Vliet 1994). Net als bij Grauwe Klauwier en Tapuiten heeft verruiging van de (droge) duinen negatieve gevolgen voor de Blauwe Kiekendief. Verstruweling maakt het landschap ongeschikt als habitat voor woelmuizen. Woelmuizen verdwijnen wanneer terreinen in begrazing worden genomen om vergrassing tegen te gaan. Om droge duinen geschikt te maken voor muizenjagers als Blauwe Kiekendief, maar ook Velduil en Torenvalk, is het essentieel dat de relatie tussen grazers en muizen nader onderzocht wordt.



Figuur 26. Preferentie van foeragerende Blauwe Kiekendieven voor terreintypen (Jacob's index; -1: afwezig, 0: geen preferentie, 1: maximale preferentie, n=239 waarnemingen).



Figuur 27. Preferentie van foeragerende Blauwe Kiekendieven voor begraasde vegetaties (Jacob's index; -1: afwezig, 0: geen preferentie, 1: maximale preferentie, n=182 waarnemingen).

Tijdens de SOVON studie is in 2004-2006 gekeken naar het feitelijk terreingebruik van Blauwe Kiekendieven. Voor alle eilanden geldt een sterke voorkeur voor struweelduin, droog open duin en vochtig open duin. Boven kwelders, stranden, bos en bebouwing worden veel minder Blauwe Kiekendieven waargenomen (fig. 26). Binnen de geprefereerde duingebieden, blijken Blauwe Kiekendieven een sterke voorkeur voor niet-begraasde vegetaties te hebben (fig. 27). Alleen op Vlieland is een preferentie voor begraasde gebiedsdelen vastgesteld, wat echter op slechts 10 waarnemingen van hetzelfde mannetje gebaseerd is.

Er bleek een verschil tussen Texel en de andere eilanden. Jagende mannen werden op Texel vooral in de polder gezien, terwijl op de andere eilanden de polders juist werden gemeden. De Noordse Woelmuis is een algemene muizensoort in de polder, en is het is zeer aannemelijk dat om die reden in de polder wordt gevoerageerd. Door de openheid van de polder is de vangbaarheid ongetwijfeld hoger dan in de duinen. De Noordse Woelmuis is in het dieet van de Blauwe Kiekendief op Texel veruit de belangrijkste prooi is en vermoedelijk de succesfactor voor het betere broedsucces vergeleken met de andere eilanden.

Concluderend

De prooilijst beslaat een breed spectrum aan soorten. Getalsmatig zijn muizen en vogels de belangrijkste prooicategorieën. Hierna is het Konijn de meest voorkomende prooisoort (10-15%). Van de zangvogels staan vooral Graspieper en Spreeuw vaak op het menu. Van de muizen verschilt de dominante muizensoort per eiland. Als een omrekening naar biomassa wordt gemaakt neemt Konijn procentueel bijna de helft van het menu in.

De aantalsontwikkelingen van de muizen op de eilanden zijn slecht bekend in de literatuur. Gelet op de verruiging en de verstruweling van de duinen de afgelopen decennia moet het areaal geschikt biotoop voor de meeste woelmuissoorten zijn afgenomen. Begrazing door grote grazers heeft een negatief effect op populaties Noordse Woelmuis op Texel: deze soort vrijwel niet meer werd aangetroffen in door Hooglanders en pony's begraasde duinen (Boonman 2003). Bakker et al. (2003) vond een negatief verband tussen begrazing met koeien en talrijkheid van woelmuizen.

5 Conclusies en Discussie

5.1 Tapuit

De vragen die we aangaande de Tapuit hebben onderzocht zijn:

1. Zijn er indicaties dat er zich in de broedcyclus beperkingen voordoen die verband houden met een afnemende populatie en kunnen deze limitaties verklaard worden door procesveranderingen in de grijze duinen?
2. Is voedselbeschikbaarheid of het voedselaanbod verantwoordelijk voor het ontbreken van Tapuiten in gebieden die wat betreft landschap en vegetatie geschikt lijken voor de Tapuit?
3. Indien de grootste verschillen in het landschap en vegetatie blijken te liggen, welke zijn deze dan en hoe hangen ze samen met de VER-problematiek en hoe zou er met beheer op in te spelen zijn?

Aan de hand van de verkregen resultaten kunnen deze vragen beantwoord worden.

1. **Er zijn verschillende indicaties dat er nutriënten-limitaties optreden in de broedcyclus van de Tapuit.**

In de eerste plaats krijgen nestjongen uit tweede legfels ongeveer 50% van de hoeveelheden eiwit en vet als jongen van eerste legfels. Dit indiceert een gebrek aan prooien van voldoende abundantie en grootte in juni en juli. In sommige jaren is de Kleine Junikever bulkvoedsel, welke veel eiwit en vet bevat in vergelijking met kleine rupsen die gevoerd worden in afwezigheid van de kevers. Er zijn naast de Kleine Junikever momenteel geen andere bulksoorten van voldoende grootte die als alternatief kunnen dienen bij het grootbrengen van de tweede legfels. Kleine Junikevers zijn afhankelijk van overstuiving (Van Duinen et al. 2005) en jaarlijks sterk wisselende abundanties indiceren gebrekkige leefomstandigheden voor deze kever. Een gebrek aan grote prooien later in het seizoen is niet alleen een probleem voor Tapuiten, maar bemoeilijkt waarschijnlijk ook de ontwikkeling en overleving van (uitgevlogen) jonge vogels van bijvoorbeeld de Grauwe Klauwier, Koekoek (grote rupsen), Wulp, Veldleeuwerik en Boomleeuwerik. Bij de Tapuit recruteert van eerste legfels 25% van de jongen in de broedpopulatie, terwijl dit voor tweede legfels slechts 7% bedraagt. Van zangvogels is bekend dat schade die jongen oplopen in de groei- en ontwikkelingsperiode voor een belangrijk deel in het verdere leven niet meer goed te maken is.

In de tweede plaats kan de voedselkwaliteit een causale rol spelen bij het niet uitkomen van 25% van de gelegde eieren. De percentages niet uitgekomen eieren bij Tapuiten in de Kop van Noord-Holland en Drenthe liggen lager, hooguit tien procent. Er lijkt zich in de meest zuidelijke tapuitenpopulatie van Nederland een probleem voor te doen, welke noordelijker niet meer optreedt. Uit een eerste analyse komt naar voren dat alle niet uitgekomen eieren wel bevrucht zijn, maar daarna zijn afgestorven (bepaald met fluorescentiemicroscopie, ongepubliceerde data Stichting Bargerveen). De voedselkwaliteit lijkt beperkend: sommige afwijkingen aan afgestorven embryo's kunnen herleid worden tot aminozuurbreken, maar het precieze knelpunt is in de meerderheid van de gevallen nog onduidelijk. Er treedt een verminderde vitaliteit van wijfjes op, welke leidt tot bacteriële besmetting van de eileider, waardoor eidooiers al in de

eileider door bacteriën worden gekoloniseerd en de kiem doen afsterven. Ook treden embryonale afwijkingen op waarbij het amnionvlies zich ontwikkelt tot een dermis, waarin vervolgens ook veergroei plaatsvindt.

Het is vooralsnog onbekend of en in hoeverre andere duinvogels ook te maken hebben met hoge percentages niet uitkomende eieren. Echter, in het enige graspiepernest waarvan niet-uitgekomen eieren werden verzameld, bleek ook de afwijking van het amnionvlies voor te komen. De causale elementen die dit lage uitkomstpercentage veroorzaken zouden moeten worden vastgesteld om vervolgens te bepalen in hoeverre deze factoren voor het functioneren van het duinecosysteem bepalend zijn en een verklaring vormen voor het zuid-noord patroon van het verdwijnen van Tapuiten en Klauwieren uit de duinen.

2. **Voedselaanbod en –beschikbaarheid spelen een rol bij het ontbreken van de soort in ogenschijnlijk geschikte gebieden.**
3. **Ver-factoren en beheer hebben beide een sturende invloed.**

Met name verzuring en vermessing hebben vergrassing tot gevolg gehad, waardoor fauna, afhankelijk van grote temperatuursom en/of een droge, snel opwarmende bodem, achteruit is gegaan. Door middel van (begrazings-) beheer is de vegetatie vaak succesvol teruggedrongen en daardoor zijn de levensomstandigheden van thermofiele insecten hersteld.

Korte, open duingraslanden die er ogenschijnlijk vergelijkbaar uitzien, maar verschillen in het voorkomen van Tapuiten, verschillen tevens in de samenstelling van de (bodem)fauna. De bodemfauna is vooral minder divers op plekken waar Tapuiten niet meer voorkomen, waardoor er te weinig verschillende prooigroepen zouden kunnen zijn die elkaar achtereenvolgens in het menu van de Tapuit vervangen. Hierdoor is de continuïteit van voedsel voor de Tapuit gedurende het broedseizoen niet verzekerd. Een lage prooidichtheid in de vestigingsfase zou kunnen verklaren waarom Tapuiten zich niet opnieuw vestigen in deze duingebieden.

Duidelijk, maar nog niet gemeten, was ook het verschil in bodemcompactie tussen door Tapuiten bewoonde en onbewoonde terreinen. Een stevige bodem kan de zoektijd van Tapuiten dermate verlengen dat het voedselzoeken onrendabel wordt. Onafhankelijk van het voedselaanbod zal dit leiden tot het ontbreken van nieuwe vestigingen van tapuitenparen in het voorjaar. Een belangrijke sturende factor in de bodemcompactie is de begrazingsintensiteit met grote grazers (bv. Weaver & Dale 1978, Naeth et al 1990, Hamza & Anderson 2004), welke veel groter was in het door Tapuiten onbewoonde gebied. Een sterke bodemcompactie heeft ook voor andere soorten negatieve gevolgen, zoals lijsters, wulpen en een scala aan grondnestelende insecten (zoals bijen en wespen).

De ruimtelijke bedekking van hogere grassen als Duinriet *Calamagrostis epigejos* lijkt nihil te zijn in het sterk begraasde duingebied, terwijl deze meer opgeschoten, grazige vegetaties wel thuishoren in de kleinschalige landschapsheterogeniteit van de droge duinen. In dit soort vegetaties zwermen bijvoorbeeld Rozenkevers massaal: zo werden zwermende Rozenkevers wel waargenomen in onbegraasde delen, maar aan de andere kant van het prikkeldraad niet.

De hoogste diversiteit en de grootste abundantie van bodemfauna werd gevonden in de hogere grasvegetaties (Van Oosten et al. 2008). Juist dit soort vegetaties (van met name Duinriet) verdwijnen bij te intensieve begrazing. Voor beheer van de totale fauna van duingraslanden is het dus van groot belang niet alleen te focussen op een korte, open vegetatie, maar een korte zanderige vegetatie die afgewisseld wordt met grassige stukken.

Sterke begrazing is ook een beperkende factor voor sommige prooigroepen, zoals rupsen (Pöyry et al. 2004, Pöyry et al., 2005, Littlewood 2008). Ook broedgelegenheid voor grondbroedende zangvogels wordt door sterke begrazing er schaars; een voorbeeld is de Graspieper, welke ontbrak in de sterk begraasde delen.

Bovendien blijkt kleinschalige heterogeniteit *binnen* duingraslanden van belang te zijn voor verschillende groepen (Van Oosten et al. 2008). Zo worden *Tenebrionidae*-larven alleen gevonden aan de randen van stuifkuilen in het Duinsterretje-verbond. Rupsen worden alleen gevonden in de korte maar gesloten delen en larven van Kniptorren zowel in korte gesloten delen als meer verruigde delen (zij het dat de larven in de meer verruigde delen significant kleiner zijn –een vermoedelijk effect van een lagere temperatuursom dus tragere groei).

Het is evident dat de prooiaanbodverschillen tussen door Tapuiten bewoonde en onbewoonde gebieden verband houden met het ongelijklopen van ecosysteemprocessen die de abundantie en diversiteit van de faunalevensgemeenschap sturen. Omdat we verwachten dat het begrazingsregime hierin de belangrijkste parameter is, zal het juist gestarte begrazingsonderzoek hieromtrent belangrijke aanvullende gegevens opleveren. Tevens ligt met de notie dat het herstelbeheer zelf het belangrijkste knelpunt zou kunnen vormen ook een oplossing in het verschiet, namelijk een op de duinfauna gerichte optimalisatie van het begrazingsbeheer.

5.2 Grauwe Klauwier en Tapuit

De vragen die we aangaande de Grauwe Klauwier (en Tapuit) hebben onderzocht zijn:

1. Verschillen diëten tussen Grauwe Klauwier en Tapuit in functionele groepen?
2. Verklaaren verschillende ecologische eisen van belangrijke prooigroepen het verschil in abundantie tussen Grauwe Klauwier en Tapuit?
3. Kunnen eventuele verschillen in abundantie van belangrijke prooigroepen verklaard worden door landschappelijke veranderingen die samenhangen met de VER-problematiek?
4. Is overstuiving een sleutelfactor in de levenscyclus van worpletende prooien (naast Kleine Junikever)?

Aan de hand van de verkregen resultaten kunnen deze vragen beantwoord worden.

1. **De diëten vertonen gedeeltelijke overlap.** Vlinders en kevers vormen de belangrijkste prooien voor zowel Grauwe Klauwier als Tapuit. Door deze gedeeltelijke overlap is het waarschijnlijk dat beide soorten tegen dezelfde knelpunten aanlopen. Doordat ze iets andere habitatvoorkeuren hebben en hun menu aanvullen met prooien die ze niet of weinig gemeenschappelijk hebben, is het aannemelijk dat de soorten toch anders op knelpunten in het voedselaanbod reageren. Kortom, de Tapuit en Grauwe klauwier zijn als modelsoorten niet direct uitwisselbaar, maar de resultaten van één soort zijn, rekening houdend met de reeds opgedane kennis van ecologische eigenschappen van de ander, wel te extrapoleren ten behoeve van maatregelen voor herstel van de gehele levensgemeenschap.
2. **De abundantie van beide predatoren kan mede verklaard worden door verschillende ecologische eisen van prooigroepen.**
3. **VER-factoren sturen de verschillende abundantie van prooigroepen.** Door vergrassing van de kustduinen is het potentieel aantal bloeiende planten afgenomen (Weeda et al 1994, Kooijman & De Haan 1995). Bloembezoekende insecten die een substantieel deel uitmaken van het dieet van de Grauwe Klauwier zijn hierdoor zijn afgenomen (vlinders, Hymenoptera), waardoor het prooiaanbod voor Klauwieren vermald is. De bloemrijke graslanden waaruit Klauwieren van oudsher een belangrijk deel van hun voedsel onttrekken, vormen geen onderdeel van het foerageerhabitat van de Tapuit. In graslanden waar de grassen niet hoog zijn opgeschoten, kunnen Tapuiten voldoende voedsel vinden, omdat de bulkprooien voor deze soort merendeels rupsen en larven zijn welke

graswortels eten en waarvan de imago's niet afhankelijk zijn van bloeiende planten. Knelpunten voor worteleters van duingraslanden zijn het vochtiger microklimaat in doorgesloten vergraste terreinen en opbouw humus- en strooisellaag (verlaagde warmtesom).

De verschillen in dieet en foerageerhabitat, in combinatie met de effecten van vergrassing op het duinecosysteem, dragen dus gezamenlijk bij aan de verklaring waarom de Tapuit beter standhoudt in de duinen dan de Grauwe Klauwier.

Tevens kunnen we concluderen dat de Tapuit, nog meer dan de Grauwe Klauwier, een modelsoort is die afhankelijk is van herbivore en detritivore bodemfauna. Veranderingen in het bodemleven zijn naar verwachting goed te volgen aan de hand van de Tapuit, terwijl bij de Grauwe Klauwier de effecten van het minder divers worden van vegetaties en afname van dynamiek sterker doorwerken. Dat een minder gevoelige soort als de Tapuit (in vergelijking met de Grauwe Klauwier) nu toch ook sterk achteruitgaat, is een signaal dat de staat van instandhouding van karakteristieke duinfauna de laatste 25 jaar verder is verslechterd.

4. **Verstuiving lijkt voor andere belangrijke wortelende prooien dan de Kleine Junikever geen directe sleutelfactor in de levenscyclus te zijn.** Redynamisering van de duinen is van groot belang voor de Kleine Junikever, welke voor tal van insecteneters waarschijnlijk bulkvoedsel vormt. De andere bulksoorten zijn weinig gebaad bij overstuiving; voor hen is het belangrijker dat zich weinig humus opbouwt in de bodem en de bodem mede hierdoor goed gedraineerd en droog blijft. Vaak zijn dit pioniersituaties, omdat met dat er langere tijd vegetatie op een plek aanwezig is, de strooiselopbouw langzamer of sneller (afhankelijk van bodem pH) vorm zal krijgen. Redynamisatie is een heel goede maatregel om nieuwe pioniervegetaties tot stand te laten komen en hiermee zijn veel meer diersoorten dan de Kleine Junikever indirect toch afhankelijk van verstuingen in de duinen.

5.3 Blauwe Kiekendief

De vragen die we aangaande de Blauwe Kiekendief hebben onderzocht zijn:

1. Wat is het dieet van Blauwe Kiekendieven op de Waddeneilanden?
2. Hoe ontwikkelen de muizenpopulaties zich op de verruigende Waddeneilanden?
3. Wat is de vangbaarheid van muizen door Blauwe Kiekendieven in verruigde vegetaties en hoe is hier met beheer op in te spelen?

Aan de hand van de verkregen resultaten kunnen deze vragen beantwoord worden.

1. **Het dieet van Blauwe Kiekendieven ontbeert stapelvoedsel.**
2. **Muizenpopulaties lijken zich negatief te ontwikkelen op de Waddeneilanden.**
3. **Vangbaarheid van muizen en beheer van verruigde vegetatie vergt nader veldonderzoek**

De fauna van duinsystemen dreigt afgeknot te worden, doordat karakteristieke soorten die vooral van gewervelde prooien leven steeds schaarser worden; de Blauwe Kiekendief staat in dit rapport model voor deze groep. De prooilijst van de Blauwe Kiekendief beslaat een breed spectrum aan soorten. Tegenwoordig is door het ontbreken van een groot aanbod aan Konijnen, Fazanten, weidevogels en muizen de Blauwe Kiekendief vrijwel geheel aangewezen op incidentele jaren met een overvloedig muizenaanbod. Als daar dan geen sprake van is of de beschikbare muizen klein (Terschelling) of slecht vangbaar zijn, zijn de voedselomstandigheden niet toereikend. Zangvogels kunnen de verliezen in andere voedselbronnen niet compenseren.

De schommelingen in woelmuispopulaties zijn nu veel minder dan vroeger, toen piekjaren, daljaren en jaren van populatieopbouw elkaar in een 3- of 4-jarige cyclus afwisselden. De oorzaken hiervoor zijn terug te voeren op het veranderde habitat

door VER-factoren en begrazing, maar kennis over het precieze achterliggende proces ontbreekt nog en zou dringend onderzocht moeten worden.

De hypothese is dat in de monotoon verruigde duingraslandvegetaties de muizenpopulaties geen sterke populatieopbouw en dus geen piekjaren hebben, doordat ze gelimiteerd worden door een combinatie van voedselhoeveelheid, kwaliteit en variëteit. Muizen die er voorkomen zijn vermoedelijk minder goed vangbaar voor predatoren vanwege verstruweling en dragen dus weinig bij in het instandhouden van predatorpopulaties. Wanneer in vergraste vegetaties grote grazers worden ingezet om de verruiging terug te dringen, heeft dit een sterke negatieve invloed op de muizenstand. In sterk begraasde duingebieden kunnen sommige muizensoorten, zoals de Noordse Woelmuis en Aardmuis geheel verdwijnen; de verspreiding van de dieren volgt precies de grenzen van het begrazingsgebied. In de duinen komt uit het foerageergedrag van jagende mannen van de Blauwe Kiekendief een sterke voorkeur voor onbegraasde duinvegetaties naar voren, wat indiceert dat de negatieve relatie tussen begrazing en aantallen woelmuizen ook op predatoren een grote invloed heeft.

Om droge duinen geschikt te maken voor muizenjagers als Blauwe Kiekendief, maar ook Velduil en Torenavalk, is het essentieel dat de relatie tussen verruiging, grazers en muizen nader onderzocht wordt. Bekker (2007) stelt dat in relatie tot het te voeren beheer op Texel 'niets doen' een significant positief effect heeft op het voorkomen van de Noordse Woelmuis (afgezet tegen de beheersvormen 'maaien' en 'begrazen'). Het is wenselijk om de effecten van type, timing en duur van begrazing te onderzoeken, op alle muizensoorten en bij voorkeur ook op andere potentiële prooien waaronder Konijn. Om inzicht te krijgen in de populatieontwikkelingen van muizen in verschillende habitats is het raadzaam "Waddenbreed" een muizencensus op te starten. Voor sommige eilanden (Ameland, Texel, Vlieland) bestaat reeds historisch referentiemateriaal.

6 Beheer

De aanbevelingen voor beheer, voortkomend uit dit onderzoek:

1. Richt het landschapsbeheer niet alleen op 'korte open vegetatie'.
 2. Richt het beheer ook op heterogeniteit binnen duingraslanden.
 3. Richt het beheer minder / geen GVE wanneer veel Konijnen.
 4. Richt het beheer op bloeiende kruiden.
 5. Richt het beheer op humuslaag/strooiselpakket.
 6. Richt het beheer op relatie verruiging, grazers en (woel) muizen.
-
1. **Richt het beheer landschap droge middenduinen niet alleen op 'korte open vegetatie'**. Het verdient sterk de aanbeveling duingraslanden van de grijze duinen (zoals de Helmduinen) afwisselender te gaan beheren door ruimtelijke of temporele verschillen in begrazingsintensiteit (Fuhlendorf and Engle 2001). Door het integraal in begrazing nemen van de Helmduinen is de landschappelijke heterogeniteit waarschijnlijk in eerste instantie toegenomen (doordat monotone vergrassing werd tegengegaan), maar vervolgens genivelleerd door te intensieve begrazing: het ontstaan van een 'golfbaan' met hier en daar een struweel. Van Oosten et al. (2008) laten zien dat de hoogste fauna abundantie en soortenrijkdom in plaggen werd aangetroffen uit vergraste delen. Door te intensieve begrazing verdwijnen deze vergraste delen, die wel degelijk in het duinlandschap thuishoren, en daarmee de entomofauna die van dit vegetatietype afhankelijk is. Bovendien broeden verschillende vogelsoorten (zoals Graspieper) in hoger gras. Beheersvormen die landschappelijke heterogeniteit kunnen bevorderen zijn bijvoorbeeld (1) in cycli van drie jaar elk jaar een ander deel begrazen of (2) wisselende begrazingsintensiteit tussen deelgebieden van een terrein (Morris 2000, WallisDeVries et al. 2002, Pöyry et al. 2004). Zodoende worden aan eisen van zowel specialisten als generalisten in een terrein voldaan (Fuhlendorf and Engle 2001).
 2. **Richt het beheer ook op heterogeniteit binnen duingraslanden.** Door vergrassing en daaropvolgend (te) intensief beheer is kleinschalige heterogeniteit verdwenen. Kleinschalige heterogeniteit wordt in dit onderzoek gezien als heterogeniteit 'op de vierkante meter'. Juist dit soort habitatheterogeniteit is voor kleine, ectotherme ongewervelden van levensbelang (Dobkin et al. 1987). Uit onderzoek naar entomofauna in kalkrijke duinen komt naar voren dat vegetatie- en structuurverschillen binnen een droog duingrasland bijdragen aan faunadiversiteit: zo blijken *Tenebrionidae* alleen aan de randen van stuifkuilen voor te komen en rupsen alleen in korte vegetatie (Van Oosten et al. 2008). Ook zijn hoger opgeschoten grassige delen van belang, niet alleen op landschapsschaal: juist in *patches* van Duinriet in duingraslanden zwermen Rozenkevers massaal. Deze soort legt eieren in korte vegetatie en is dus afhankelijk van beide vegetatietypen, die naast elkaar moeten voorkomen. Omdat Grauwe Klauwier en Tapuit afhankelijk zijn van prooien die (gedeeltelijk) in verschillende habitats voorkomen, zijn ook predatoren afhankelijk van heterogeniteit, zowel 'op de vierkante meter' als op landschapsschaal. Uit dit onderzoek komt naar voren dat een droog duingrasland idealiter vier vegetatietypen bevat waarin de prooien van Grauwe Klauwier en Tapuit kunnen voorkomen: (1) lokale stuifkuilen of zandige plekken, (2) een kort duingrasland, (3) een langgrazig stukje Duinriet en (4) een bloemenrijk stuk. Zandige plekken kunnen bewerkstelligd worden door lokale

vergravingen of plaggen (zie punt 5) wanneer de Konijnenpopulatie laag is. Een afwisseling van lage en korte vegetaties in het duingrasland kan bereikt worden door hetzij maaien van kleine stukken, hetzij zeer extensieve begrazing en hetzij, idealiter, door Konijnenbegrazing.

3. **Richt het beheer minder / geen GVE wanneer veel Konijnen.** Begrazingsbeheer moet zeer extensief zijn bij een hoge Konijnendichtheid: bodembewonende grote insecten (als larven van Rozenkevers) zijn waarschijnlijk gevoelig voor bodemcompactie. Compactie treedt op bij te intensieve begrazing. Het verdient sterk aanbeveling om, wanneer de Konijnenpopulatie op peil is, de aantallen GVE sterk te reduceren: de Konijnen houden de vegetatie in toom en dragen door hun graasgedrag sterk bij aan kleinschalige terreinheterogeniteit die met grote grazers niet bereikt kan worden. Bovendien treedt bodemcompactie bij Konijnen niet op.
4. **Richt het beheer op bloeiende kruiden.** Uit de verschillen in dieet van Grauwe Klauwieren en Tapuiten komt naar voren dat Grauwe Klauwieren afhankelijk zijn van bloembezoekende, grote insecten. Wanneer bloeiende kruiden verdwijnen bij vergrassing, verdwijnen deze insecten. Grote insecten die niet van bloeiende kruiden afhankelijk zijn blijven voorkomen, mits de grassen kort worden gehouden door Konijnenbegrazing. Nectarrijke kruiden als Slangenkruid *Echium vulgare* en verschillende distelsoorten *Carduus sp.* groeien met name op wat verstoorde, zandig ruderaal terreinen in de droge duinen. Aanwezigheid van deze soorten is essentieel voor bloembezoekende insecten (vlinders, hommels, bijen). Omdat het door middel van beheer terugwinnen van bloemrijke duingraslanden een langetermijn oplossing vormt voor insecten (en hun predatoren), is het op korte termijn van groot belang dat deze ruderaal plantensoorten aanwezig zijn aan de door (menselijke betreding) verstoorde randen van paden. Zo kunnen populaties van insecten (en hun predatoren) in stand gehouden worden totdat bloemrijke duingraslanden hersteld zijn.
5. **Richt het beheer op humuslaag/strooiselpakket.** Om optimale leefomstandigheden te creëren voor bepaalde duinfauna is het van belang om beheer niet alleen te richten op een 'korte en open vegetatie', maar ook op het tegengaan van de onderliggende humuslaag/strooisellaag. Door de opbouw van deze lagen wordt de bodem vochtiger en koeler, terwijl veel insectensoorten van duingraslanden afhankelijk zijn van zanderige, warme en goed gedraineerde bodems (bijvoorbeeld de Rozenkever). Door begrazingsbeheer en maaien wordt de vegetatiehoogte kleiner, maar zal het lang duren voordat de humuslaag is uitgespoeld en de strooisellaag is afgebroken. Het verdient sterk aanbeveling om in vergraste terreindelen met een strooisellaag en een humuslaag naast begrazing ook smalle strips te plaggen tot het minerale zand. Plaggen moet volgens het 'visgraat-patroon' gebeuren, zoals op de Strabrechtse Heide wordt toegepast (Vogels & Smits, 2009). (Een deel van) het geplagde terrein wordt vervolgens uitgerasterd voor het vee. Zo wordt voorkomen dat de nestelgangen van bijen kapot getrapt worden en dat vegetatieontwikkeling op deze zanderige strips (te) verstoord raakt door het vee. Plaggen van verruigde graslanden naast door Konijnen kort gehouden duingraslanden boekt naar aanname duurzamer resultaat vanwege de te verwachten begrazing door de naburige Konijnen. Naast het afgraven van de strooisellaag door plaggen kan de vegetatie ook aangepakt worden door intensieve en grootschalige overstuiving. De verwachting is dat wanneer de ongewenste vegetatie begraven is onder een enkele decimeters dikke zandlaag, de successie opnieuw begint en de dikke strooisellaag geen belemmering vormt op lange termijn –mits plantengroei door extensieve begrazing of konijnenbegrazing wordt geremd.

6. **Richt het beheer op relatie verruiging, grazers en muizen.** Enerzijds blijkt uit de literatuur een negatief verband tussen aanwezigheid van grote grazers en de aantallen (woel) muizen in een terrein. Anderzijds leidt verruiging van duingraslanden tot verslechtering van muizenhabitat en een sterk afnemende populatie muizeneters (bijvoorbeeld Torenvalken: Ommering & Verstrael, 1987). Dus zowel 'niets doen' (hoge grasvlakten) als overmatig begrazen ('golfbanen') leidt tot afname van de muizen aantallen. De ontwikkeling van muizenpopulaties als gevolg van begrazing was negatief; zowel het aantal soorten als de aantallen nemen af. De overgebleven struwelen zijn als refugium gaan fungeren. Het vermoeden is dat als de vegetatie na bijvoorbeeld maaien weer opgroeit, de muizenpopulaties worden aangevuld uit opgaand terrein in de omgeving. Op gemaaid terrein van grotere oppervlakte lijkt deze immigratie beperkt te blijven tot een randzone van ca. 50 meter van bos en struweel. Er kon geen verschil worden gevonden tussen terreinen die jaarlijks of om de 2/3 jaar worden gemaaid. Tussen duingraslanden die wel en niet gemaaid worden kon, als de begroeiing hoog was, geen verschil worden gevonden in aantallen en soorten muizen. Begrazing dient uitgebalanceerd plaats te vinden en indien nodig bijgesteld te worden wanneer te intensief of juist te extensief. Een aantal maatregelen kunnen muizenhabitat verbeteren; te denk valt aan: (a) zeer extensieve begrazing, (b) wisselende begrazingsintensiteit tussen deelgebieden van een terrein (zoals besproken onder punt 1). Vervolgonderzoek zou meer en preciezer handvatten moeten leveren voor muis en roofdier vriendelijk duinbeheer.

Literatuur

- Amar A., Redpath S & Thirgoood S (2002). Evidence for food limitation in the declining hen harrier population on the Orkney Islands, Scotland. *Biological Conservation* 111: 377-384.
- Amar A., Picozzi N., Meek E. Redpath S.M. & Lambin X. (2005). Decline of the Orkney hen harrier *Circus cyaneus* population: do changes to demographic parameters and mating system fit a declining food hypothesis? *Bird Study* 52: 18-24.
- Ampe C., Ngugi N.M. & Langohr R. (2002). Impact of recently introduced large herbivores on soil properties of coastal dune soils of the "Westhoek" Nature Reserve, Belgium, in: Veloso-Gomes, F. et al. (Ed.) (2002). *Littoral 2002: 6th International Symposium Posters: a multi-disciplinary Symposium on Coastal Zone Research, Management and Planning, Porto, 22-26 September 2002: volume 3*. pp. 433-438
- Arroyo B, Leckie F., Amar A., Aspinall D., McCluskie A. & Redpath S. (2004). Habitat use and range management on priority areas for Hen Harriers: 2003 Report. Report to Scottish Natural Heritage.
- Baeyens G. & Martínez M.L. (2004). Animal life in sand dunes: from exploitation and protection 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.
- Bakker T.W.M., Klijn J.A. & Van Zadelhoff F.J. (1979). *Duinen en duinvalleien: Een landschapsecologische Studie van het Nederlandse duingebied*. Pudoc, Wageningen.
- Bakker E.S., H. Olff, M. Boekhoff, J.M. Gleichman & F. Berendse (2003). Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. Proefschrift Wageningen Universiteit, Wageningen.
- Beemster, N. & Dijkstra C. (1991). Roofvogels in de Nederlandse wetlands variaties in voedselaanbod: woelmuizen. Voortgangsrapport 1989-1990. Rapport 1991-21, Rijkswaterstaat Directie Flevoland, Lelystad.
- Bekker D.L. (2007). Onderzoek naar de relatie beheer - woelmuizen - blauwe kiekendieven en velduilen op Texel. VZZ rapport 2007.002. Zoogdiervereniging VZZ, Arnhem.
- Berg B. & Matzner E. (1997) Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environ. Rev.* 5: 1-25
- Beusink P., Nijssen M, Van Duinen G.J. & Esselink H. (2003) Broed- en voedsel生态学 van Grauwe Klauwieren in intacte kustduinen bij Skagen, Denemarken. Rapport Stichting Bargerveen, Nijmegen.
- Bond K.G.M. & Gittings T. (2008). Database of Irish Lepidoptera. 1 - Macrohabitats, microsites and traits of Noctuidae and butterflies. *Irish Wildlife Manuals*, No. 35. National Parks and Wildlife Service, Department of the Environment, Heritage and Local Government, Dublin, Ireland.

- Boonman M. (2003). De Noordse Woelmuis in natte duinvalleien op Texel. VZZ Rapportnummer 2003-36. Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Arnhem en Bureau Natuurbalans - Limens Divergens BV, Nijmegen.
- Boonman M. (2005). Hoe houdt de Noordse Woelmuis stand op Texel? Zoogdier 16: 3-7
- Bonte D., Baert L. & Maelfait J.-P. (2002). Spider Assemblage Structure and Stability in a Heterogeneous Coastal Dune System (Belgium) *Journal of Arachnology* 30: 331-343
- Bos F., Bosveld M. & Groenendijk D. (2006). Nederlandse Fauna deel 7: De dagvlinders van Nederland. Uitgave: Leiden, Nationaal Natuurhistorisch Museum, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland. 348 pp.
- Boxman A.W., Van der Ven P.J.M. & Roelofs J.G.M. (1998). Ecosystem recovery after a decrease in nitrogen input to a Scots pine stand at Ysselsteyn, the Netherlands. *Forest Ecology and Management* 101: 155-163
- Brakman P.J. (1966). Lijst van Coleoptera uit Nederland en het omliggend gebied. *Monographieën van de Nederlandsche Entomologische Vereeniging* 2: ix, 1-219)
- Broekhuizen S., Hoekstra B., Van Laar V., Smeenk C. & Thissen J.B.M. (1994). Atlas van de Nederlandse zoogdieren. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische vereniging, Utrecht.
- 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
- Conrad K.F., Woiwod I.P., Parsons M., Fox R. & Warren M.S. (2004). Long-term population trends in widespread British moths. *Journal of Insect Conservation* 8: 119-136
- Cuppen J.G.M. & Drost B. (2005). Entomofauna van Texel. *Entomologische Berichten* 65: 70-89
- De Boer P. & O. Klaassen (2007) Minder blauw op de Wadden: achtergronden van de afname van Blauwe Kiekendieven op Ameland en Terschelling. *Limosa* 80: 129-138
- De Boer P., Klaassen O. & Dijkzen L. (2008). Blauwe Kiekendieven op de Waddeneilanden in 2007. SOVON-onderzoeksrapport 2008/08. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- De Bruyn G.J. (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.
- De Prins W. O. (1998). Systematic Catalogue of the Lepidoptera of Belgium. — Studiedocumenten van het K.B.I.N. 92: 1-236.
- Dietze R. (2004). Rote Liste der Schnellkäfer (Coleoptera: Elateridae) des Landes Sachsen-Anhalt. In: Rote Listen Sachsen-Anhalt. *Berichte des Landesamtes fuer Umweltschutz Sachsen-Anhalt* 39: 318-322
- Dijkzen L. (2005). Vergrassing, muizen, Blauwe Kiekendieven en Velduilen, hoe zit het nu eigenlijk? *De Skor* 5: 186-189.
- Doing H. (1988). *Landschapsecologie van de nederlandse kust.* Stichting Duinbehoud, Stichting Publikatiefonds Duinen, Leiden.

- Dobkin D.S., Olivieri I. & Ehrlich P.R. (1987). Rainfall and the interaction of microclimate with larval resources in the population dynamics of checkerspot butterflies (*Euphydryas editha*) inhabiting serpentine grassland. *Oecologia* 71: 161-166.
- Endedijk G.J & Roos R.J. (1980). Habitatkeuze en concurrentie bij de Bosmuis, Dwergmuis en Noordse Woelmuis op Texel en Vlieland. Doctoraalverslag Vrije Universiteit Amsterdam.
- Fenton F.A. (1926). Observations on the biology of *Melanotus communis* and *Melanotus pilosus*. *Journal of Economic Entomology* 19: 502-504
- Franzén M. & Johannesson M. (2007). Predicting extinction risk of butterflies and moths (Macrolepidoptera) from distribution patterns and species characteristics. *J Insect Conserv* 11:367-390
- Fuhlendorf S.D. & Engle D.M. (2001) Restoring heterogeneity on rangelands: ecosystem management based on evolutionary grazing patterns. *Bioscience* 51:625-632
- Hamza M.A. & Anderson W.K. (2005) Soil compaction in cropping systems: A review of the nature, causes and possible solutions. *Soil and Tillage Research* 82: 121-145
- Howe H.F., Zorn-Arnold B, Sullivan A. & Brown J.S. (2006). Massive and distinctive effects of Meadow voles on grassland vegetation. *Ecology* 87: 3007-3013.
- Hustings F. & Vergeer J.-W. (red.) SOVON Vogelonderzoek Nederland (2002). Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000. Leiden, Nationaal Natuurhistorisch Museum, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland.
- Kleukers R., Van Nieukerken E., Odé B., Willemse L. & Van Wingerden W. (1997). De Sprinkhanen en Krekels van Nederland (Orthoptera). Leiden, Nationaal Natuurhistorisch Museum, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland.
- Klaassen O., De Boer P., Van den Bremer L. & Dijkse L. (2008). Blauwe Kiekendieven op de Waddeneilanden in 2008. SOVON-onderzoeksrapport 2009/04. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Klaassen O., Dijkse L., De Boer P., Willems F., Foppen R. & Oosterbeek K. (2006). Meer Blauw op de Wadden! Broedsucces, voedsel生态学 en dispersie van de Blauwe Kiekendief op de Waddeneilanden in 2004-2006. SOVON-onderzoeksrapport 2006/15. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Koelman R.M. (2006). Huisspitsmuis nieuw op Ameland. *Zoogdier* 17: 12-13
- Kooijman A.M. & De Haan M.W.A. (1995). Grazing as a measure against 'grass-encroachment' in the dry dune grasslands of 'Het Zwanenwater', The Netherlands: effects on vegetation and soil. *J. Coast. Conserv.* 1: 127-134.
- 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
- 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.
- Krol J. (1996). Muizencensus Ameland, periode 1992-1995. Voortgangsverslag. Natuurmuseum Ameland, Nes.

- La Haye M. & De Jong J. (2003). De Veldmuis nu ook op Schiermonnikoog. *Zoogdier* 14: 22-24.
- La Haye M. & J.M. Drees (2004). Beschermingsplan Noordse Woelmuis. Ministerie LNV, Directie Natuur, Den Haag.
- Laughlin, R. (1957). Biology and ecology of the garden chafer, *Phyllopertha horticola* (L.). III. The growth of the larva. *Bull. ent. Res.* 48: 127-154.
- Laughlin R. (1964). Biology and ecology of the garden chafer, *Phyllopertha horticola* (L.). VIII. Temperature and larval growth. *Bull. ent. Res.* 54: 745-759.
- Lindroth R.L., Klein K.A., Hemming J.D.C. & Feuker A.M. (1997). Variation in temperature and dietary nitrogen affect performance of the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) *Physiological Entomology* 22, 55-64
- Littlewood N.A. (2008). Grazing impacts on moth diversity and abundance on a Scottish upland estate. *Insect Conservation and Diversity* 1: 151-160
- Lof M. (2000). Een leeftijdsgestructureerd populatiemodel om het aantallenverloop van de Blauwe Kiekendief *Circus cyaneus* te verklaren. Wageningen.
- Marshall J.K. (1965). *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. as a Model for the *Ammophila* Problem. *The Journal of Ecology* 53: 447-463
- Mattila N., Kaitala V., Komonen A., Kotiaho J.S. & Päävinen J. (2006). Ecological determinants of distribution decline and risk of extinction in moths, *Conservation Biology* 20: 1161–1168
- Mattila N., Kotiaho J.S., Kaitala V. & Komonen A. (2008). The use of ecological traits in extinction risk assessments: A case study on geometrid moths. [Biological Conservation](#) 141: 2322-2328
- Milne A. (1964) Biology and ecology of the garden chafer, *Phyllopertha horticola* (L.). IX.—Spatial distribution. *Bulletin of Entomological Research* 54: 761-795
- Milchunas D.G. & Lauenroth W.K. (1993). Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments *Ecological Monographs* 63: 328-366
- Millon A., Bourrioux J.-L., Riols C. & Bretagnolle V. (2002). Comparative breeding biology of Hen Harrier and Montagu's Harrier. *Ibis* 144: 94-105.
- Moreno J. (1989). Energetic constraints on uniparental incubation in the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ardea* 77: 107-115.
- Morris M.G. (2000). The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation* 95: 129-142.
- Mulder J.L. (2000). De vos in Meijendel en Berkheide. Rapport Duinwaterbedrijf Zuid-Holland. 145 pp.
- Mulder J.L. (2005). Vossenonderzoek in de duinstreek van 1979 tot 2000. VZZ rapport 2005.72 Zoogdierverseniging VZZ, Arnhem
- Nadelhoffer K.J. (2000). The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytol.* 147: 131-139
- Naeth M.A., Pluth D.J., Chanasyk D.S., Bailey A.W. & Fedkenheuer A.W. (1990). Soil compacting impacts of grazing in mixed prairie and fescue grassland ecosystems of Alberta. *Canadian Journal of Soil Science* 70: 157-167

- Näsholm & Ericsson (1990). Seasonal changes in amino acids, protein and total nitrogen in needles of fertilized Scots Pine trees. *Tree Physiology* 6: 267-281
- Nieuwerkerken, E.J. van & Loon A.J. van (1995). Biodiversiteit in Nederland. Nationaal Natuurhistorisch Museum & KNNV-Uitgeverij, Leiden. 208 p.
- Pöyry J., Lindgren S., Salminen J. & Kuussaari M. (2004). Restoration of butterfly and moth communities in semi-natural grasslands by cattle grazing. *Ecological Applications*, 14, 1656–1670.
- Pöyry J., Lindgren S., Salminen J. & Kuussaari M. (2005). Responses of butterfly and moth species to restored cattle grazing in semi-natural grasslands. *Biological Conservation* 122: 465–478.
- Pöyry J., Luoto M., Paukkunen J., Pykälä J., Raatikainen K. & Kuussaari M. (2006). Different responses of plants and herbivore insects to a gradient of vegetation height: an indicator of the vertebrate grazing intensity and successional age. *Oikos* 115: 401–412.
- Ranwell D.S. (1972). *Ecology of salt marshes and sand dunes*. London: Chapman & Hall, 1972.
- Redpath S.M., Thirgood S.J. & Clarke R. (2002). Field vole *Microtus agrestis* abundance and hen harrier *Circus cyaneus* diet and breeding in Scotland. *Ibis* 144: 33-38.
- Ritcher P.O. (1958). Biology of Scarabaeidae. *Annu. Rev. Entomol.* 3: 311-334.
- UK Biodiversity Group Tranche 2 Action Plans (1999). Volume IV: Invertebrates, Tranche 2, Vol IV, p. 107
- Schipper W.J.A. (1973). A comparison of prey selection in sympatric Harriers (*Circus*) in Western Europe. *Gerfaut* 63: 17-120
- Sheppard C.A. & Friedman S. (2004). Effect of dietary nitrogen on gypsy moth larval nutritional indices, development and lipid content. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 64: 269-280
- Siepel H. (1990). The influence of management on food size in the menu of insectivorous animals. *Proc. Exp. & Appl. Ent.* 1: 69-74
- Simmons R.E. (2000). *Harriers of the world. Their behaviour and ecology*. Oxford University Press Inc., New York.
- Slansky F. Jr. (1993). Nutritional ecology: the fundamental quest for nutrients. Pp. 29–91 in N. E. Stamp and T. M. Casey (eds.). *Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Stuurgroep Avifauna Schiermonnikoog (2005). *Vogels van Schiermonnikoog*. Uitgeverij Uniepers, Abcoude.
- Van der Beek M. (2009). *What's on the menu? Rapport Masterstage*. Stichting Bargerveen/Radboud Universiteit Nijmegen.
- Van Duinen G.A., Beusink P., Nijssen M. & Esselink H. (2004). Broed- en voedsel ecologie van de Grauwe Klauwier in intacte kustduinen – De Kleine Junikever als schakel in het voedselweb. Rapport Stichting Bargerveen, Nijmegen.

Van Oosten H., Van Turnhout C., Beusink P., Majoor F., Hendriks K., Geertsma M., Van den Burg A., & Esselink H. (2008). Broed- en voedsel­ecologie van Tapuit: Opstap naar herstel van de faunadiversiteit in de Nederlandse kustduinen. Rapport Stichting Bargerveen / Radboud Universiteit, Nijmegen en SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

Van der Vliet F. (1994). Muizen en beheer van duingrasland in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Rapport Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht, 41 pp.

Van Der Wal C.A., Keizer C. & Van Wieren S.E. (1999). Een kwart eeuw Blauwe Kiekendief *Circus cyaneus* op Schiermonnikoog. *Limosa* 72: 11-21.

Versluijs R. (2008). Voedsel­ecologie van de Tapuit. Afstudeerscriptie, Hogeschool Larenstein and Stichting Bargerveen, The Netherlands.

Versluys M., Engelmoer H., Blok D. & Van der Wal R. (1997). Vogels van Ameland. Friese Pers Boekerij, Leeuwarden

Vertegaal C.T.M., Louman E.G.M., Bakker T.W.M. & Van der Meulen, F. (1991). Monitoring van effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiering in open droge duinen, Prae-advies. Deskundigenteam EGM verzuring droge duinen, Bureau Duin en Kust, Leiden.

Vogels J. & Smits J. (2009). Fauna gericht beheer op de Strabrechtse Heide. *De Levende Natuur* 110: 130-133

Wadsworth S.M. (1952). The Garden Chafer on grassland in the south-west: survey and control trials, 1950 and 1951. *Plant Pathology* 1: 132 – 133

WallisDeVries M.F., Poschlod P. & Willems J.H. (2002). Challenges for the conservation of calcareous grasslands in Northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation* 104: 265-273

Weaver T. & Dale D. (1978). Trampling Effects of Hikers, Motorcycles and Horses in Meadows and Forests. *Journal of Applied Ecology* 15: 451-457

Weeda E. J., Westra R., Westra C. & Westra T. (1994). Nederlandse oecologische flora 5. IVN, Amsterdam.

Weiss S.B., White R.R., Murphy D.D. & Ehrlich P.R. (1987). Growth and dispersal of larvae of the checkerspot butterfly *Euphydryas editha*. *Oikos* 50: 161-166

Weisz M. (1984). Concurrentie tussen veldmuis en bosmuis. Doctoraalverslag Rijksuniversiteit voor Natuurbeheer. Leersum.