

vooronderzoek

Insecten als spil voor zangvogel- diversiteit in open droge duinen



vooronderzoek

Insecten als spil voor zangvogeldiversiteit in open droge duinen

Herman van Oosten

Wijze van citeren

Van Oosten H.H. 2019. Vooronderzoek insecten als spil voor zangvogeldiversiteit van open droge duinen. Oenanthe Ecologie, Wageningen.

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

Overname van gegevens uit dit rapport is uitsluitend toegestaan met bronvermelding

Inhoudsopgave

Conclusies en vervolgstappen	4
Inleiding	5
Aanpak en resultaten	6
Aantallen nesten, legselgrootte en nestsucces	7
Voedselonderzoek	
graspieper en koekoek	8
roodborsttapuit	12
Lichaamsconditie nestjongen	15
Insectenbemonsteringen	16
Insectenabundantie 2018-2019	21
Conditie nestjongen 2015-2019	23
Discussie	24
Literatuur	28

Conclusies en vervolgstappen

Hoe flexibel zijn vogels wat hun insectenvoedsel betreft en verklaren verschillen in voedsel waarom de aantallen vogels in sommige terreindelen groter zijn dan in andere? Het is de wens om op dit soort vragen antwoorden te formuleren, zodat het belang van insecten voor de vogels van het open, droge duin beter bekend wordt.

Insecten vormen de basis van een ecosysteem. Over insecten wordt veel geschreven en nog meer gepraat, maar velddata zijn schaars. Zo is nauwelijks bekend waarom insecten afnemen, maar het is waarschijnlijk dat de overvloedige neerslag van stikstof een belangrijke rol speelt. De afname van insecten is een urgent thema in natuurbescherming en –beheer, en vindt als zodanig weerklank in de landelijke politiek. Ook om stikstof is veel te doen, zoals erkend (en ondervonden) door de landelijke overheid.

Het onderhavige rapport doet verslag van het eerste onderzoeksjaar waarin wordt onderzocht welke rol insecten spelen bij het vóórkomen van insectenetende vogels in open, droge duinen. Voor het eerst worden insectenaanbod, dieet van nestjongen van twee zangvogels en conditie van de nestjongen hand in hand onderzocht in twee terreinen met elk een andere insectenfauna. De belangrijkste resultaten van dit eerste onderzoeksjaar zijn:

1. De insectenfauna verschilt sterk tussen de beide terreinen (duinen bij Wimmenum en het Vogelduin bij Castricum), maar de aantallen insecten zijn grofweg hetzelfde.
2. Graspiepers en roodborsttapuiten maken ieder van een ander deel van de insectenfauna gebruik: ze voeren hun jongen met ander prooiën. Er zijn indicaties dat rupsen een belangrijke, geprefereerde prooi zijn.
3. Jongen van koekoeken, de grootste insectivore vogel van de duinen, werden pas in juli in nesten van graspiepers aangetroffen. Dit is erg laat. Uit literatuur komt naar voren dat eileg wordt gestuurd door aanwezigheid voldoende voedsel: mogelijk is voedsel een knelpunt voor koekoeken en zijn er pas later in de zomer voldoende rupsen beschikbaar voor koekoeken.
4. Het aandeel succesvolle nesten bij roodborsttapuiten is bijna drie keer zo groot in terrein Wimmenum als in terrein Vogelduin. De relatie met lokale insectenfauna of met het aantal nestpredatoren is nog niet duidelijk.
5. De aantallen insecten in het Vogelduin waren in 2018 veel hoger dan in 2019. Onder andere waren rozenkevers, een normaliter belangrijke prooi voor insectenetters, zeer schaars in 2019.
6. Een belangrijke vervolgvraag voor de komende jaren is in hoeverre deze variatie in insectenaantallen weerslag heeft op de aantallen vogels, hun nestsucces en andere broedbiologische parameters.

Voor een beter begrip van het belang van insecten voor een ecosysteem en, meer in detail, voor een beter begrip tussen aantallen insecten en zangvogels is het noodzakelijk de geledpotigenbemonsteringen gedurende enkele jaren te continueren, tegelijk met nestonderzoek aan insectenetende vogels.

Inleiding

Insecten vormen een van de belangrijkste pijlers van een ecosysteem. Ze staan aan de basis van het voorkomen van insectenetende vogels en bepalen de aantallen broedparen van die vogels en het nestsucces. De bewijzen voor een sterke afname van insecten stapelen zich op (Hallmann et al. 2017) en het is waarschijnlijk dat insectivore vogels gevolgen ondervinden van deze afname. Ongetwijfeld zal de insectenfauna in de droge duinen ook zijn veranderd, omdat duingraslanden onder druk staan van een aantal factoren. Door overvloedige stikstopdepositie verandert onder andere de vegetatiestructuur en de plantendiversiteit, en door afname van het konijn wordt de doorgroeiende vegetatie niet langer kort begraasd. Om de wegvallende konijnbegrazing op te vangen zijn grazers als runderen en paarden ingeschaard als beheervorm. Omdat deze dieren anders grazen dan konijnen en door hun massa een ander effect hebben op de vegetatie dan konijnen, zal de insectengemeenschap niet hetzelfde zijn als onder konijnenbegrazing (zie voor een review van knelpunten voor duinvogels Van Oosten & Van den Burg 2016). Daarnaast kunnen door klimaatveranderingen (temperatuur, neerslag) 'mismatches' ontstaan waardoor bepaalde prooiinsecten niet meer beschikbaar zijn voor zangvogels, omdat deze insecten eerder in het jaar gaan vliegen dan de insectenetters gaan broeden.

Kortom, de insectenfauna is aan sterke veranderingen onderhevig, ook in de droge duinen, en deze veranderingen hebben waarschijnlijk grote gevolgen voor insectenetters. De vraag is welke rol insecten spelen in het ecosysteem van droge duinen en hoe insectenetende vogels beïnvloed worden door biomassa van insecten en de diversiteit aan insecten. Kennis over de relatie van aantallen insecten en insectendiversiteit met zangvogels is niet goed ontwikkeld, zeker niet bij vogels die hun nesten in de kruidlaag of struweel maken.

Het is goed mogelijk dat vogels met een overeenkomende ecologie, bijvoorbeeld grondbroeder én insectivoor, toch verschillen in aantallen omdat, ondermeer, hun dieet wat anders zal zijn, zoals dat het geval lijkt te zijn voor graspieper en roodborsttapuit (Van Oosten 2016b). Door diëten te bepalen kan inzichtelijk worden hoe de verschillende vogelsoorten op verschillende manieren gebruik maken van insecten. Van diëten is erg weinig bekend, en dus ook niet in hoeverre vogelsoorten hun jongen kunnen doen uitvliegen in een goede lichaamsconditie met een wisselend insectenaanbod wat soortensamenstelling betreft. Zo weten we van tapuiten dat hun jongen met name rozenkevers, ritnaalden en rupsen gevoerd krijgen. Maar kunnen andere prooien als vervangende prooi dienen in jaren wanneer een van deze geprefereerde prooien afwezig is? Hoe flexibel zijn vogels wat dieet betreft en verklaart het dieet waarom de aantallen in sommige terreindelen groter zijn dan in andere? Het is de wens om op dit soort vragen antwoorden te formuleren, zodat het belang van insecten voor de vogels van het open, droge duin beter bekend wordt. Deze kennis is niet alleen interessant vanuit biodiversiteit oogpunt, maar ook vanuit een educatief en 'awareness' oogpunt. In een bezoekerscentrum, zoals De Hoep, kan voor bezoekers een insecten-insecteneter hoek worden ingericht die bezoekers kan inlichten over het verband tussen insectenrijkdom en het voorkomen van insectenetters.

In 2019 is een begin gemaakt met ontrafeling van mogelijke bottlenecks in insectenabundantie op het broedsucces van insectivore broedvogels van duingrasland. De verwachting is dat de lichaamsconditie van oudere nestjongen, de legsel- en broedselgrootte, nestsucces en dieetverschillen goede indicatoren zijn om de koppeling tussen soort en voedsel te bepalen.

Omdat van zowel graspieper als roodborsttapuit dus al eerder broedbiologische data zijn verzameld en deze soorten goed te onderzoeken zijn (wat betreft aantallen territoria en de mate waarin nesten te vinden zijn) en de voedselsituatie mogelijk verschilt tussen beide soorten, is met beide soorten verder gewerkt, maar in verschillende terreindelen die mogelijk verschillen in voedselaanbod danwel in prooisorten. Bovendien zijn enkele jonge koekoeken die aangetroffen zijn in nesten van graspiepers op bescheiden wijze onderzocht.

Aanpak en resultaten

Zowel de graspieper als de roodborsttapuit zijn onderzocht in de periode 10 april – 31 juli 2019, in twee terreinen (1) het zeer kalkrijke Vogelduin ~77 hectare), en (2) het kalkarme middenduin tussen Wimmenum en Bergen (~98 ha). Zie figuur 2 (ligging van de terreinen in het NHD).



Figuur 1. Ligging van de twee terreinen in het NHD: links het Vogelduin noord van Castricum aan Zee, rechts het middenduin tussen Wimmenum en Bergen.

Om te bepalen in hoeverre de aannemelijk verschillende insectenfauna in beide terreinen van invloed is op broedecologie van twee zangvogels zijn een aantal activiteiten ontplooid: **(1)** het opsporen van nesten van graspieper en roodborsttapuit in beide terreinen om legselgrootte en nestsucces te bepalen voor beide terreinen, om **(2)** voedselonderzoek te doen door voerende oudervogels te filmen. Zo konden zowel het dieet als de voerfrequentie worden bepaald in beide terreinen waar verschillen in entomofauna worden verwacht. Ook **(3)** is door het nemen van verschillende lichaamsmaten (vleugellengte, tarsus en gewicht) een indruk verkregen van de lichaamsconditie van de nestjongen. Gelijktijdig is **(4)** eind mei en eind juni de insectenfauna bemonsterd in beide terreinen, analoog aan 2018 (Van Oosten 2018a). Ten slotte worden **(5)** de aantallen bemonsterde insecten vergeleken met die uit 2018 en wordt de conditie van de nestjongen vergeleken met die van 2015.

Deze vijf onderzoeksfacetten worden hieronder besproken.

1. Aantallen nesten, legselgrootte en nestsucces

Tussen 10 april en 31 juli 2019 zijn in totaal 64 nesten gevonden (tabel 1). Het aantal graspiepernesten dat gevonden is in Wimmenum is lager dan in het Vogelduin; de indruk was dat het aantal territoria ook lager was dan in het Vogelduin. Nesten van roodborsttapuiten zijn in beide gebieden ongeveer evenveel aangetroffen.

Tabel 1. Aantallen gevonden nesten per soort, totaal 64 nesten. *Drie graspiepernesten waren geparasiteerd door een koekoek: 2 Vogelduin en 1 Wimmenum.

	Vogelduin	Wimmenum	Totaal
Graspieper*	30	6	36
Roodborsttapuit	15	13	28

Graspiepers leggen gemiddeld ruim 1,5 ei minder dan roodborsttapuiten per nest (tabel 2). De aantallen eieren per nest verschillen nauwelijks tussen beide terreinen, hoewel de legselgrootte in Wimmenum variabelere is dan in het Vogelduin, getuige de grotere standaarddeviatie. De gemiddelde legselgrootte voor beide soorten in het Vogelduin is exact gelijk aan die in 2015, inclusief standaarddeviatie.

Tabel 2. Legselgrootte per soort per terrein. Aantal nesten: Vogelduin graspieper 28 en roodborsttapuit 15, Wimmenum graspieper 5 en roodborsttapuit 13.

	Vogelduin	Wimmenum
Graspieper	3,8 ± 0,7	3,6 ± 1,1
Roodborsttapuit	5,4 ± 0,7	5,3 ± 1,3

Interessant is dat de kans op succes bij een roodborsttapuitennest bijna drie keer zo groot is in de duinen van Wimmenum, vergeleken met het Vogelduin (tabel 3). Hoewel het aantal nestdagen aan de lage kant is, was ook de indruk in het veld dat er meer succesvolle nesten waren in de duinen bij Wimmenum. De gegevens zijn ontoereikend om ook voor de graspieper deze vergelijking te kunnen maken: er zijn te weinig nesten gevonden bij Wimmenum.

Tabel 3. Mayfield nestsucces voor graspieper en roodborsttapuit. Aantal nestdagen: Vogelduin: graspieper 137,5 en roodborsttapuit 56,5. Wimmenum: graspieper te klein aantal legsels en roodborsttapuit 89 dagen.

	Vogelduin	Wimmenum
Graspieper	0,274	-
Roodborsttapuit	0,174	0,483

2. Voedselonderzoek

Om een eerste idee te verkrijgen over verschillen in dieetkeuze tussen de terreinen zijn voerende oudervogels bij het nest gefilmd (tabel 4). Per nest werd 1 dag gefilmd (in sommige gevallen 2 of 3 dagen), wanneer jongen 6-10 dagen oud zijn. Op deze leeftijd wordt veel gevoerd en kunnen de jongen ook chitineuze prooien verteren. Idealiter is de voerfrequentie zo laag mogelijk, omdat er een positief verband is tussen voerfrequentie en kans dat een nest gepredeerd wordt. De aanwezigheid van grote prooien zal dus, in theorie, resulteren in een lagere voerfrequentie dan wanneer alleen kleine prooien aanwezig zijn. Ten slotte worden beide gebieden vergeleken op basis van de conditiecijfers van de nestjongen die tegelijkertijd worden bepaald.

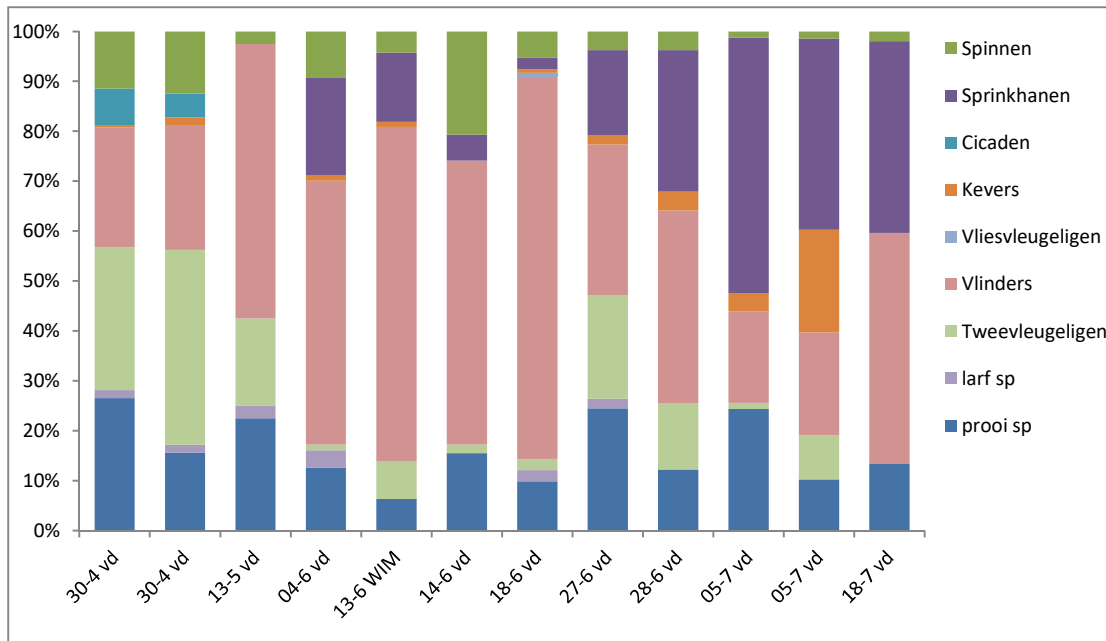
Tabel 4. Aantallen gefilmde nesten per terrein voor graspiepers en roodborsttapuiten. Ook is het totaal aantal voedingen gegeven waarmee het dieet is onderzocht.

	Vogelduin	Wimmenum	totaal # nesten	totaal # voeringen (V / W)
Graspieper	11	2	13	480 (439 / 41)
Roodborsttapuit	3	6	9	668 (248 / 420)

Graspieper en koekoek

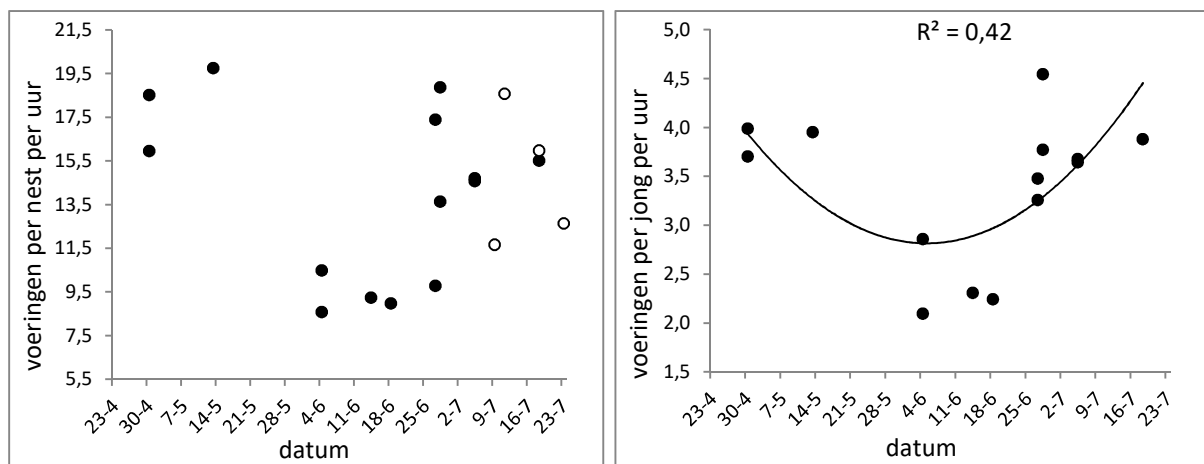
Uit figuur 2 blijkt dat de prooi-keuze varieert met het seizoen. Zo worden eind april relatief veel tweevleugeligen gevoerd en wat minder vlinders (met name rupsen), vergeleken met nesten tot ver in juni. In juni worden veel minder tweevleugeligen gevoerd en meer rupsen, en vanaf eind juni neemt het aandeel sprinkhanen toe en het aandeel rupsen wordt weer kleiner. Ook worden in juli vrijwel geen spinnen meer gevoerd. Helaas kon maar één nest van graspiepers worden gefilmd in de duinen tussen Wimmenum en Bergen; filmactiviteiten bij een tweede nest werden gefnuikt doordat grazende paarden de camera molesteerden. De jongen in het ene nest in Wimmenum lijken geen ander dieet gevoerd te krijgen dan die in het Vogelduin. Leuk is het relatief grote aandeel kevers op 5 juli: dit zijn kleine junikevers (*Anomala dubia*), waarvan niet bekend was dat die door graspiepers worden gevoerd. In hoeverre deze diëten optimaal zijn voor graspiepers zal de komende jaren moeten blijken, wanneer dezelfde data zullen worden verzameld, in combinatie met lichaamsconditie- en nestsuccescijfers.

Door het continue filmen van nesten kan ook de voerfrequentie worden bepaald (fig. 3 en 4). Bij graspiepers lijkt de voerfrequentie te variëren met het voortschrijdende seizoen. Eind april tot in mei wordt 3,5-4 keer per jong per uur gevoerd. In juni is dat 2-3 keer per jong per uur en vanaf eind juni weer 3-4,5 keer per jong per uur. In laatstgenoemde periode worden (pas) jonge koekoeken in nesten van graspiepers aangetroffen (witte bollen in fig.3 links). Omdat het aantal voeringen verband houdt met het aantal nestjongen, geeft de rechterfiguur zuiverder data: het aantal



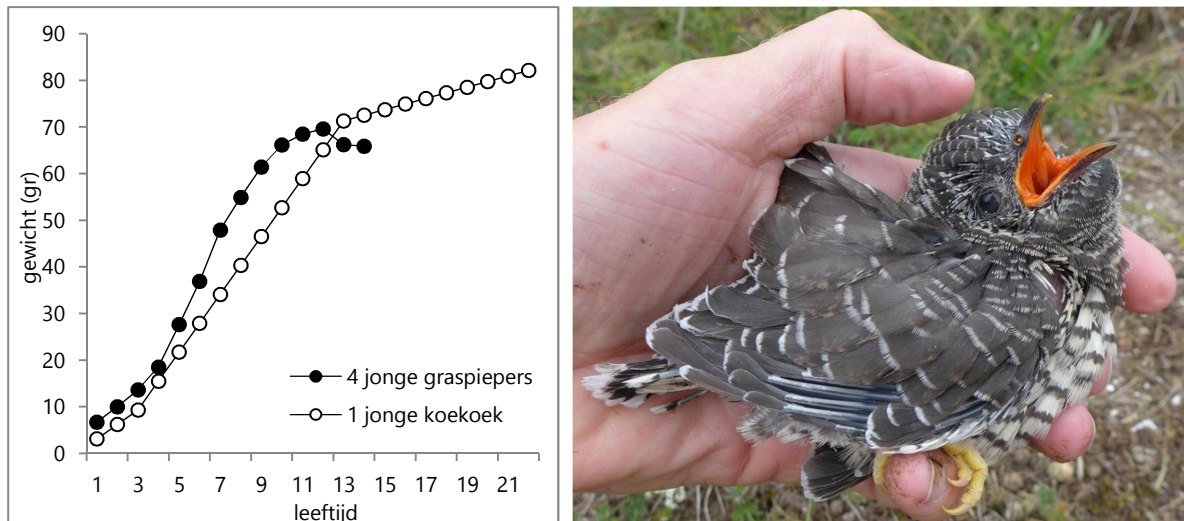
Figuur 2. Dieet van nestjongen van graspiepers, gesorteerd op datum. Slechts 1 nest is gefilmid bij Wimmenum ('WIM', 13/6/19), de overige nesten in het Vogelduin ('vd'). Prooikeuze varieert in de loop van het broedseizoen.

voeringen per jong schommelt tussen de 2,0 en 4,5. Hoewel het aantal gegevens gering is, zou de variërende voerfrequentie reëel kunnen zijn en verband kunnen houden met het prooiaanbod.



Figuur 3 (links) en 4 (rechts). Het aantal voeringen per nest varieert in de tijd (graspieper: zwart, koekoek: wit). In mei wordt vaker gevoerd dan in juni. Vanaf eind juni wordt weer even vaak gevoerd als in mei; dan worden jonge koekoeken in nesten gevonden. De rechterfiguur geeft het aantal voeringen per jong per uur voor graspiepers.

Figuur 3 laat zien dat jonge koekoeken even vaak gevoerd worden als een nest graspiepers in mei en vanaf eind juni, maar vaker dan graspiepers in begin en midden juni. Een jonge koekoek weegt na 22 dagen, wanneer hij uitvliegt ongeveer 82 gram (grosfweg 80-90 gr, Glutz von Blotzheim & Bauer 1992; fig.5). Eén jonge graspieper weegt maximaal gemiddeld 17,4 gr op levensdag 12. Een nest van vier jonge graspiepers weegt dan 69,6 gr op dag 12, ongeveer hetzelfde als of iets meer dan één koekoek op dag



Figuur 5. Gewichtstoename van 4 jonge graspiepers (gemiddeld max. gewicht 17,4 gr voor een nestjong op dag 12; Van Oosten 2016) en van 1 jonge koekoek (Glutz & Bauer 1992, p.189). De jonge koekoek heeft een lager gewicht dan de vier graspiepers gesommeerd tot uitvliegen van de graspiepers.

12 (fig.5). Graspiepers verlaten het nest rond dag 14, koekoeken rond dag 22. Dit betekent dat graspieperouders niet meer voer moeten aanvoeren per dag om een koekoek te doen uitvliegen, vergeleken met een nest graspiepers, maar wel gedurende langere tijd. Het is een raadsel waarom koekoekjongen (tegenwoordig?) niet eerder in de zomer of het voorjaar worden gevonden dan vanaf eind juni.

Het aantal prooien dat een graspieper per voering aanbrengt lijkt hoger te zijn bij Wimmenum dan in het Vogelduin (tabel 5). Mogelijk worden kleinere prooien gevoerd in Wimmenum?

Tabel 5. Aantal prooien per voering. In de duinen van Wimmenum lijken graspiepers meer prooien per voering aan te voeren dan in het Vogelduin.

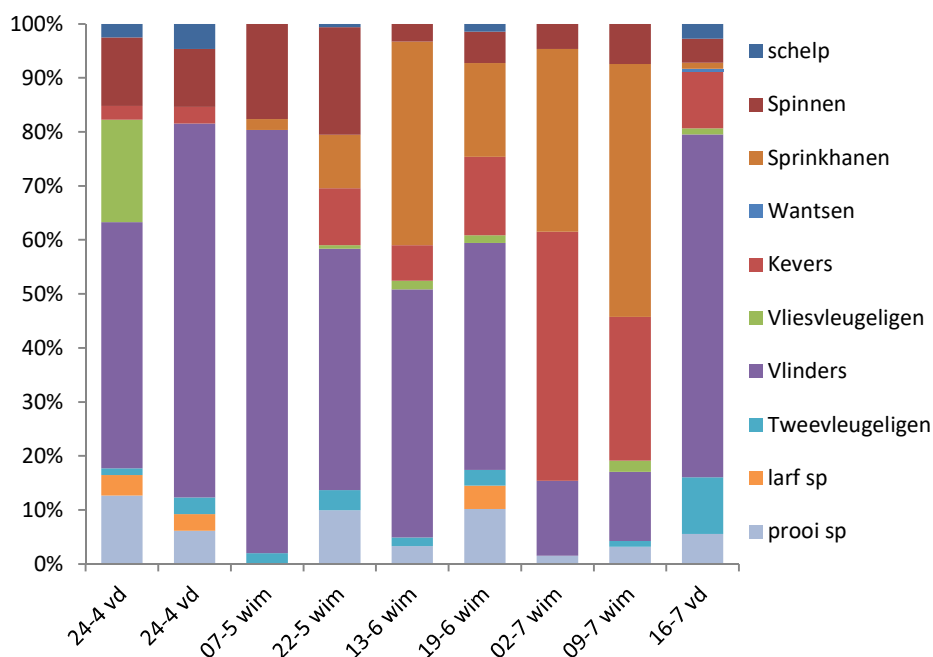
	Vogelduin	Wimmenum
Graspieper	2,2 ± 0,4	3,7 ± 1,2



Foto 1. Enkele videostills van voerende graspiepers. Het is niet altijd eenvoudig het aantal prooien en de prooi-soort te bepalen bij graspiepers!

Roodborsttapuit

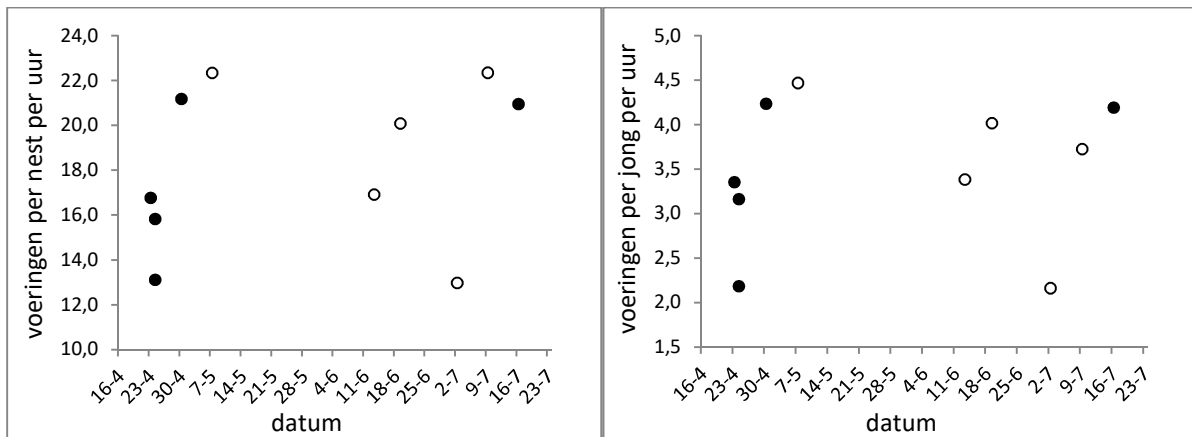
Twee Vogelduin-nesten werden eind april gefilmd en de derde midden juli. De Wimmenum-nesten werden tussentijds gefilmd, waardoor er geen overlap in filmmomenten is tussen de gebieden. Niettemin, wanneer we voor nu de nul-hypothese aanhangen dat er geen verschil is tussen de gebieden, is ook bij deze soort te zien dat het dieet seizoensafhankelijk is. Eind april worden vliesvleugeligen (met name bijensoorten) nog gevoerd aan nestjongen, net als spinnen en een flink deel rupsen (fig.6). Tot in mei zijn spinnen en rupsen belangrijke prooien, maar daarna neemt het aandeel sprinkhanen toe, net als bij graspiepers, tot eind juni. Begin juli worden weinig rupsen gevoerd, maar wel veel sprinkhanen en kevers (met name kleine junikevers). Bij het laatste gefilmde nest, midden juli, worden nagenoeg geen sprinkhanen meer gevoerd, maar wel weer veel rupsen. Een soortgelijk patroon zien we bij het dieet van graspiepers (fig.2), waar bij het laatste nest ook weer meer rupsen werden gevoerd en minder sprinkhanen. Het is nog onduidelijk waardoor dit patroon ontstaat: is de afname van sprinkhanen in juli dermate groot (fig.18) dat er minder gevoerd worden, of zijn er juist weer meer rupsen waardoor rupsen meer worden aangevoerd? Vermoedelijk zijn rupsen de te prefereren prooien vanwege eiwitrijkheid en relatief weinig chitine, en dat er mogelijk een dal is in de aantallen beschikbare rupsen rupsen rond begin juli. Pas na herhaling van dit werk zal blijken in hoeverre de nu waargenomen patronen daadwerkelijk jaarlijks terugkerende patronen zijn of een toevallig jaareffect.



Figuur 6. Dieet van nestjongen van roodborsttapuiten, gesorteerd op datum. Zes nesten zijn gefilmd in de duinen tussen Wimmenum en Bergen, drie in het Vogelduin.

Het aantal voeringen per nest (fig.7) is variabel zonder duidelijk temporeel of spatieel patroon. Ook het aantal voeringen per jong per uur laat geen patroon zien (fig.8). De opkomst van kevers en sprinkhanen en neergang van rupsen in het dieet begin juli veroorzaken geen duidelijke verandering in de voerfrequentie. Er lijken geen verschillen te zijn tussen de beide terreinen, hoewel de gegevens

schaars zijn en van slechts een jaar. Net als bij de graspieper worden individuele jongen tussen de 2,0 en 4,5 keer per uur gevoerd.



Figuur 7 (links) en 8 (rechts). Het aantal voeringen per nest en per jong is variabel in zowel het Vogelduin (zwart) als bij Wimmenum (wit). Omdat het nestsucces in Wimmenum veel hoger is dan in het Vogelduin zou de voerfrequentie lager moeten zijn in Wimmenum, maar daar is, gebaseerd op deze gegevens, geen sprake van.

Er is geen verschil in het aantal prooien dat een roodborsttapuit per voering aan zijn jongen voert (tabel 6).

Tabel 6. Aantal prooien per voering. Er is in 2019 geen verschil in in het aantal aangebrachte prooien per voering tussen de twee terreinen.

	Vogelduin	Wimmenum
Roodborsttapuit	1,3 ± 0,2	1,2 ± 0,2



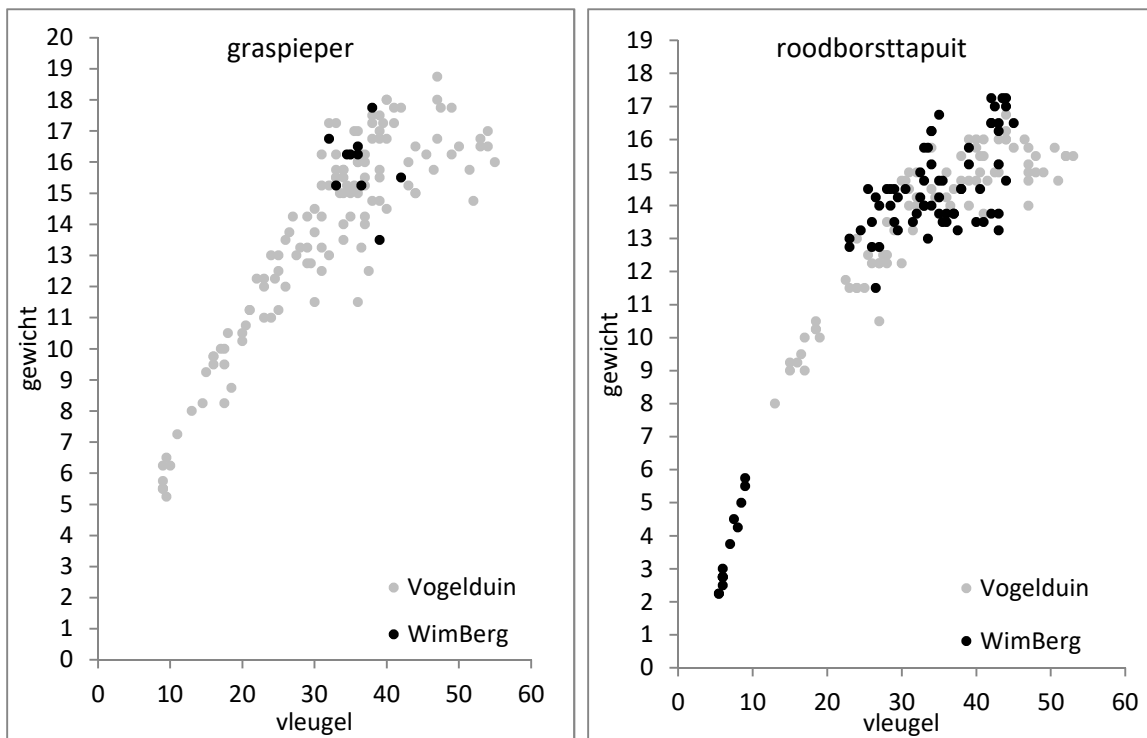
Foto 2. Videostills van voerende roodborsttapuiten. Deze soort voert vaak minder, maar wel grotere, prooien per keer dan een graspieper, waardoor de prooien makkelijker te determineren zijn.

3. Lichaamsconditie nestjongen

Om een eerste beeld te krijgen van eventuele gebiedsverschillen in lichaamsconditie (als gevolg van een verschil in prooidichtheid en / of prooikwaliteit) bij graspiepers en roodborsttapuiten zijn vleugel- en tarsuslengte en het gewicht bepaald. Tarsuslengte en gewicht worden grotendeels bepaald door het dieet en de voerfrequentie, terwijl de vleugellengte een vaakgebruikte maat voor de leeftijd van een nestjong is. Voor graspiepers zijn van 23 nesten (132 metingen) in het Vogelduin en 3 (10 metingen) bij Wimmenum de jongen opgemeten, voor roodborsttapuiten 13 (83 metingen) respectievelijk 11 nesten (78 metingen).

Vanwege het gebrek aan nesten van graspiepers in Wimmenum is het aantal metingen zeer beperkt (fig.9) en is er geen zinvolle vergelijking te maken met de graspiepers uit het Vogelduin.

Roodborsttapuiten zijn vaker gemeten (fig.10), met name in de latere fase van het nest, vanaf vleugellengte 20-25mm. Zowel in Wimmenum als in het Vogelduin is er sprake van een sterke spreiding in gewicht, maar de spreiding in Wimmenum lijkt wat groter te zijn dan in het Vogelduin.



Figuur 9 (links) en 10 (rechts). Gewicht als functie van de vleugellengte voor graspiepers en roodborsttapuiten. Er zijn geen grote verschillen tussen beide terreinen wat betreft de relatie tussen gewicht en vleugellengte.

4. Bemonstering insecten

In drie rondes zijn insecten bemonsterd: (1) eind mei, (2) eind juni en midden juli. Per ronde werd op drie verschillende manieren bemonsterd:

- **Bordvallen:** 10 witte en 10 gele plastic borden, gevuld met een water-zeep oplossing, werden 1,5 uur in paren (wit met geel) geplaatst in het detailgebied, met vijf tot tien meter tussen de paren. De gevangen insecten zijn in een 70% EtOH oplossing bewaard, in het veld. De 20 borden samen vormen één monster.
- **Slagnet:** drie monsters zijn genomen en elk monster bestaat uit 150 slagen met een slagnet, genomen terwijl in een rustig tempo tegen de wind in werd gelopen. De inhoud werd per monster in een 500ml pot overgebracht, met een 70% EtOH oplossing. Op een ander moment zijn de insecten gescheiden van de ook opgeschepte bladeren, takjes, aarde, mos etc.
- **Transecten:** tijdens drie transecten van 150 stappen per transect werden de aantallen (wolfs)spinnen, kevers en sprinkhanen geteld.

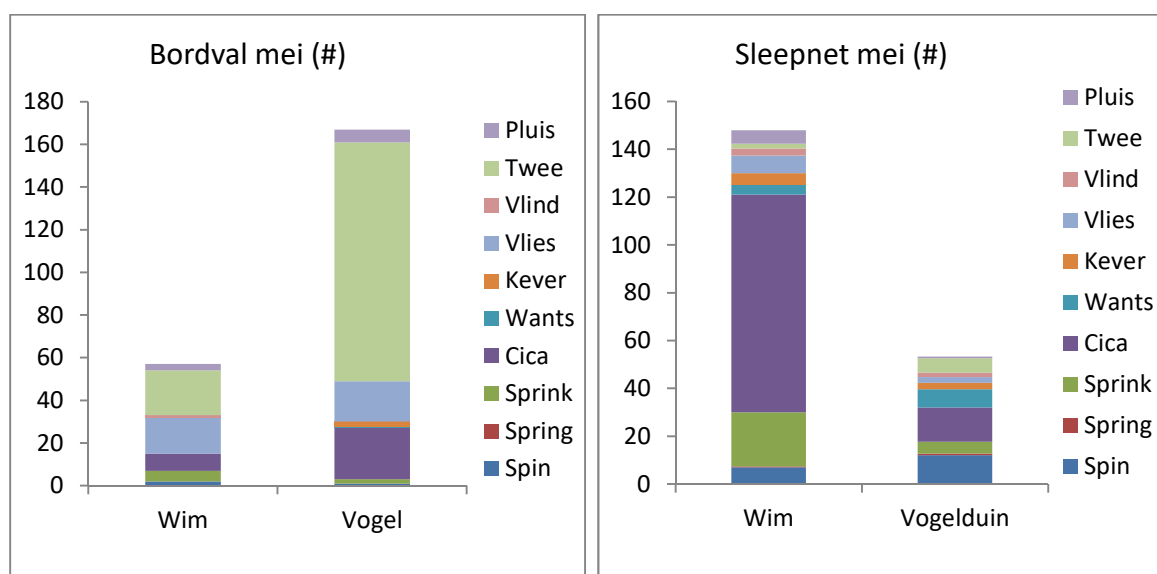
De verzamelde insecten werden met behulp van een binoculair geteld en tot op orde gedetermineerd om een goed beeld te krijgen van de abundantie van insecten door het broedseizoen heen.

Mei

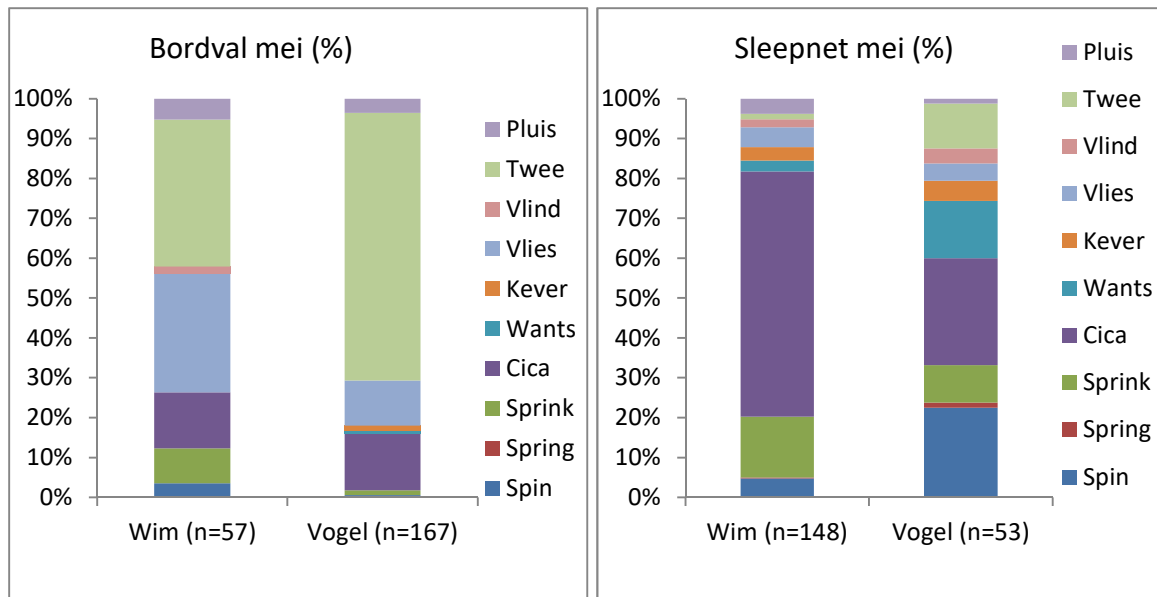
Per terrein werden insecten gevangen in verschillende aantallen en een verschillen soort-samenstelling (feitelijk orde-samenstelling).

Bordvallen. In mei is het totaal aantal gevangen insecten drie keer zo hoog in het Vogelduin (167 individuen) als in Wimmenum (57 individuen; fig.11 links). Met name tweevleugeligen waren veel talrijker dan in Wimmenum, en ook cicades werden meer gevangen in het Vogelduin.

De **sleepnetgegevens** geven een heel ander beeld (fig. 8 rechts), een reden om insecten op verschillende manieren te bemonsteren! Nu zijn de aantallen insecten in Wimmenum (148 individuen) bijna drie keer zo hoog als in het Vogelduin (53), gemiddeld over drie vangtransecten. Met name cicades werden nu meer gevangen in Wimmenum en dat geldt ook voor sprinkhanen, maar spinnen en tweevleugeligen waren wat talrijker in het Vogelduin. Relatieve verschillen in de ordes tussen beide terreinen zijn duidelijker te zien in figuur 12.



Figuur 11. Absoluut aantal insecten gevangen met bordval (links) en sleepnet (rechts), mei.



Figuur 12. Relatief aantal insecten gevangen met bordval (links) en slagnet (rechts), mei.

De transecttellingen leverden in mei spinnen en sprinkhanen op (tabel 7). In Wimmenum werden twee keer zoveel sprinkhanen geteld als in het Vogelduin, gesommeerd over drie transecten, en ook iets meer spinnen. Rozenkevers werden niet geteld, wat opmerkelijk is. Deze soort was zeer schaars in 2019.

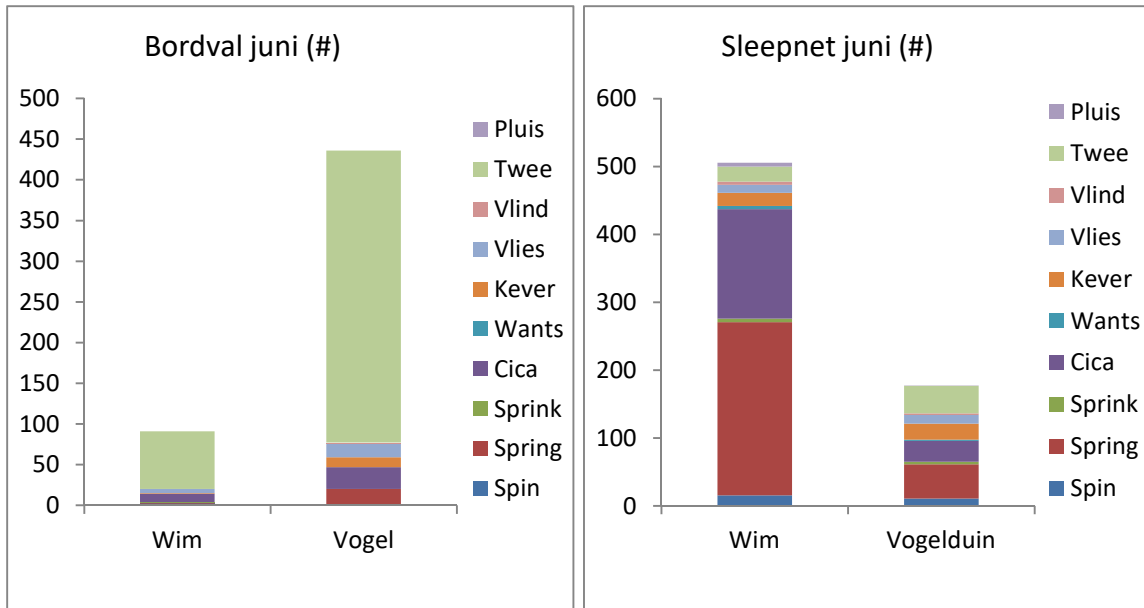
Tabel 7. Aantallen insecten geteld per transect per terrein in mei.

Locatie	Maand	Spinnen	Sprinkhanen
Wimmenum	mei	30	65
Vogelduin	mei	21	31

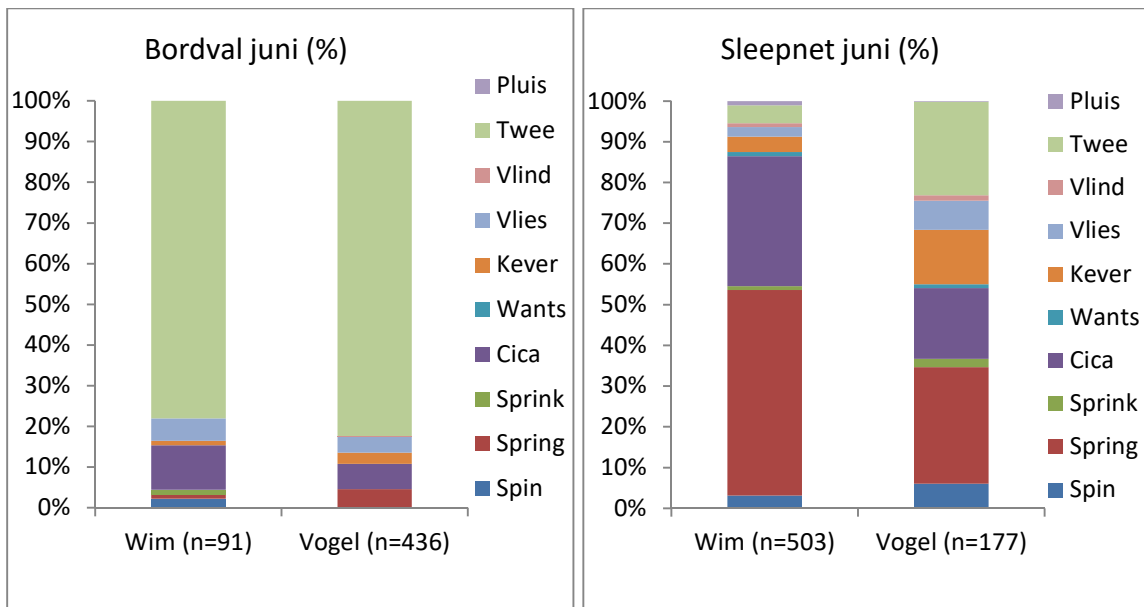
Juni

In juni werden met bordvallen in het Vogelduin meer dan vier keer zoveel insecten gevangen als in Wimmenum (436 respectievelijk 91 individuen; fig. 13 links). In absolute aantallen werden er, net als in mei, met name veel meer tweevleugeligen gevangen. Maar een blik op de relatieve verdeling van de ordes (fig.13 rechts) leert dat het aandeel tweevleugeligen in de vangst niet verschilt tussen de beide terreinen. Blijkbaar zijn tweevleugeligen veel algemener in het Vogelduin dan in Wimmenum.

Net als in mei geven de sleepnetmonsters een heel ander beeld. De meeste insecten zijn gevangen in Wimmenum, gemiddeld 503 individuen, bijna drie keer zoveel als in het Vogelduin (177 individuen). Zowel springstaartjes als cicades werden in grotere aantallen gevangen dan in het Vogelduin, terwijl tweevleugeligen ook met het sleepnet in wat grotere aantallen werden bemonsterd in het Vogelduin. In fig.14 worden de relatieve bijdragen van de verschillende ordes gepresenteerd.



Figuur 13. Absoluut aantal insecten gevangen met bordval (links) en sleepnet (rechts), juni.



Figuur 14. Relatief aantal insecten gevangen met bordval (links) en slagnet (rechts), juni.

De transecttellingen leverden in juni spinnen en sprinkhanen op (tabel 8). Spinnen werden nauwelijks meer geteld in juni, maar sprinkhanen waren in vergelijkbare aantallen aanwezig als in mei, hoewel de aantallen in Wimmenum wat lager zijn.

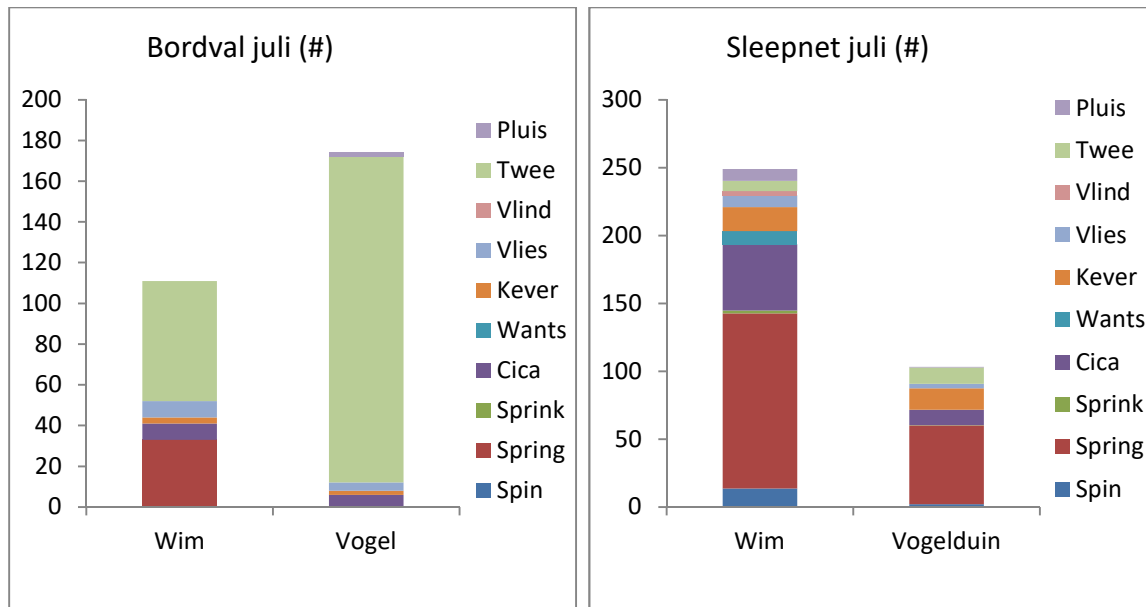
Tabel 8. Aantallen insecten geteld per transect per terrein in mei.

Locatie	Maand	Spinnen	Sprinkhanen
Wimmenum	mei	0	47
Vogelduin	mei	1	32

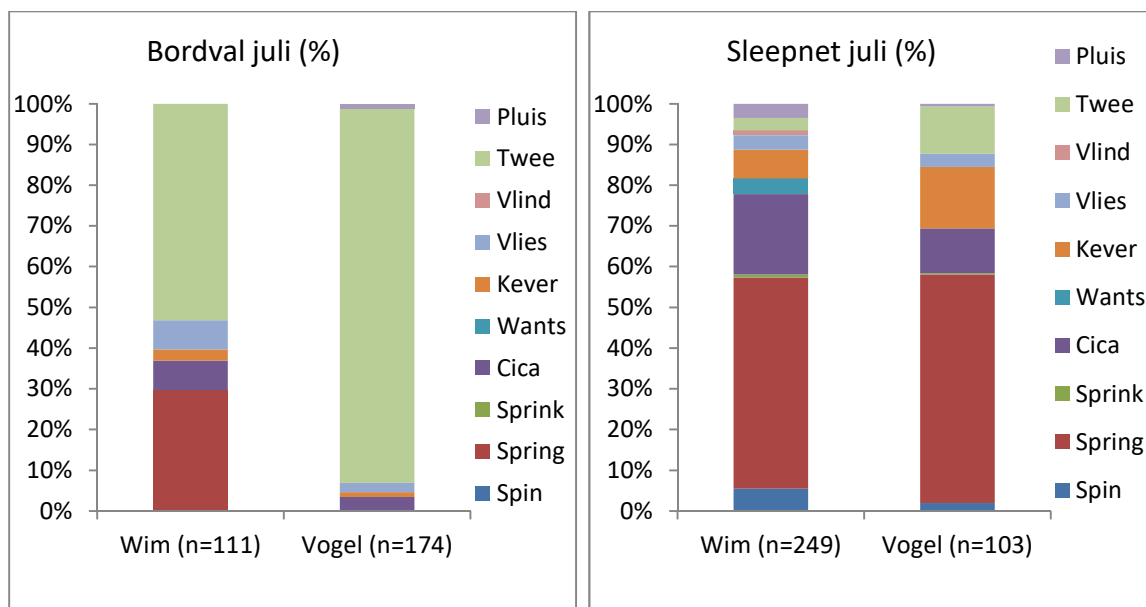
Juli

In juli zijn de verschillen tussen de beide terreinen kleiner dan in juni. Met bordvallen werden in het Vogelduin 50% meer insecten gevangen als in Wimmenum (174 respectievelijk 111). Opvallend is het relatief grote aantal springstaartjes dat in Wimmenum is gevangen; dat is veel groter dan in het Vogelduin waar geen springstaarten zijn gevangen. Weer zijn tweevleugeligen veel talrijker dan in Wimmenum, in absolute en in relatieve zin (fig. 15 en 16).

Met de sleepnetten werden weer meer insecten gevangen in Wimmenum dan in het Vogelduin (249 respectievelijk 103; fig.15 rechts). Springstaartjes en cicades worden met name meer gevangen, terwijl tweevleugeligen en kevers wat talrijker waren in het Vogelduin.



Figuur 15. Absoluut aantal insecten gevangen met bordval (links) en sleepnet (rechts), juli.



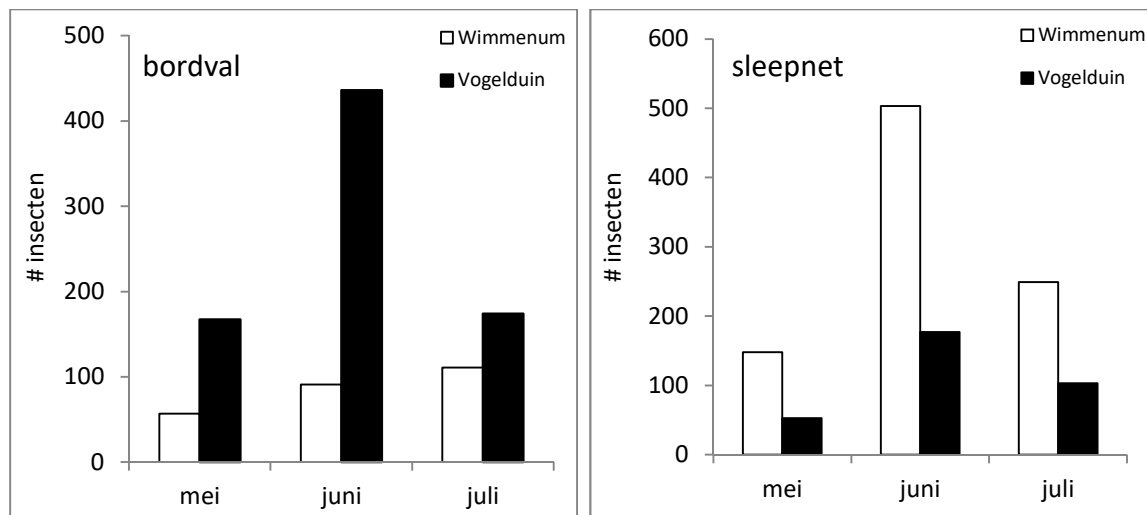
Figuur 16. Relatief aantal insecten gevangen met bordval (links) en slagnet (rechts), juli.

De transecttellingen laten een afname zien in het aantal getelde sprinkhanen in beide terreinen (tabel 9). Naast sprinkhanen werden alleen een aantal hymenoptera (hommels) geteld in het Vogelduin.

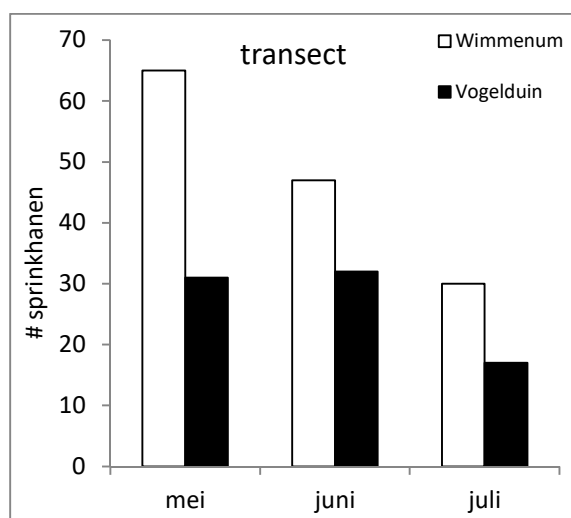
Tabel 9. Aantallen insecten geteld per transect per terrein in mei.

Locatie	Maand	Sprinkhanen	Vliesvleugeligen
Wimmenum	mei	30	0
Vogelduin	mei	17	4

Ter verduidelijking en samenvatting geef ik in fig. 17 een overzicht van de totale aantallen insecten per maand per gebied, voor bordvangsten (links) en sleepnetmonsters (rechts). Beide vangstmethodes laten een abundantiepiek van insecten zien in juni, althans: in het Vogelduin pieken de bordvalvangsten in juni, maar de vangsten in Wimmenum hebben een bescheiden piek in juli. Wat de sleepnetmonsters betreft laat juist Wimmenum een sterke piek zien in juni en is de Vogelduin-piek juist bescheidener. Sprinkhanen nemen af tussen mei (juni) en juli, met name in Wimmenum (fig.18).



Figuur 17. Bordvalvangsten (links) per maand en sleepnetvangsten (rechts) per maand per locatie.



Figuur 18. De aantallen sprinkhanen per maand tijdens de transecttellingen.

5. Insectenabundantie 2018 – 2019

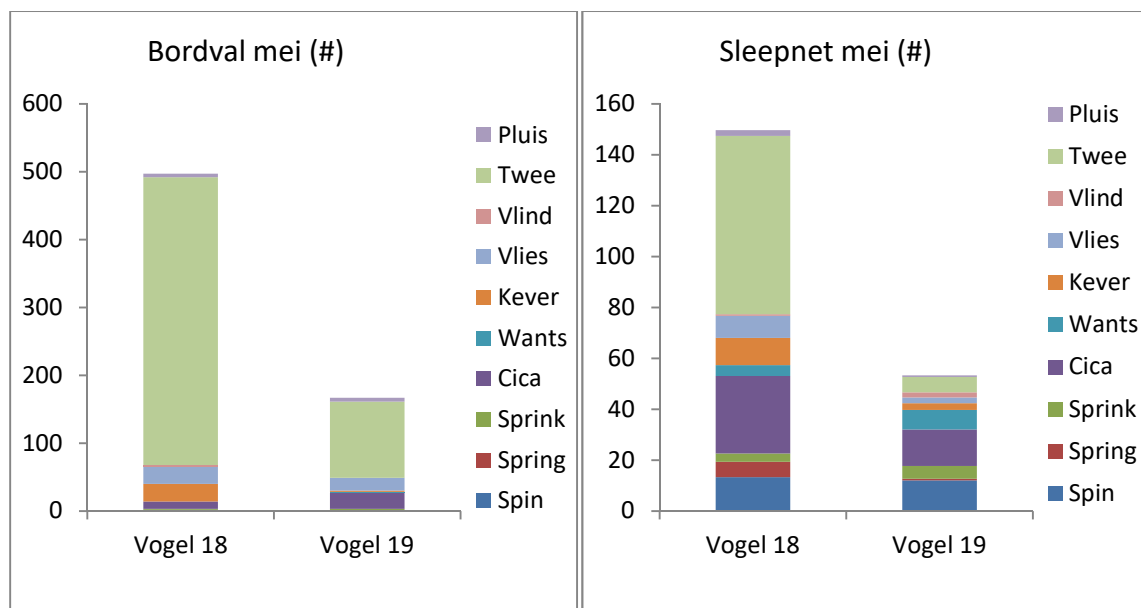
Bij een vergelijking van de aantallen bemonsterde insecten in het Vogelduin in 2018 (Van Oosten 2018a) en 2019 viel op dat de aantallen in 2019 veel lager zijn. Vandaar dat ik deze hieronder presenteer en kort bespreek, zonder op de relatieve aandelen in te gaan die de afzonderlijke ordes vormen.

In figuur 19 zien we dat de aantallen bemonsterde insecten in mei 2019 veel kleiner zijn dan in mei 2018; met bordvallen zijn ongeveer 75% minder tweevleugeligen gevangen vergeleken met 2018! Ook met het sleepnet zijn veel minder tweevleugeligen gevangen, maar ook minder kevers en cicades.

Zeer opvallend was het nagenoeg geheel ontbreken van rozenkevers in (mei) 2019 (tabel 10) tijdens de transecttellingen, ondanks gunstig weer. Ook tijdens eerdere en latere veldbezoeken werden vrijwel geen rozenkevers waargenomen. Omdat rozenkevers eind mei veel worden gevoerd aan roodborsttapuiten (Van Oosten 2016), is het de vraag in hoeverre de afwezigheid van deze normaliter superabundante prooi effect heeft gehad op conditie van de nestjongen van deze soort en van andere vogelsoorten, omdat veel soorten deze kevers eten en aan hun jongen voeren (Van Oosten, ongepubliceerde data).

Tabel 10. Aantallen rozenkevers in 2018 (datum 30/5) en 2019 (29/5) als gemiddelde van drie transecten per jaar.

Locatie	2018	2019
Vogelduin	89,3	0,7

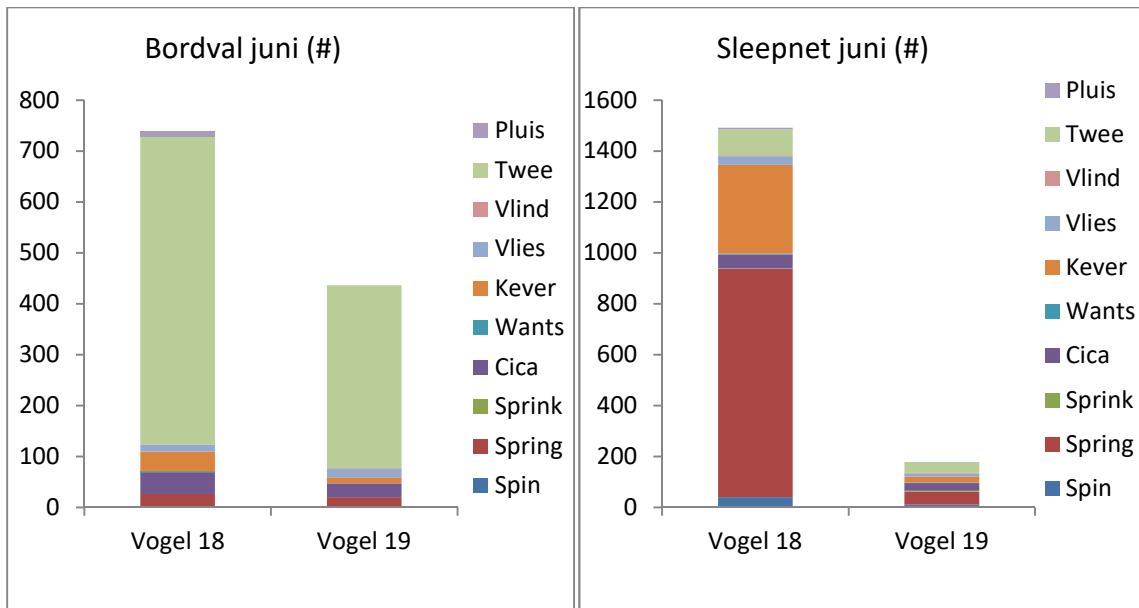


Figuur 19. Absoluut aantal insecten gevangen met bordval (links) en sleepnet (rechts) in mei 2018 en mei 2019. De bemonsterde aantallen zijn in 2019 veel kleiner dan in 2018.

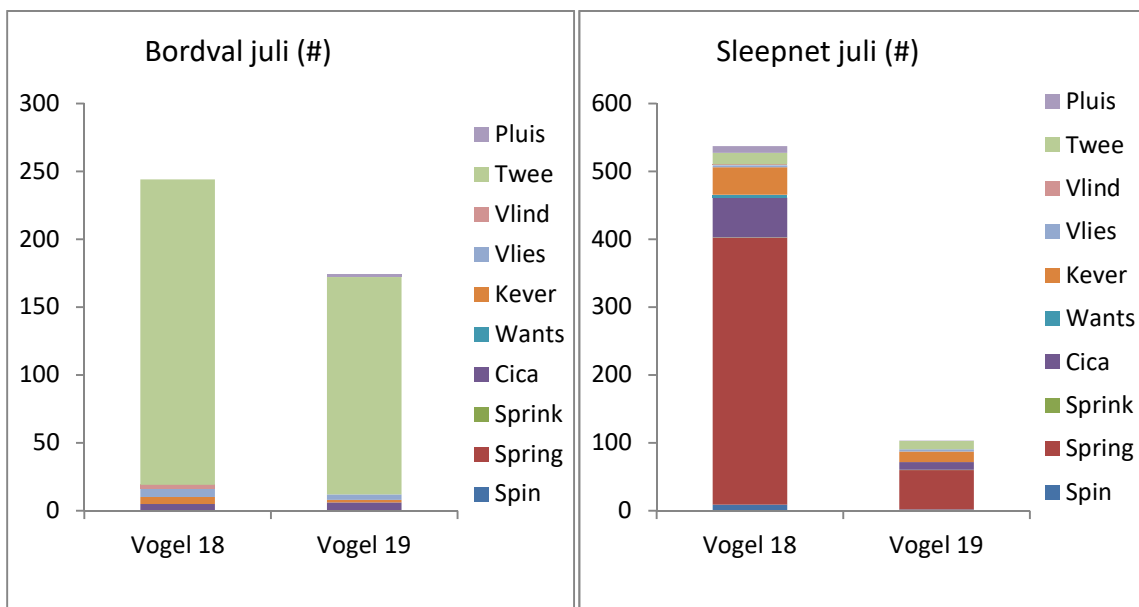
In juni 2019 zijn ook veel minder insecten bemonsterd dan in juni 2018. Het aantal met bordvallen gevangen dieren is bijna de helft van de aantallen in 2018, terwijl de sleepnetaantallen bijna 90% lager liggen in 2019 (fig. 20)! In 2019 werden vrijwel geen springstaarten en kevers gevangen.

In juli, tenslotte, waren de aantallen gevangen insecten ook veel lager in 2019 dan in 2018 (fig.21), hoewel de aantallen tweevleugeligen relatief minder waren afgenomen dan in juni. Weer zijn de aantallen springstaarten veel kleiner in 2019.

Om kort te gaan: in 2019 werden veel minder insecten bemonsterd dan in 2018. Waarom vooral tweevleugeligen en springstaarten in veel kleinere aantallen zijn gevangen is onbekend. Het is verleidelijk de droge en warme zomer van 2018 als boosdoener aan te wijzen, maar we weten nauwelijks iets van sturende factoren van vliegen en springstaarten – tijd om daar verandering in te brengen.



Figuur 20. Absoluut aantal insecten gevangen met bordval (links) en sleepnet (rechts) in juni 2018 en juni 2019. De bemonsterde aantallen zijn in 2019 veel kleiner dan in 2018, met name voor de sleepnetvangsten.

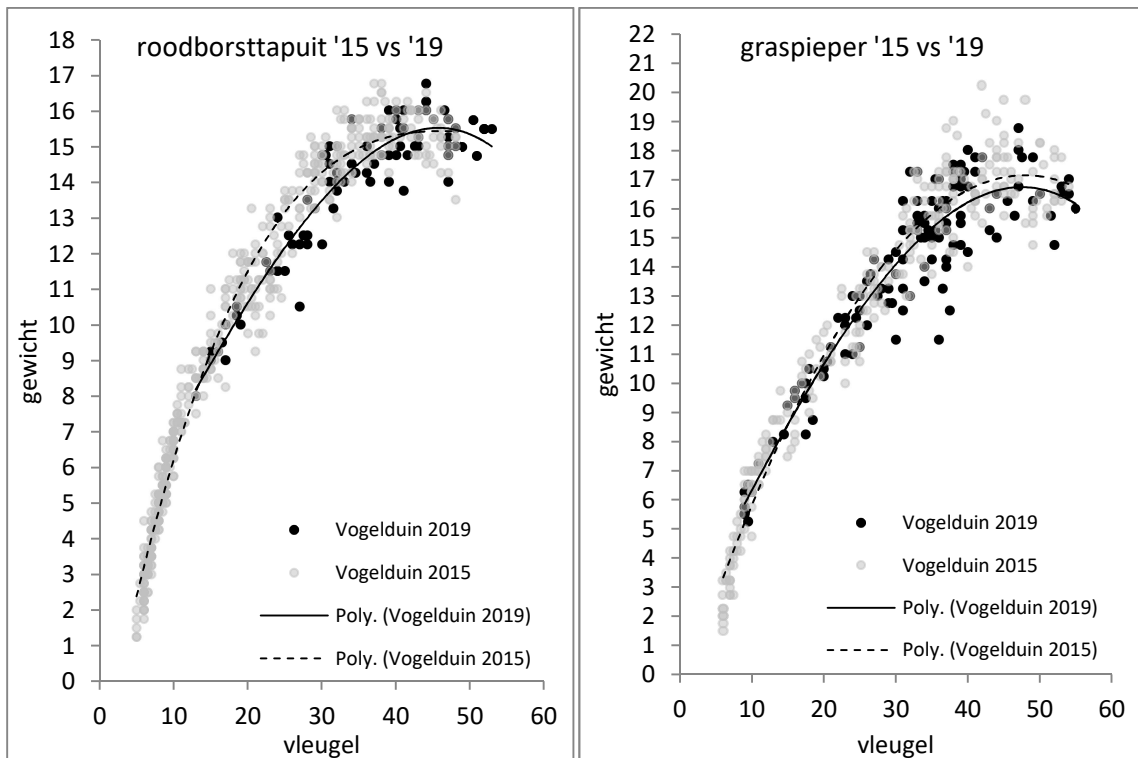


Figuur 21. Absoluut aantal insecten gevangen met bordval (links) en sleepnet (rechts) in juli 2018 en juni 2019. De bemonsterde aantallen zijn in 2019 veel kleiner dan in 2018, met name voor de sleepnetvangsten.

6. Conditie nestjongen 2015 – 2019

Een belangrijke vraag voor beter begrip van een ecosysteem is hoe alles samenhangt, kortom: hoe het voedselweb in elkaar steekt. Nu we weten dat de aantallen insecten sterk kunnen verschillen tussen jaren, ligt het wellicht voor de hand dat ook de conditie van de nestjongen meebeweegt met de variërende voedselbeschikbaarheid. Helaas hebben we in 2018 geen nestonderzoek gedaan, maar wel in 2015. In dat jaar hebben we geen insectenbemonsteringen uitgevoerd, maar wie weet gaan die zaken de komende jaren wel hand in hand.

Toch is het interessant om de twee jaren kort te vergelijken, ofschoon de aantallen gevonden nesten in 2019 kleiner zijn dan in 2015 (data Van Oosten 2016b). In figuur 22 heb ik voor graspieper- en roodborsttapuitnestjongen de relatie tussen gewicht en vleugellengte uitgezet. Het lijkt erop dat er verschillen zijn in de conditie bij beide soorten: bij roodborsttapuiten hebben de 2015-jongen een wat hoger gewicht voor hun vleugellengte (~leeftijd) dan de 2019-jongen, vóór de afvlakkende plateauafase in de late nestjongenfase. Ook bij graspieperjongen lijken de 2015-jongen in een wat betere conditie te zijn dan in 2019. We hebben slechts deze waarneming, maar nog geen verklaring. Waarschijnlijk speelt variatie in voedselaanbod een belangrijke rol, maar hoe precies is onbekend, evenals de waarschijnlijk ook variërende predatiedruk.



Figuur 22. Absoluut aantal insecten gevangen met bordval (links) en sleepnet (rechts) in juli 2018 en juni 2019. De bemonsterde aantallen zijn in 2019 veel kleiner dan in 2015, met name voor de sleepnetvangsten.

Discussie

De aantallen insecten en de verschillende soorten insecten zullen de broedecologie van insecteneters grotendeels vormgeven: legselgrootte, aantal legfels, de conditie van de nestjongen en het uiteindelijke nestsucces. Deze parameters variëren tussen de jaren, wat indiceert dat er variatie optreedt aan de basis van de broedecologie: de aantallen insecten. Hier weten we weinig van, omdat relaties tussen insecten en hun predatoren nauwelijks hand in hand onderzocht zijn. De wens om deze relatie nader te bepalen is één van de aanleidingen van onderzoek 'Insecten als spil voor zangvogeldiversiteit van open droge duinen'.

In 2019 is een begin gemaakt met onderzoek naar mogelijke bottlenecks in insectenabundantie op het broedsucces van insectivore broedvogels van duingrasland. De verwachting is dat de lichaamsconditie van nestjongen, de legsel- en broedselgrootte en het dieet goede indicatoren zijn om de koppeling tussen soort en voedsel te bepalen. Om de rol die insecten in het duinecosysteem efficiënter te bepalen is gekozen om twee vogelsoorten, de graspieper en de roodborsttapuit, te onderzoeken in twee duinterreinen met elk een andere insectenfauna: het kalkrijke Vogelduin en het kalkarme duin tussen Wimmenum en Bergen (Klampduin, Rozenduin, Takkenberg en Meeuwenduin). Om te bepalen in hoeverre de verschillende insectenfauna in beide terreinen van invloed is op broedecologie van de twee zangvogels zijn een aantal activiteiten ontplooid. De resultaten worden hieronder besproken en gespiegeld aan al bestaande kennis.

Door het vroege voorjaar en de wat late start van het veldwerk zijn er minder nesten gevonden dan verwacht. Ook speelt mee dat terrein Wimmenum nog verkend moest worden; voor het Vogelduin was al goed bekend waar de territoria grofweg zouden zijn. Hierdoor zijn ook nog een aantal nesten gemist, getuige de uitgevlogen jongen die later werden waargenomen. De komende jaren zullen nesten van roodborsttapuiten in Wimmenum naar verwachting in grotere aantallen gevonden worden. Echter, het kleine aantal gevonden graspiepernesten in Wimmenum weerspiegelt grotendeels de realiteit: er komen minder graspiepers voor in dit duingebied dan in het Vogelduin. Vermoedelijk is er in het Vogelduin meer geschikt habitat voor graspiepers en met name meer geschikte nestplekken vanwege het de vaak wat hogere vegetatie in het Vogelduin.

De legselgrootte bij roodborsttapuiten varieert meer in Wimmenum dan in het Vogelduin, getuige de grotere standaarddeviatie, hoewel de gemiddelde legselgrootte nagenoeg hetzelfde is. Dat is opvallend, omdat de steekproefgrootte in beide gebieden ongeveer even groot is. Of de grotere variatie in legselgrootte een structureel verschijnsel is in Wimmenum zal de komende jaren moeten blijken, net zoals nu nog onduidelijk is wat de oorzaak hiervoor is. Het is verleidelijk aan schommelingen in het voedselaanbod te denken als verklaring voor wisselende legselgrootte, maar variërende nestpredatiedruk zou ook een rol kunnen spelen. Opvallend was ook dat de legselgrootte voor beide soorten in het Vogelduin exact hetzelfde was als in 2015: roodborsttapuiten (5,4 ei) leggen gemiddeld 1,6 ei meer per legsel dan graspiepers (3,8 ei). De legselgrootte van roodborsttapuit is grofweg hetzelfde als eind jaren-veertig en de jaren-vijftig van de vorige eeuw: 5,1 ei/nest bij Maastricht, 5,4 bij Helmond en 5,1 bij Venlo (Agatho 1961). Frankevoort & Hubatsch (1966) vermelden een gemiddelde legselgrootte van 5,2 eieren (553 nesten!) in zuidelijk Nederland en bij Berlin-Brandenburg werden gemiddeld ook 5,4 eieren per nest gevonden (Sohns 2001).

De kans op een succesvol nest voor roodborsttapuiten in Wimmenum (0,48) is bijna drie keer zo groot als in het Vogelduin (0,17) in 2019. Voor dit opvallende verschil heb ik nog geen verklaring; (vrijwel)

alle verloren nesten zijn gepredeerd, mogelijk met name door vossen zoals in 2016 aangetoond in het Vogelduin en Meijendel (Van Oosten 2016). Het zou interessant zijn de identiteit van de nestpredator uitbreider te bepalen, in het Vogelduin en in Wimmenum. Frequentere nestpredatie in het Vogelduin kan worden veroorzaakt door (1) de aanwezigheid van een hogere dichtheid predatoren, (2) minder geschikte beschutte nestplaatsen, of (3) minder voedsel waardoor jongen frequenter bedelen of harder bedelen dan in Wimmenum, waardoor zij eerder worden opgemerkt door predatoren. Voortzetting van het onderzoek zal moeten uitwijzen of een hoger nestsucces in Wimmenum een structureel fenomeen is, en wat daar de oorzaak voor zou kunnen zijn.

In Engeland was het (Mayfield) nestsucces voor roodborsttapuiten 0,45 (Fuller & Glue 1977) en in Spanje zelfs 0,9 (Yanes & Suárez 1995). Hiermee vergeleken leiden in het Vogelduin opvallend weinig nesten tot uitgevlogen jongen. In 2015 was het nestsucces 0,21 voor roodborsttapuiten in het Vogelduin, dus ook lager dan verwacht op basis van de twee literatuurbronnen. Helaas zijn te weinig graspiepernesten gevonden in Wimmenum om het nestsucces met de Mayfield-methode te kunnen bepalen. In het Vogelduin was het nestsucces 0,27 en daarmee hoger dan in 2015 (0,18).

De insectenbemonsteringen laten zien dat de aantallen met slagnet gevangen insecten hoger zijn in Wimmenum dan in het Vogelduin, maar dat het voor de bordvalvangsten juist omgekeerd is. Dit indiceert dat de insectengemeenschap verschilt tussen beide terreinen, zoals de verwachting was: in Wimmenum worden meer cicades en springstaarten aangetroffen en in het Vogelduin meer tweevleugeligen. De transecttellingen wijzen uit dat sprinkhanen talrijker waren in Wimmenum. Zoals verderop in de Discussie ter sprake komt: de aantallen geleedpotigen kunnen sterk verschillen tussen jaren; het ligt daarom voor de hand nog enkele jaren door te gaan met bemonsteren zodat weten of de insectengemeenschap daadwerkelijk verschilt tussen de beide terreinen. Dan is er ook reden om verklaringen te zoeken voor die verschillen!

Hoewel sommige specifieke prooien van beide zangvogels niet zijn bemonsterd, zoals rupsen, zouden rupsen algemener kunnen zijn geweest in Wimmenum dan in het Vogelduin. Immers, zowel cicades als sprinkhanen zijn afhankelijk van verse vegetatie (cicades zuigen floëmsap en sprinkhanen knabbelen vegetatie zoals rupsen). Wat de foerageerstrategie betreft lijken rupsen veel op sprinkhanen en zijn ze evenzeer afhankelijk van verse vegetatie. Als rupsen inderdaad de te prefereren prooi zijn vanwege een optimale balans tussen voedingswaarde en verteerbaarheid (Van der Beek 2009), dan zou Wimmenum een geschikter gebied zijn voor insecteneters als de roodborsttapuit. Daarnaast lijkt er een dip te zijn in het aandeel gevoerde rupsen begin juli, bij beide vogels. Als deze dip reëel is en er zijn enkele weken minder rupsen beschikbaar, dan moeten vogels andere prooien voeren, zoals sprinkhanen. Sprinkhanen bevatten meer chitine dan rupsen en zullen daarom minder geprefereerd worden. Desalniettemin kunnen sprinkhanen in de hoogzomer een geschikte vervangende prooi zijn, omdat er dan imago's rondhoppert door het duin: deze zijn vanwege hun grootte aantrekkelijker dan de nymphen die eerder in het voorjaar en zomer rondhoppert. Mogelijk vormt rupsenrijkdom dus een belangrijke factor in de broedecologie van insecteneters - ook deze hypothese vraagt om toetsing in het veld.

Voerfrequentie wordt bepaald door de grootte van de prooien en het aantal nestjongen. Hoe groter de prooien, hoe minder vaak ouders naar het nest moeten om de jongen tevreden te houden en dus hoe kleiner de kans dat een predator het nest zal vinden door de ouders gade te slaan. Graspiepers kennen een voerfrequentiedip in juni; er worden dan relatief veel rupsen aan de jongen gevoerd. Ook worden in juni de grootste aantallen insecten bemonsterd in het Vogelduin. Indien rupsen in juni ook

in grote getale aanwezig zijn, net als andere geleedpotigen, dan is de lage voerfrequentie goed te verklaren: ouders kunnen makkelijk veel rupsen vinden waardoor zij minder vaak hun jongen hoeven te voeren. Wat ook voor deze gedachte pleit is de waarneming dat jonge koekoeken pas in juli in de nesten zijn aangetroffen; Lack (1963) schrijft dat rupsen het belangrijkste voedsel zijn voor volwassen koekoeken, ook om eieren aan te maken. Dat zou kunnen betekenen dat koekoek-vrouwtjes pas in juni eieren kunnen aanmaken en leggen, waardoor jongen pas vanaf eind juni in nesten van graspiepers worden aangetroffen. Deze gedachte zou dan ook verklaren waarom eieren van koekoeken niet bij de eerste legsels van graspiepers worden aangetroffen.

Het is in dit verband opvallend dat Chance (1940) koekoek-eieren aantrof bij graspiepers tussen 11 mei en 30 juni. Volgens Lack (1963) begint eileg bij graspiepers een week na die bij heggenmussen. Koekoekparasitatie bij heggenmussen vindt met name plaats tussen 8 mei en 11 juni. Dan zou parasitisme bij graspiepers grotendeels plaats moeten hebben tussen 15 mei en 18 juni, waarbij ik voor nu aanneem dat legtijden niet zijn veranderd (maar dat zijn ze waarschijnlijk wel vanwege het opwarmend voorjaar). Omdat koekoeken niet of nauwelijks meer vroeg in het broedseizoen worden aangetroffen bij graspiepers is het de vraag of met name fenologisch vroege rupsen minder talrijk zijn geworden waardoor koekoeken nu (grotendeels) pas in juni eieren leggen, en ligt daar mogelijk een sleutel voor hun afname?

De koekoek verdient meer aandacht, als intrigerende grote insecteneter én omdat de aanwezigheid van koekoeken indicatief voor een soortenrijke zangvogelgemeenschap (Morelli 2017), waar waardvogels nog in hoge dichtheden voorkomen (Stokke 2007). Dat koekoeken in de open droge duinen tegenwoordig (waarschijnlijk) zijn beperkt tot alleen graspiepers geeft te denken over de dichtheden andere waardvogels: koekoeken werden in de eerste helft van de twintigste eeuw zelfs regelmatig bij taputen aangetroffen (Van Oosten 2018b)!

In 2018 zijn ook insecten bemonsterd in het Vogelduin (Van Oosten 2018a), op vrijwel dezelfde wijze als in 2019 (sprinkhanen zijn toen alleen in juli geteld. Een korte vergelijking tussen beide jaren laat grote verschillen zien in aantallen bemonsterde insecten. Zowel de bordvalvangsten als de sleepnetvangsten resulteren in 2019 in veel kleinere aantallen. Het ligt voor de hand dat ook andere insecten, zoals rupsen, die nauwelijks worden bemonsterd met beide methodes, in veel kleinere aantallen aanwezig waren in 2019. Deze gedachte vindt steun in de sterke achteruitgang van bepaalde dagvlinders van 2018 op 2019, zoals heivlinders en kommavlinders (nieuwsbericht De Vlinderstichting, 5 september 2019). Bovendien waren rozenkevers, in andere jaren zeer algemeen tussen grofweg 20 mei en 10 juni, nagenoeg afwezig in 2019. We weten niet in hoeverre de conditie van de nestjongen en andere broedbiologische parameters meevariëren met deze grote schommelingen in het insectenaanbod, maar vermoedelijk zullen effecten optreden. Zo zien we dat nestjongen in 2015 gemiddeld een wat groter gewicht lijken te hebben voor hun vleugellengte dan in 2019, voor graspiepers en roodborsttaputen.

Het is de wens om de nu vastgestelde waarnemingen en verschillen tussen de gebieden de komende jaren nader te onderzoeken en te kunnen verklaren, om zo uiteindelijk de belangrijke rol die insecten spelen in het ecosysteem van droge duinen beter te doorgronden en om insecten zo meer onder de aandacht te brengen. Wanneer we een meerjarige steekproef van de relaties tussen insectenabundantie-dieet-lichaamsconditie-nestsucces hebben, kunnen die gegevens in verband brengen met terreineigenschappen die eventueel door beheer te sturen zijn. Uiteindelijk gaat het erom te weten hoe duingraslanden, waarvoor Nederland een belangrijke verantwoordelijkheid draagt, de

soorten kan herbergen die het herbergt, en waardoor verschillen tussen terreinen bestaan. Hiervoor is gedetailleerde ecologische kennis nodig van algemene en sterk afgenomen soorten, zoals de insecteneters in dit onderzoek en doorlopend onderzoek aan tapuiten.

Literatuur

- Agatho Br. 1961. De Roodborsttapuit *Saxicola torquata*, een onderzoek naar zijn leefwijze en broedbiologie. Natuurhistorisch Genootschap Limburg (publicatie 15), Maastricht (Alcedo-uitgave).
- Van der Beek M. 2009. What's on the menu? MSc stage Stichting Bargerveen / Radboud Universiteit.
- Chance EP. 1940. The Truth about the Cuckoo. London.
- Frankvoort W. & Hubatsch H. 1966. Unsere Wiesenschmätzer. Wittenberg Lutherstadt.
- Fuller RJ & Glue DE. 1977. The breeding biology of the Stonechat and Whinchat. *Bird Study* 24: 215-228.
- Glutz von Blotzheim UN & Bauer KM. 1992. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Deel 9. Wiesbaden.
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, Stenmans W, Müller A, Sumser H, Hörren T, Goulson D & De Kroon H. 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12: e0185809.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Lack D. 1963. Cuckoo hosts in England. *Bird Study* 10: 185-202
- Van Oosten H. 2016a. Een pilotstudie naar nestpredatoren van in het duin broedende Graspiepers en Roodborsttapuiten. *Limosa* 89: 179-184.
- Van Oosten HH. 2016b. Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands. *Ardea* 104: 199-212.
- Van Oosten HH. 2018a. Insectenabundantie in tapuitengraslanden: beknopte vergelijking Vogelduin, Veluwe en vliegbasis Soesterberg. *Oenanthe Ecologie*, Wageningen.
- Van Oosten HH. 2018b. Nederlandse Tapuiten als waardvogels voor Koekoeken. *Limosa* 91:71-78.
- Van Oosten H. & Van den Burg B. 2016. Beknopt overzicht stressoren voor duingraslandavifauna. *Oenanthe Ecologie*, Wageningen / Stichting Biosfeer, Otterlo.
- Sohns G. 2001. Schwarzkehlchen – *Saxicola torquata*. In: Arbeitsgemeinschaft Berlin-Brandenburgischer Ornithologen (Hrsg): Die Vogelwelt von Brandenburg und Berlin. Rangsdorf.
- De Vlinderstichting, 5 september 2019. Rampjaar voor heivlinder en kommavlinder.
- Yanes M. & Suárez F. 1995. Nest predation patterns in ground-nesting passerines on the Iberian Peninsula. *Ecography* 18: 423-428.

Oenanthe Ecologie

Ooststeeg 144
6708 AZ Wageningen

W oenanthe-ecologie.nl
E info@oenanthe-ecologie.nl
T 0620076423

KvK 62497138

