

Een veldstudie naar knelpunten voor de tapuit op de Veluwe



In opdracht van Provincie Gelderland

Een veldstudie naar knelpunten voor de tapuit in Gelderland

H. Herman van Oosten

Foto voorkant: vrouwtje tapuit voert twee jongen, Stroeërheide, juni 1970. Gerrit de Graaff.
<http://www.de-veluwenaar.nl/2015/05/15/de-tapuit-nestelt-graag-in-konijnenholen/>

Wijze van citeren

Van Oosten H.H. 2019. Een veldstudie naar knelpunten voor de tapuit *Oenanthe oenanthe* in Gelderland. 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	4
Achtergrond	5
Kennisvragen en Doel	8
Methodiek	10
Gebieden	10
Veldwerk	11
Tapuiteninventarisaties	11
Insectenbemonsteringen	11
Dieet nestjongen	12
Terreinkwaliteit	12
Resultaten	15
Tapuiteninventarisaties	15
Insectenbemonsteringen	16
Dieet nestjongen	26
Terreinkwaliteit	28
Discussie	30
Voedselkeuze	31
Voedselaanbod	32
Terreinkwaliteit en beheer	37
Mogelijke vervolstappen	40
Literatuur	41
Bijlage 1: overzicht zes locaties	43

Conclusies

1. De tapuit is zeer waarschijnlijk uitgestorven als broedvogel op de Veluwe en daarmee in Gelderland
2. Oorzaken uitsterven tapuit in Gelderland zijn feitelijk onbekend, maar het is waarschijnlijk dat de aantallen prooi-insecten sterk zijn afgenomen, mede als gevolg van stikstofdepositie. Hierdoor kunnen voedselknelpunten zijn ontstaan. Ook de afname van konijnen sinds de jaren tachtig heeft de soort geen goed gedaan. Daarnaast kan recreatie (loslopende honden) een verstorende rol spelen.
3. De onderzochte terreinen (Hulshorsterzand, Beekhuizerzand, Otterlose Zand, De Pollen, Wekeromse Zand en Mosselse Zand) lijken wat vegetatiestructuur en nestgelegenheid geschikt voor tapuiten
4. Deze terreinen hebben een grofweg dezelfde geledpotigenfauna; verschillen worden waarschijnlijk verklaard door subtiele verschillen in vegetatiehoogte en -dichtheid
5. Rol van insectenafname bij verdwijnen tapuit (en duinpieper) is onbekend, maar mogelijk zeer belangrijk. Helaas is onbekend welke prooien tapuiten op de Veluwe aan hun jongen hebben gevoerd, en in welke mate die prooien nu nog voorkomen in de verschillende terreinen
6. Roodborsttapuiten voeren dezelfde prooien als tapuiten aan hun jongen in de duinen; aan de hand van verschillende dichtheden roodborsttapuiten in verschillende terreinen kan een beeld worden gekregen van verschillen in insectenaantallen tussen terreinen, in relatie tot beheer
7. Extra beheermaatregelen als plaggen/chopperen/herverstuiven/begrazen speciaal gericht op de tapuit zijn momenteel niet direct nodig (zie punt 3), andere organismes in dit type habitat zullen mogelijk wel profiteren van beheermaatregelen. Tegengaan van verstoring (hekken, handhaving) moet zeer worden nagestreefd.
8. Desondanks is voortzetting van een goed beheer van het leefgebied / habitattype belangrijk om de kans op hervestiging overeind te houden, met een grotere beheernadruk op knelpunten voor insecten.
9. **Les van de tapuit:** in veel eerder stadium onderzoek (laten) doen naar knelpunten bij achteruitgaande soorten in hun leefgebied. We zullen nooit weten waarom de tapuit tussen 2000-2005 her en der snel achteruit is gegaan, de belangrijkste aansturende factor blijft onbekend. Mogelijk zijn de laatste paren door het toeval uitgestorven: nestpredatie, een vrouwtje extra dat omkwam op de trek, een ingestort broedhol.

Na korhoen, duinpieper en klapekster is dit de vierde soort van heide en stuifzand die is uitgestorven op de Veluwe, zonder dat we weten waarom. Meer inzicht in de oorzaken hiervan is belangrijk, mede om te voorkomen dat andere insectenetende vogelsoorten in de toekomst ook uitsterven, zoals de veldleeuwerik.

Knelpunten voor de tapuit *Oenanthe oenanthe* op Gelderse heiden

Weinig zangvogels zijn de afgelopen decennia zo sterk achteruit gegaan als de tapuit. In Gelderland balanceert de soort op de rand van uitsterven. Waarom is dit zo en waarom ontbreekt de soort in ogenschijnlijk geschikte gebieden? Door de ecologie van de tapuit onder de loep te leggen kunnen knelpunten bepaald worden voor tapuiten in hun Gelders landschap.

1. Achtergrond

Aantasting van een ecosysteem wordt vaak pas zichtbaar door aantalsveranderingen in vogelpopulaties die vanwege hun ecologie strikt aan dat ecosysteem gebonden zijn. De achteruitgang van onder andere tapuiten en duinpiepers is indicatief voor malaise op binnenlandse zandverstuivingen en aangrenzende zandige heideterreinen. De binnenlandse achteruitgang van de tapuit staat niet op zichzelf: ook op nationale schaal is deze aansprekende soort zeer sterk achteruit gegaan sinds het midden van de jaren tachtig.¹ Algemeen wordt aangenomen dat vergrassing door verzuring en vermessing en de sterk afgenomen konijnenpopulatie aan de wieg hebben gestaan van de Nederlandse tapuitenachteruitgang.² Om open, zandige ecosystemen te herstellen worden verstuivingen gereactiveerd en wordt begrazing ingezet om de vegetatiehoogte terug te dringen en kruidenrijke en insectenrijke vegetaties te herstellen. Toch komen nemen tapuiten en andere soorten niet toe. Blijkbaar nemen de getroffen maatregelen de knelpunten onvoldoende weg en zijn er ook andere, onbekende factoren die faunaherstel in de weg staan. Welke dat kunnen zijn is onderwerp van het hier gepresenteerde voorstel voor veldonderzoek.

Ook Gelderland ontkomt niet aan de tapuitenmalaise: de tapuit bevindt zich in een zeer ongunstige staat van instandhouding en er zal voor deze soort (en duinpieper) een soortherstelprogramma worden opgesteld.³ Tot in de jaren tachtig kwam de tapuit wijd verspreid voor op de heidevelden maar sindsdien is de soort sterk afgenomen. Het heeft er alle schijn van dat de tapuit op het punt staat te verdwijnen uit Gelderland, zonder dat bekend is wat de precieze oorzaken zijn. Er zullen locatiespecifiekefactoren een rol spelen die alleen door veldonderzoek kunnen worden bepaald -alleen literatuurstudie verzandt in herkauwen van algemeenheden. Zonder gerichte kennis van causale mechanismen achter veranderingen in dierpopulaties is het succes van te nemen beheermaatregelen afhankelijk van het toeval: met wat geluk worden onbekende belemmerende factoren die planten- of dierenpopulaties beperken in hun groei weggenomen, maar soms ook niet. Dat is een frustrerende zaak en ook in financieel opzicht een hele opgave.

Uit een recente analyse blijkt dat drie onderzochte tapuitenpopulaties door onderling verschillende factoren worden geremd.⁴ Er lijkt dus geen gouden ingreep te zijn waarmee

de voltallige Nederlandse populatie te redden is. Om tot herstel van de Gelderse populatie te komen door bescherming en beheer is het primair van belang dat de gebiedspecifieke knelpunten worden bepaald door veldonderzoek.

Knelpunten en beschikbare kennis

Sinds 2007 worden knelpunten voor tapuiten en andere grondbroedende zangvogels in relatie met hun ecosysteem bestudeerd op drie lokaties in Nederland. Het gaat om het Noord-Hollands Duinreservaat bij Castricum (NHD), de Kop van Noord-Holland en het heide-stuifzandgebied in Nationaal Park Drents-Friese Wold (Aekingerzand). In alle populaties wordt de aantalsontwikkeling als product van jongenproductie en de jaarlijkse overleving van de vogels gemonitord aan de hand van individueel herkenbare gekleurde vogels. In het NHD wordt daarnaast de broedecologie van de soort bestudeerd, zoals de habitateisen, het dieet van de nestjongen en de aantallen beschikbare prooien. Uit dit jarenlange onderzoek komen een aantal facetten naar voren die ook voor het beheer van de Gelderse tapuitenpopulatie en het herstel van leefgebieden van toepassing kunnen zijn.

(1) voedselbeschikbaarheid

Verzuring en vermesting hebben samen met de afname van het konijnen geleid tot grootschalige verandering in de vegetatie van open terreinen als zandverstuivingen en aangrenzende heideterreinen. Door veranderingen in, bijvoorbeeld, de dikte van de strooisellaag, microklimaat, plantkwaliteit en plantensoorten zal de insectenfauna van deze voedselarme terreinen sterk zijn veranderd en waarschijnlijk is de abundantie van insecten sterk afgenomen. Hierdoor zullen er minder prooien beschikbaar zijn voor insectivoren. Het is waarschijnlijk dat grotere insectivoren eerder tegen een voedselknelpunt oplopen dan kleine insectivoren vanwege hun grotere voedselvraag. Een recente studie laat zien dat de zeldzame tapuit grofweg twee keer zoveel voedsel nodig heeft als de kleinere en algemene roodborsttapuit, hoewel zij beide hetzelfde prooispectrum gebruiken als voer voor hun nestjongen.⁵ Mogelijk vormt de sterke afname van insecten⁶ wél een knelpunt voor tapuiten maar in mindere mate voor roodborsttapuit. Welke prooien Gelderse tapuiten aan hun jongen voeren en welke prooien dus in grote aantallen beschikbaar moeten zijn is onbekend. Omdat de entomofauna een resultante is van bodemkarakteristieken en de bijbehorende specifieke vegetatie zal het dieet op de Veluwe kunnen verschillen van het Castricummer dieet.

(2) tekort aan nestlokaties

Tapuiten broeden in verreweg de meesten gevallen in holten, zoals ingerotte boomstronken of konijnenholen. Minder vaak wordt onder takkenbossen gebroed of onder een dichte heidepol. Door deze afhankelijkheid kan een tekort aan nestgelegenheid ontstaan en wellicht speelt dat sinds de achteruitgang van het konijn een rol bij de tapuitenmalaise. Plaatsen van nestkasten vindt momenteel plaats in de kustduinen, op de voormalige Vliegbasis Soesterberg in de provincie Utrecht en op het Aekingerzand, op de grens van

Drenthe en Friesland. In laatstgenoemd gebied en ook in de duinen bij Castricum maken tapuiten daadwerkelijk gebruik van nestkasten. In hoeverre nestgelegenheid beperkend is op de Gelderse heidevelden is onbekend.

(3) nestpredatie

In een gezond ecosysteem zal een soort niet snel verdwijnen door soortspecifieke predatie. Hooguit zullen de aantallen worden beperkt op een bepaald niveau. Wanneer de populatie kleiner is zal het voor de predator niet lonen om veel foerageertijd in het opsporen van deze prooi te steken en zal deze omschakelen naar een andere prooi. Toch treedt in de duinen bij Castricum en ook op het Aekingerzand sterke nestpredatie en predatie van broedende vrouwtjes door vossen op, bij tapuiten.⁷ Zó sterk dat nesten beschermd worden met kippengaas om predatie te voorkomen, omdat deze kleine en geïsoleerde populaties zeer kwetsbaar zijn. Het is niet uit te sluiten dat nestpredatie ook in andere tapuitenpopulaties in Nederland een belangrijke beperkende rol spelen. In hoeverre predatie van tapuitennesten in Gelderland een populatiebeperkend effect heeft is onbekend.

(4) sterfte van jongen na uitvliegen

Populatiegroei bij zangvogels zoals de tapuit wordt in sterke mate gestuurd door de overleving van jongen. Voor veel zangvogels is de periode na uitvliegen een belangrijke periode omdat jongen op eigen benen leren staan. Ze moeten dus snel leren voedselzoeken en predatoren herkennen. Het eerste vereist een ruim aanbod van makkelijk te vangen prooien, het tweede een niet al te groot predatoraanbod. Overleving van jongen vaststellen is belangrijk: nesten kunnen succesvol zijn maar dat kan in feite een schijnsucces zijn als de jongen vlak na uitvliegen worden gepredeerd of als ze omkomen door gebrek aan specifieke prooi-soorten. Dit vormt een knelpunt voor populatiegroei.⁸ In welke mate uitgevlogen jongen hun eerste weken na uitvliegen overleven is niet bekend voor Gelderland.

(5) niet-uitkomen van eieren

In de duinen bij Castricum komen meer eieren niet uit dan op grond van de literatuur verwacht. Deze eieren zijn verzameld en geïnspecteerd; de embryo's vertoonden vaak morfologische afwijkingen maar niet altijd. De vraag is natuurlijk waarom deze eieren niet uitkomen en waarom we die afwijkingen zien: mogelijk spelen gifstoffen een rol,⁹ mogelijk inteelt. In dat laatste geval zullen ook andere zeer kleine populaties kwetsbaar blijken vanwege de grote plaatstrouwheid van tapuiten waardoor inteelt een reëel probleem kan worden,¹⁰ bijvoorbeeld in de resterende Gelderse paren.

(6) verstoring

Hoewel tapuiten lokaal succesvol broeden naast drukke wandelpaden lijkt de soort toch gevoelig te zijn voor onvoorspelbare verstoring van bijvoorbeeld recreanten die buiten de paden gaan wandelen of loslopende honden.¹¹ Bovendien kent de soort een grote terugkeerafstand en terugkeersnelheid,¹² waardoor enkele opeenvolgende verstoringen

kunnen leiden tot langdurig uitstel van nestbezoek met afkoeling van eieren en jongen als poptentieel gevolg. Toenemende recreatiedruk kan leiden tot een toegenomen verstoring van Gelderse tapuiten, zeker wanneer toezicht geen gelijke tred houdt met toenemende recreatie.

2. Kennisvragen

Voor gerichte en kostenefficiënte maatregelen ter bescherming van tapuiten op de Gelderse heidevelden moeten deze potentiële knelpunten worden onderzocht om de gebiedseigen knelpunten voor de Gelderse populatie te doorgronden. Hierbij moeten de volgende kennisvragen worden beantwoord:

1. Wat is de populatieomvang gemeten als het aantal territoriale mannetjes en broedende vrouwtjes?
2. Wat is de productiviteit van deze populatie, gemeten als het aantal uitgevlogen jongen uit eerste en tweede legfels?
3. In welke mate overleven jongen de eerste maand na uitvliegen?
4. Wat zijn de ecologische karakteristieken van broedterreinen én terreinen waar de afgelopen tien jaar nog tapuiten hebben gebroed (vegetatiestructuur, diversiteit en abundantie prooiinsecten, nestgelegenheid en aantallen konijnen)?
5. Van welke prooi is deze populatie afhankelijk: welke prooi worden aan de nestjongen gevoerd?
6. In welke mate komen terreinen met overeenkomende ecologische karakteristieken elders voor in Gelderland?

3. Doel van het onderzoek

Doel van de hier voorgestelde werkzaamheden is inzicht te krijgen in knelpunten voor de resterende tapuiten in Gelderland, analoog aan beheergerelateerd onderzoek in de kustduinen bij Castricum. De kernvraag luidt: waardoor wordt de Gelderse populatie beperkt in zijn groei? Om tot beantwoording van deze vraag te komen zullen in het onderzoek een aantal potentieel beperkende factoren onder de loep genomen worden. Deze factoren blijken een rol te spelen in enkele andere onderzochte populaties in Nederland. Beantwoording van de onderzoeksvraag zal duidelijk maken of knelpunten door (beheer)maatregelen kunnen worden opgeheven.

Het onderzoek omvat de volgende onderdelen:

1. Monitoren van territoriale mannen en broedende vrouwtjes in minstens vier terreinen waar tot zeer recent nog tapuiten hebben gebroed of nog steeds broedpogingen doen.

2. Monitoren van tapuiten in ogenschijnlijk geschikte gebieden (ISK Harskamp, ASK Oldebroek, Ermelose Hei, Edese Hei, Ginkelse Hei, Kootwijkerzand, Hoog Buurlosche Heide, Zandverstuiving Doornspijk (noord van A28), Doornspijkse Heide).
3. Zoeken eerste en tweede legsels en deze enkele malen controleren om legselgrootte, uitkomstsucces van het legsel en overleving nestjongen te bepalen.
4. Vaststellen nestjongendieet door voerende ouders bij het nest te filmen.* Voor gerichte beheermaatregelen is het van belang te weten hoe tapuiten gebruik maken van het terrein en van welke prooien ze afhankelijk zijn.
5. Bemonsteren van aantallen prooiïinsecten door (1) transecttellingen, (2) sleepnetmonsters en (3) bordvallen, in drie terreinen waar tot recent tapuiten hebben gebroed (Beekhuizerzand, De Pollen, Otterlose Zand) en drie terreinen waar tapuiten al langer verdwenen zijn (Wekeromse Zand, Mosselse Zand, Hulshorsterzand,). Door deze bemonsteringen gedurende het hele seizoen uit te voeren wordt een goed beeld verkregen van seizoenseffecten op de entomofauna, de beschikbaarheid van prooien voor insectivoren en eventuele verschillen tussen de gebieden.

** indien tapuitennesten worden gevonden. Anders nesten van roodborsttapuit in 'tapuitengebieden'.*

Methodiek

Gebieden

In 2018 zijn tapuiteninventarisaties uitgevoerd in 14 terreinen op de Veluwe (fig. 1). Deze terreinen zijn uitgekozen hetzij door het relatief recent voorkomen van territoriale tapuiten, hetzij door ogenschijnlijke geschiktheid voor tapuiten. In zes van de 14 terreinen is daarnaast in detail gekeken naar de nestgelegenheid, de samenstelling van de geleedpotigenfauna en de vegetatiestructuur. De zes detailgebieden worden hieronder kort besproken.

(1) *Hulshorsterzand* (beheer: Natuurmonumenten). Deze grootste stuifzandkern van Noordwest-Europa is tussen 2012 en 2016 door terreinbeheer flink vergroot: bossen maakten plaats voor openheid, met als doel karakteristieke soorten weer danwel meer ruimte te bieden. Landschappelijk doen de kapvlaktes in het terrein sterk denken aan kapvlaktes op het Aekingerzand. In laatstgenoemd terrein broedt de grootste binnenlandse populatie tapuiten van Nederland. Begrazing vindt plaats door schapen met een herder, en door grote zoogdieren als edelherten.

(2) *Beekhuizerzand* (beheer: gemeente Harderwijk). Het Beekhuizerzand heeft een nevenfunctie als militair oefenterrein. In 2003 zijn in het Beekhuizerzand herstelmaatregelen uitgevoerd, om stuivend zand weer de ruimte te geven. In 2004 werd het rustige gebied voor het publiek ontsloten door aanleg van een geasfalteerd fietspad langs de zuid- en oostkant. Tapuiten hebben hier in 2008 voor het laatst gebroed. Begrazing vindt soms plaats door tijdelijk inscharen van geiten of schapen.

(3) *Otterlose Zand* (beheer: Stichting Het Nationale Park De Hoge Veluwe). Een gesloten buntgras-korstmos vlakte, waar recent sleuven in zijn gegraven ten faveure van verstuiwing. In 2012 was nog een territoriale, zingende, man tapuit aanwezig. Begrazing vindt plaats door in het park aanwezige zoogdieren als edelherten en moeflons; er zijn geen grote grazers ingeschaard.

(4) *De Pollen / Oud-Reemsterzand* (beheer: Stichting Het Nationale Park De Hoge Veluwe). De stuifzandkern heeft rond 2003 meer ruimte gekregen door naaldbos aan de zuidkant te kappen. Op de ontstane ijl-grazige kapvlakte broedden nog tot in 2012 succesvol tapuiten (in een konijnenhol) en tot in 2014 was nog een zingende, territoriale man aanwezig. Begrazing vindt plaats door in het park aanwezige zoogdieren als edelherten en moeflons; er zijn geen grote grazers ingeschaard.

(5) *Wekeromse Zand* (beheer: Geldersch Landschap en Kasteelen). In 1992 en 2012 zijn delen van dit stuifzandgebied opengemaakt, ten faveure van stuivend zand. In 2012 zijn moeflons ingeschaard om vergrassing van de opengemaakte delen te voorkomen. Het laatste tapuiterterritorium werd in 2004 vastgesteld.

(6) *Mosselse Zand* (beheer: Natuurmonumenten). Onderdeel van de Planken Wambuis. Heide-stuifzand gebied, waarvan een deel is afgesloten voor publiek. Tapuiten zijn na 2005 verdwenen als broedvogel. In de noordoosthoek van het Mosselse Zand is bos gekapt ten faveure van stuifzand en bijbehorende vegetatie.

Veldwerk

1. Tapuiteninventarisaties

Tussen 6 april en 18 juli zijn de 14 gebieden onderzocht op het voorkomen van broedende tapuiten. Tegelijkertijd werden de aantallen eventuele doortrekkende tapuiten genoteerd, als indicator voor de aantrekkelijkheid van een terrein voor tapuiten. Afhankelijk van de overzichtelijkheid van een terrein werden één of meerdere bezoeken gebracht. Indien één bezoek werd gebracht, was de bezoekdatum zo gekozen dat de aanwezigheid van broedende tapuiten goed zou kunnen worden vastgesteld, hetzij door baltsgedrag, hetzij door druk alarm en voergedrag van volwassen vogels.

2. Insectenbemonsteringen

In de zes detailgebieden zijn in drie rondes geleedpotigen bemonsterd: (1) eind mei (voeren van nestjongen eerste leg), (2) eind juni (periode tweede leg) en midden juli (voeren van nestjongen tweede leg). De weeromstandigheden waren in grote lijnen gelijk tussen de bemonsteringen en tussen de gebieden, geholpen door de zeer warme en zeer droge zomer van 2018. 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 geleedpotigen zijn in een 70% EtOH oplossing bewaard, in het veld. De 20 borden samen vormen één monster.
- Slagnet: per detailgebied zijn drie monsters genomen en elk monster bestaat uit 150 slagen met een slagnet, genomen terwijl in een rustig tempo tegen de wind in werd gelopen. Het vegetatietype per monster werd genoteerd (bijvoorbeeld: korstmos-buntgras, *Molinia*, etc). De inhoud werd per monster in een 500ml pot overgebracht, met een 70% EtOH oplossing. Op een ander moment zijn de geleedpotigen 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 geleedpotigen werden met behulp van een binoculair geteld en tot op orde gedetermineerd om een goed beeld te krijgen van de abundantie van geleedpotigen door het broedseizoen heen. De bemonsteringen zijn op dezelfde wijze uitgevoerd in duingebied het Vogelduin (deel van het Noord-Hollands Duinreservaat, bij Castricum); hier broeden

tapuiten nog jaarlijks en lijkt de voedselsituatie in orde; het gebied wordt in dit rapport als een referentiegebied beschouwd.

De bemonsteringen zijn voor een tweetal analyses noodzakelijk:

- Bepalen in hoeverre de zes terreinen overeenkomen in de samenstelling van hun geleedpotigenfauna, zowel wat aantallen als soort-samenstelling betreft.
- Bepalen in hoeverre de geleedpotigenfauna verandert in aantallen en orde-samenstelling gedurende het broedseizoen.

Gelijktijdig heb ik ook dezelfde bemonsteringen kunnen uitvoeren in de tapuitenpopulatie bij Castricum. De gegevens uit Castricum vormen een referentie voor de Veluwe-gegevens, omdat daar nog tapuiten broeden.

Ik bespreek eerst de verschillen tussen de gebieden voor mei, dan voor juni en tenslotte voor juli. Vervolgens onderzoek ik aan de hand van een principale componenten analyse (PCA met log getransformeerde waarden om het effect van grote tellingen te matigen) in hoeverre de zes gebieden overeenkomen wat betreft de geleedpotigenfauna met slagnetten bemonsterd, en hoe ze verschillen van referentiegebied Vogelduin bij Castricum.

3. Dieet nestjongen

Helaas werden geen broedende tapuiten aangetroffen op de Veluwe, in 2018. Om toch meer te weten te komen over de relatie tussen geleedpotigen en de tapuit, zijn bij vier nesten van de verwante roodborsttapuit voerende volwassen vogels gefilmd. Uit eerder onderzoek in een tapuitenpopulatie bij Castricum bleek dat roodborsttapuiten grofweg dezelfde prooien aan hun jongen voeren als tapuiten doen, in tegenstelling tot graspiepers die een heel ander dieet hebben.¹³ Op 2, 3 en 31 mei zijn de nesten gefilmd, drie op het Hulshorsterzand en een op het Wekeromse Zand. Helaas zijn de opnames van het laatste nest niet goed bruikbaar omdat de jongen te oud waren. In die fase gaat de prooioverdracht bijzonder snel en zijn de prooien nauwelijks te herkennen. Per nest is een dag gefilmd, met behulp van videocamera's geplaatst op een laag statief. De camera (Sony HDR-CX11, HDR-SR10E of Canon HF 100E) werd onder een afdakje van camouflageplastic gezet en deels bekleed met mos. Na ongeveer 4 uur filmen is de batterij vervangen om weer vier uur te kunnen filmen. Plaatsing van de videocamera bij het nest vormde geen probleem voor roodborsttapuiten: voeren werd binnen 5-10 minuten hervat. In totaal heb ik zo 227 voederings vastgelegd.

4. Terreinkwaliteit

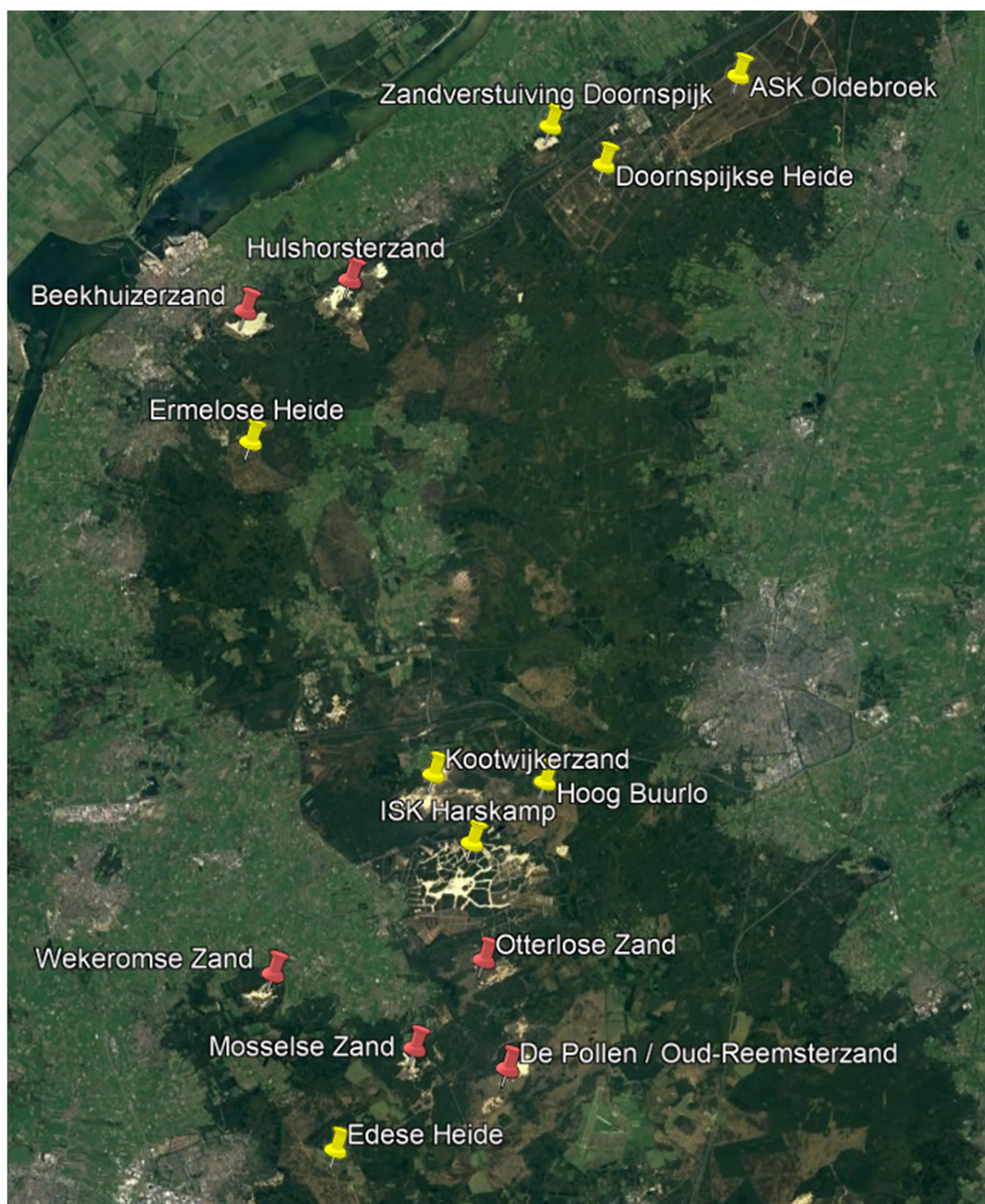
In de zes detailgebieden is de terreinkwaliteit voor tapuiten ingeschat op de volgende wijze. per gebied zijn drie plots van 1 hectare (zie bijlage 1) uitgekamd waarbij genoteerd werden:

- Potentieel nestplaatsaanbod, bepaald als aantal aanwezige boomstronken, takkenhopen, konijnenholen.
- Vegetatiestructuur, waarbij onderscheid is gemaakt tussen:

- zand-haarmos
- korte vegetatie (1-5cm)
- lange vegetatie (> 5cm)
- heide
- aantal dode bomen (liggend)
- aantal bomen



Foto 1. Nest van tapuit, na broeden blootgelegd (juni 1970, Stroeërheide, Gerrit de Graaff).



Figuur 1. De 14 terreinen die bezocht zijn. In de rood-gemarkeerde terreinen is in detail naar voedselaanbod, vegetatiestructuur en nestgelegenheid gekeken. De geel-gemarkeerde terreinen zijn onderzocht op de aanwezigheid van broedende tapuiten.

Resultaten

1. Tapuiteninventarisaties

In geen van de 14 onderzochte terreinen zijn broedende tapuiten aangetroffen in 2018. Wel was, waarschijnlijk, een territoriale mannetjestapuit aanwezig in doelengebied Mike op het ISK Harskamp. Deze vogel was ongepaard en zwierf door het gebied (foto 5). Het betrof een oud mannetje; mogelijk was het een van de drie territoriale mannetjes die in 2015 zongen in doelengebied Mike. Dit betekent dat de tapuit waarschijnlijk is uitgestorven als broedvogel op de Veluwe, hoewel niet kan worden uitgesloten dat solitaire territoriale mannetjes hier en daar nog voorkomen.

Doortrekkende tapuiten werden in de meeste gebieden waargenomen door mij (tabel 1), en door anderen (waarneming.nl). Een late doortrekker betrof een vrouwtje dat op 6 juni door mij werd waargenomen op De Pollen – dergelijke waarnemingen werden en worden ten onrechte veelal als indicatief voor een territorium gemeld. In tabel 2 staat voor een aantal gebieden het laatste jaar waarin broedgevallen of territoria zijn vastgesteld, op de Veluwe. Hierbij zitten niet meldingen van zingende mannetjes op waarneming.nl, omdat doortrekkers ook kunnen zingen, ondermeer.

Tabel 1. Maximum aantal doortrekkende tapuiten vastgesteld per lokatie.

Gebied	Datum	Max. aantal
Beekhuizerzand	22-5-2018	5
Hulshorsterzand	22-5-2018	10
ISK	25-5-2018	5
Wekeromse Zand	8-5-2018	2
Pollen	23-5-2018	20
Otterlose Zand	3-5-2018	7
Edese Heide	8-5-2018	2
Hoog Buurlo	9-5-2018	3
Mosselse Zand	24-5-2018	2

Tabel 2. Het jaartal per terrein waarin voor het laatst territoria / broedgevallen zijn vastgesteld, voor enkele terreinen op de Veluwe.

terrein	jaar	#	opmerking	referentie
ISK Harskamp	2018	1	2018: 1 man, 2015: 3 man	N. Gillissen / Sovon
ASK Oldebroek	2014	1		N. Gillissen / Sovon
Kootwijkerzand	2002	4	2009:0, 2017:0	Deuzeman 2009, Deuzeman & Vogel 2017 ¹⁴
Doornspijkse Heide	2005	3	2011:0, 2018:0	N. Gillissen / Sovon
Beekhuizerzand	2008	2	2 nesten	Vogelwacht Veluwe-Noord 2010 ¹⁵ , R. Pannekoek
De Pollen	2014	1	2014: zingende man, 2012: uitgevlogen jongen	H. van Oosten
Otterlose Zand	2012	1	zingende man	H. van Oosten
Wekeromse Zand	2004	1		in: Nijssen et al. 2007 ¹⁶
Mosselse Zand	2005	1	2005: 1, 2004: broedgeval, 1986: 19.	H. ten Seldam

2. Insectenbemonsteringen

In totaal zijn 48.548 geleedpotigen tot op orde gedetermineerd, waarvan er 4768 gevangen zijn met bordvallen en 43.780 met het slagnet. De transecttellingen leverden enkele tientallen geleedpotigen op. Sprinkhanen zijn alleen geteld bij de laatste transecttellingen in juli, omdat ze dan het grootste formaat hebben en dus goed zichtbaar zijn.

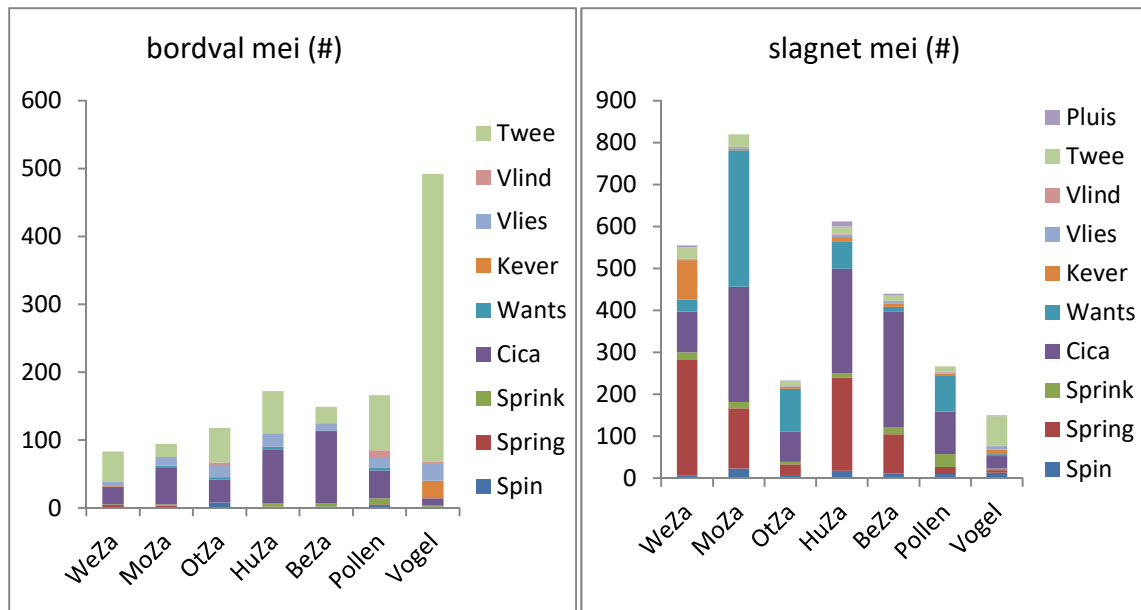
Mei

In periode waarin tapuiten jongen in het nest hebben (tweede helft van mei) werden per gebied geleedpotigen gevangen in verschillende aantallen en een verschillen soort-samenstelling (feitelijk orde-samenstelling). In figuur 2 staat het absoluut aantal gevangen geleedpotigen gevangen met bordvallen en slagnetten, in figuur 3 de relatieve soortensamenstelling per gebied voor beide vangstmethoden.

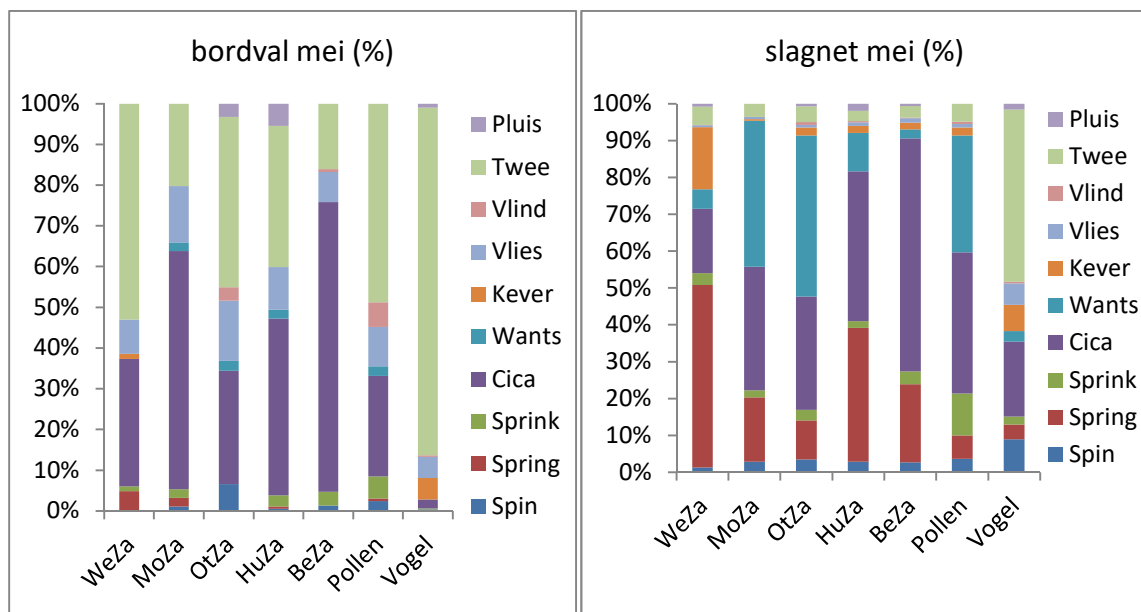
Met bordvallen zijn vooral cicades, vliesvleugeligen en tweevleugeligen gevangen (fig. 2, links). Op de Veluwe zijn de totale aantallen het laagst op het Wekeromse Zand ($n=83$) en het hoogst op het Hulshorsterzand ($n=182$), met gemiddeld 133 ± 40 individuen per terrein. De aantallen verbleken bij die in het Vogelduin ($n=497$), waar nog tapuiten broeden. De relatieve samenstelling van de geleedpotigen is grofweg hetzelfde in de zes locaties op de Veluwe (fig. 3, links): cicades, vlies- en tweevleugeligen vormen de hoofdmoot, in wat verschillende verhoudingen tussen de gebieden. Het Vogelduin is anders: hier vormen alleen tweevleugeligen de hoofdmoot en ontbreken cicades nagenoeg. Wel zijn kevers wat talrijker.

De slagnetgegevens geven een ander beeld (fig. 2, rechts), een reden om insecten op verschillende manieren te bemonsteren. Gemiddeld werden 487 ± 222 individuen gevangen per terrein op de Veluwe. De aantallen gevangen geleedpotigen variëren sterk tussen de zes Veluwe-gebieden: de kleinste aantallen individuen zijn aangetroffen op het Otterlose Zand ($n=233$) en de grootste op het Mosselse Zand ($n=819$). Toch verschilt de relatieve samenstelling van ordes nauwelijks tussen deze twee gebieden (fig. 3, rechts). Opvallend is dat de kleinste aantallen met het slagnet zijn gevangen in het Vogelduin ($n=150$).

De meeste gevangen geleedpotigen behoren tot de spingstaarten, de cicades en de wantsen, met wat variërende samenstelling per terrein. Tapuitengebied het Vogelduin laat een wat andere samenstelling zien: hier vormen tweevleugeligen de relatief grootste groep en zijn wantsen en springstaarten veel minder aangetroffen.



Figuur 2. Absoluut aantal geleedpotigen gevangen met bordval (links) en slagnet (rechts), mei.



Figuur 3. Relatief aantal geleedpotigen gevangen met bordval (links) en slagnet (rechts), mei.

De transecttellingen leverden in mei een wisselend beeld op (tabel 3). In enkele gebieden werden tientallen spinnen geteld (vooral wolfspinnen), namelijk op Otterlo, Vogelduin en met name de Pollen. In andere gebieden waren spinnen veel schaarser. Rozenkevers, een belangrijke prooi voor jonge tapuiten in het nest, werden vrijwel alleen in het Vogelduin geteld. Andere grote kevers, namelijk mestkevers, waren aanwezig op het Beekhuizerzand.

Tabel 3. Aantallen geleedpotigen geteld per transect pe terrein in mei

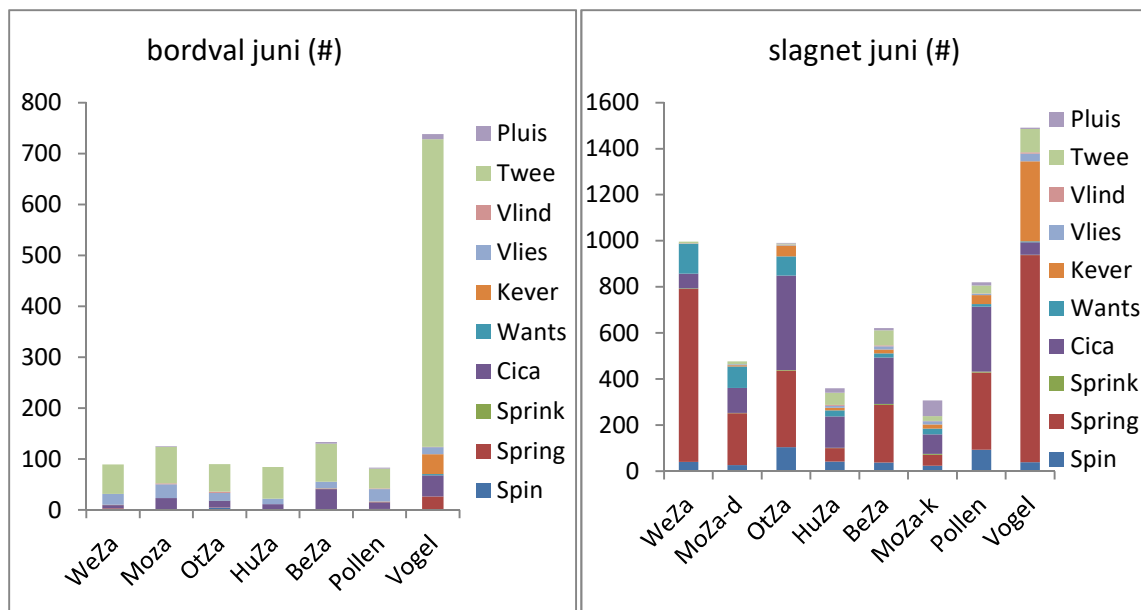
Locatie	Maand	Spinnen	Rozenkever	Mestkever
Wekeromse Zand	mei	6	0	0
Mosselse Zand	mei	9	0	0
Otterlose Zand	mei	35	0	1
Hulshorsterzand	mei	4	0	0
Beekhuizerzand	mei	4	1	17
Pollen	mei	105	0	8
Vogelduin	mei	34	268	0

Juni

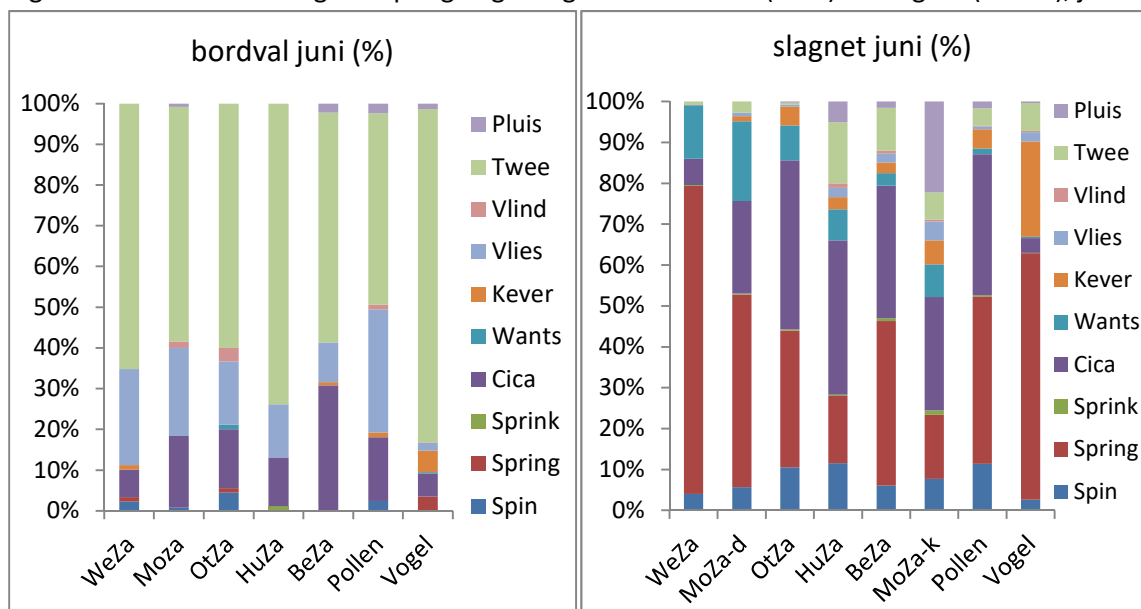
Eind juni is de periode waarin tapuiten vaak de jongen van een tweede nest voeren.

Met bordvallen zijn in juni minder geleedpotigen gevangen dan in mei, gemiddeld 101 ± 22 individuen (fig. 4, links). Op de Veluwe zijn de totale aantallen het grootst op het Beekhuizerzand ($n=133$) en het laagst op de Pollen ($n=83$) en op Hulshorst ($n=84$). Deze Veluwse maxima zijn flink lager dan de aantallen in het Vogelduin, waar $n=738$ geleedpotigen met bordvallen werden gevangen, voor het overgrote deel tweevleugeligen. De orde-samenstelling is anders dan in mei (fig. 5, links). Met name vliesvleugeligen en tweevleugeligen werden nu gevangen, terwijl het aandeel cicades lager is dan in mei. De relatieve samenstelling van de geleedpotigen is vrij constant voor de zes locaties op de Veluwe: cicades, vlies- en tweevleugeligen vormen de hoofdmoot, in wat verschillende verhoudingen tussen de gebieden. Het Vogelduin is anders: hier vormen alleen tweevleugeligen de hoofdmoot en ontbreken cicades nagenoeg. Wel zijn kevers wat talrijker dan op de Veluwe.

De slagnetgegevens geven een ander beeld: de zo gevangen aantallen geleedpotigen zijn juist hoger dan in mei (fig. 4, rechts). Gemiddeld werden 653 ± 288 individuen gevangen per terrein op de Veluwe. Op het Wekeromse en Otterlose Zand werden de grootste Veluwse aantallen aangetroffen ($n=996$ resp. 991), en op de kapvlakte van het Mosselse Zand en op Hulshorst de kleinste aantallen ($n=307$ resp. 359). Ook met slagnetten werden meer geleedpotigen in het Vogelduin gevangen dan op de Veluwe ($n=1492$). De meeste gevangen geleedpotigen behoren tot de spingstaarten, de cicades en de wantsen, met variërende samenstelling per terrein (fig. 5, rechts; bijvoorbeeld relatief groot aandeel springstaart op Wekerom en in het Vogelduin, en juist laag op de kapvlakte van Mossel en op Hulshorst). Tapuitengebied het Vogelduin herbergt meer kevers dan de Veluwe en ook de grootste aantallen springstaarten, terwijl wantsen en cicaden er nagenoeg afwezig zijn.



Figuur 4. Absoluut aantal geleedpotigen gevangen met bordval (links) en slagnet (rechts), juni.



Figuur 5. Relatief aantal geleedpotigen gevangen met bordval (links) en slagnet (rechts), juni.

De transecttellingen resulteerden nauwelijks in geleedpotigen, in juni (tabel 4). Slechts enkele spinnen werden geteld, maar geen grotere kevers.

Tabel 4. Aantallen geleedpotigen geteld per transect per terrein in juni.

Locatie	Maand	Spinnen
Wekeromse Zand	juni	0
Mosselse Zand	juni	2
Otterlose Zand	juni	0
Hulshorsterzand	juni	1
Beekhuizerzand	juni	0
Pollen	juni	0
Vogelduin	juni	2

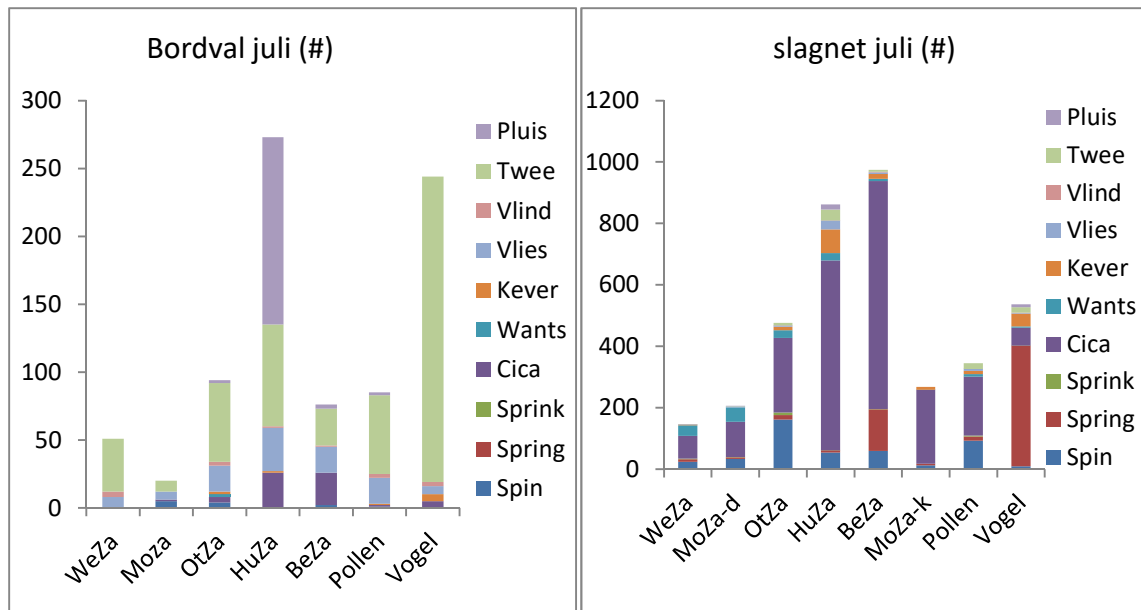
Juli

In juli worden de jongen uit tweede legsels van tapuiten zelfstandig en vindt de rui plaats, een energievretend proces.

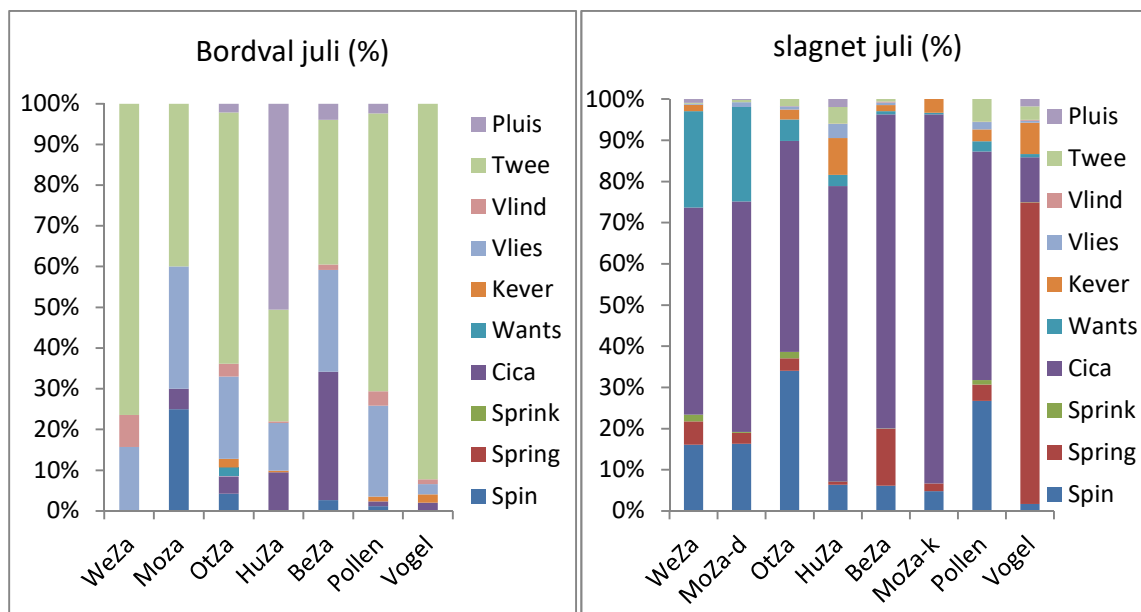
Met bordvallen zijn in juli minder geleedpotigen gevangen dan in juni, 100 ± 89 individuen per terrein op de Veluwe (fig. 6, links). Op de Veluwe zijn de totale aantallen het grootst op Hulshorst ($n=273$) en het laagst op Mossel ($n=20$). De hoge aantallen op Hulshorst komen voor rekening van grote aantallen plantenluizen die alleen daar gevangen zijn en niet in de andere gebieden. Zonder de grote aantallen op Hulshorst is het gemiddelde aantal gevangen geleedpotigen 65 ± 30 . De aantallen geleedpotigen op de Veluwe zijn flink lager (met uitzondering van het Hulshorsterzand) dan de aantallen in het Vogelduin, waar $n=245$ geleedpotigen met bordvallen werden gevangen. Tweevleugeligen zijn hier het algemeenst.

De orde-samenstelling verschilt in grote lijnen niet sterk van die in juni (fig. 7, links). Met name vliesvleugeligen en tweevleugeligen werden gevangen, met soms een groter aandeel spinnen (Mossel) of cicades (Beekhuizerzand). De relatieve samenstelling van de geleedpotigen is vrij constant voor de zes locaties op de Veluwe: cicades, vlies- en tweevleugeligen vormen de hoofdmoot, in wat verschillende verhoudingen tussen de gebieden. Het Vogelduin wijkt weer af van de Veluwe: tweevleugeligen vormen hier 92% van het totaal aantal geleedpotigen dat met bordvallen is gevangen.

De slagnetgegevens geven weer een ander beeld: de zo gevangen aantallen geleedpotigen zijn lager dan in juni (fig. 6, rechts). Gemiddeld werden 468 ± 326 individuen gevangen per terrein op de Veluwe. Op het Beekhuizer- en Hulshorsterzand werden de grootste Veluwse aantallen aangetroffen ($n=975$ resp. 862), en op het Wekeromse Zand en de buntgrasvlakte van het Mosselse Zand de kleinste aantallen ($n=147$ resp. 206). In het Vogelduin werden 537 geleedpotigen gevangen, flink minder dan in juni. De meeste gevangen geleedpotigen behoren op de Veluwe tot de cicades, met kleinere aandelen spinnen (met name op de overgroeide stuifzanden, dus Wekerom, Mossel en Otterlose Zand) en lokaal wantsen (fig. 7, rechts). Springstaarten vormden in het Vogelduin verreweg de talrijkste groep, met slechts kleine aandelen van cicades en kevers.



Figuur 6. Absoluut aantal geleedpotigen gevangen met bordval (links) en slagnet (rechts), juli.



Figuur 7. Relatief aantal geleedpotigen gevangen met bordval (links) en slagnet (rechts), juli.

De transecttellingen waren gericht op sprinkhanen; er werden geen andere geleedpotigen gezien (tabel 5). De aantallen sprinkhanen verschillen sterk tussen de gebieden, met de grootste aantallen ($n=213$) op de Pollen en de kleinste op de Veluwe op het Beekhuizerzand. De aantallen in het Vogelduin waren (verrassend) klein: slechts 8 sprinkhanen werden daar waargenomen. In tabel 6 wordt een samenvattend overzicht gegeven van de gemiddelde aantallen ($\pm$ standaard deviatie) per methode per maand.

Tabel 5. Aantallen getelde sprinkhanen per terrein, juli

Locatie	Maand	Sprinkhanen
Wekeromse Zand	juli	113
Mosselse Zand	juli	37
Otterlose Zand	juli	201
Hulshorsterzand	juli	50
Beekhuizerzand	juli	18
Pollen	juli	213
Vogelduin	juli	8

Tabel 6. Samenvattende tabel vangsten per maand voor Veluwe

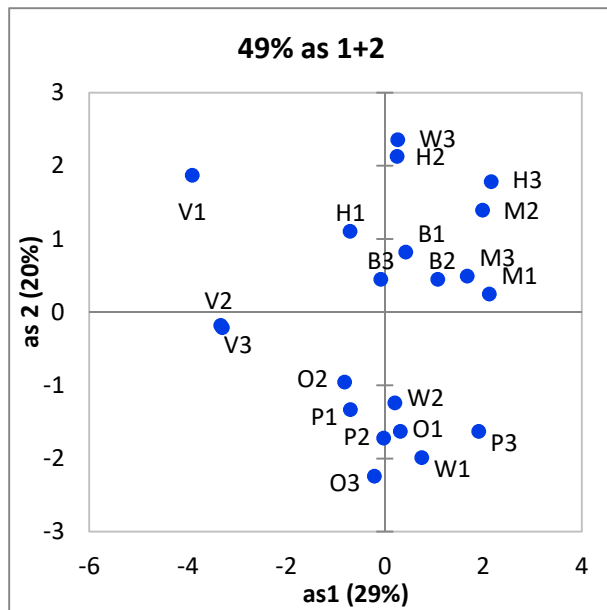
	mei	juni	juli*	
bordval	133 ± 40	101 ± 22	100 ± 89	*excl. Hulshorst: 65 ± 30
slagnet	487 ± 222	653 ± 288	468 ± 326	

Principale Componenten Analyse geleedpotigenfauna

Vanwege de grote aantallen gevangen geleedpotigen die met de slagnetten werden gevangen, is een analyse mogelijk die onderzoekt in hoeverre terreinen overeenkomen danwel verschillen. Per maand heb ik deze analyse, de principale componenten analyse (PCA) gedaan, voor de slagnetdata.

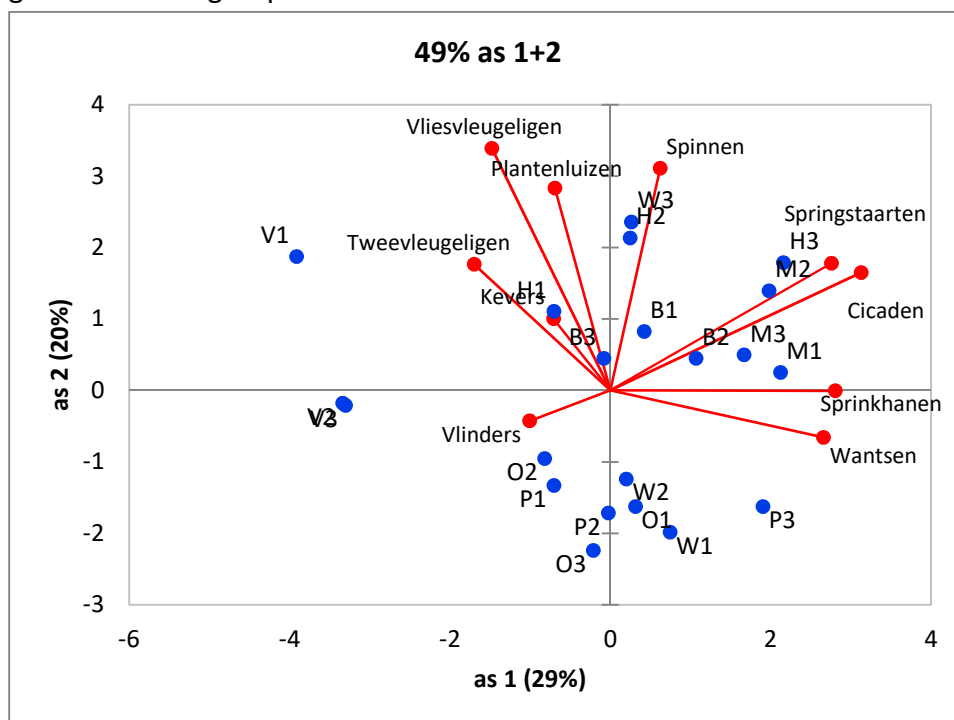
Mei

In mei verklaren de twee onbekende hoofdvariabelen (as 1 en as 2) 49% van de gevonden variatie tussen de terreinen (fig. 8). Er zijn grofweg twee groepen zichtbaar: een cluster met alle plots van het Hulshorsterzand, alle van het Beeckhuizerzand, alle van het Mosselse Zand en plot 3 van het Wekeromse Zand. Een ander cluster bevat alle plots van De Pollen, van het Otterlose Zand en plots 1 en 2 van het Wekeromse Zand. Het Vogelduin, ten slotte, ligt los van de plots op de Veluwe.



Figuur 8. PCA locaties slagnetvangsten mei.

Uit figuur 9 blijkt dat de groepering wordt veroorzaakt door de aanwezigheid van vliesvleugeligen, spinnen, springstaarten en cicaden in het bovenste cluster, en een relatief gebrek aan die groepen in het onderste cluster

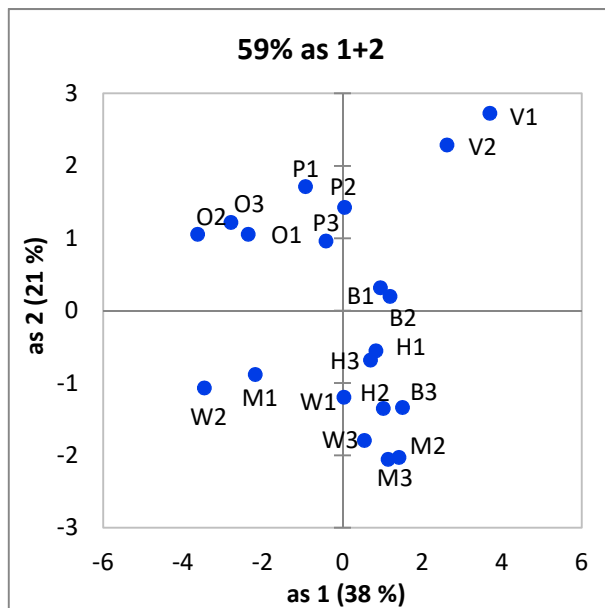


Figuur 9. PCA locaties en ordes slagnetvangsten mei.

Juni

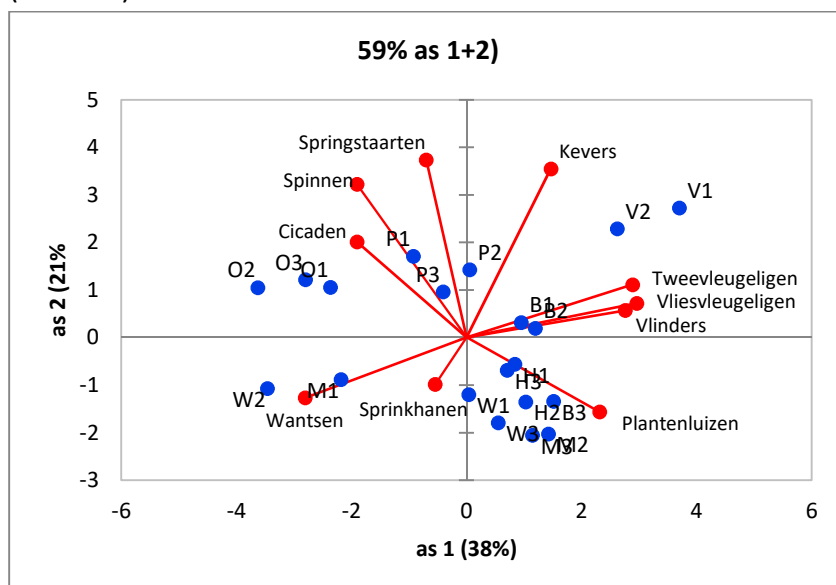
In juni verklaren de twee onbekende hoofdvariabelen (as 1 en as 2) 59% van de gevonden variatie tussen de terreinen (fig. 10). Er zijn grofweg weer twee clusters zichtbaar: een cluster omvat, net als in mei, alle plots van De Pollen en het Otterlose Zand, maar niet meer

de twee Wekeromse plots. Het andere cluster bevat alle plots van het Hulshorsterzand, 2 van de 3 plots van Wekerom en Mossel. Beekhuis 1 en 2 vormen een overgang tussen beide groepen. Mossel1 en Wekerom2 liggen los van beide groepen, net als het Vogelduin.



Figuur 10. PCA locaties slagnetvangsten juni.

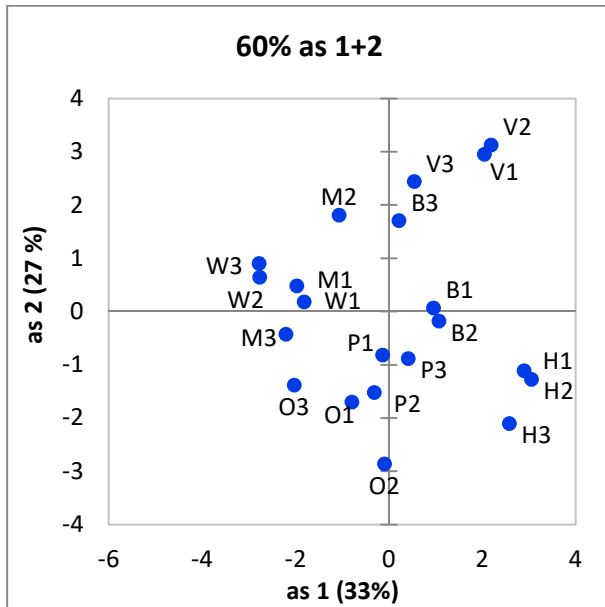
In juni is het beeld wat diffuser dan in mei: cicaden, spinnen en springstaarten verklaren grotendeels de clustering van De Pollen en ook van het Otterlose Zand, zij het in mindere mate (fig. 11). De andere groep bestaat bij gratie van kleinere aantallen cicaden, spinnen en springstaarten en de aanwezigheid van luizen. De tussenliggende Beekhuisplots onderscheiden zich door relatief hoge aantallen twee- en vliesvleugeligen en rupsen (vlinders).



Figuur 11. PCA locaties en ordes slagnetvangsten juni.

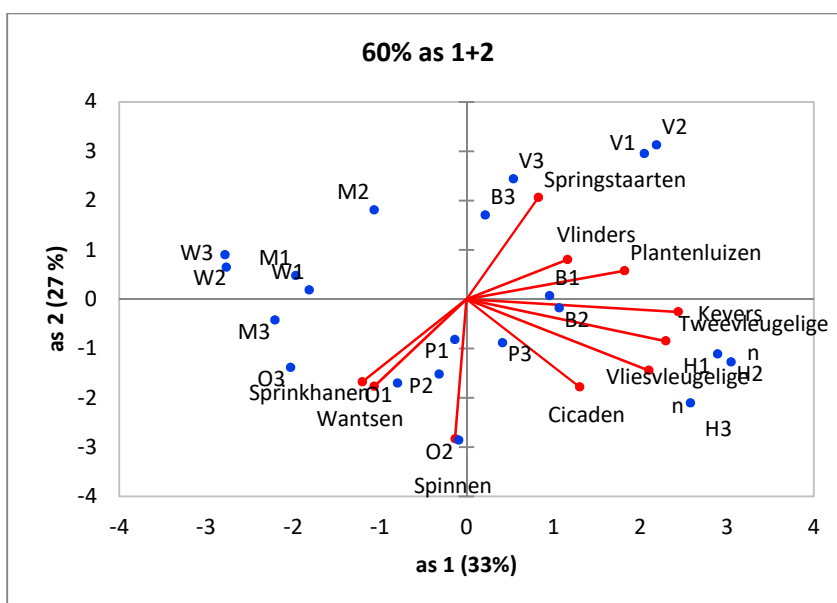
Juli

In juli verklaren de twee onbekende hoofdvariabelen (as 1 en as 2) 60% van de gevonden variatie tussen de terreinen (fig. 12). In tegenstelling tot mei en juni zijn de terreinen nu niet duidelijk te clusteren. Nog steeds liggen De Pollen en het Otterlose Zand dicht bij elkaar, maar ze mengen met de meeste andere terreinen. De plots in het Vogelduin liggen weg van de meeste Veluwe-plots.



Figuur 12. PCA locaties slagnetvangsten juli.

De relatief grote aanwezigheid van sprinkhanen, wantsen en spinnen (meest krabspinnen) verklaart de clustering van De Pollen en het Otterlose Zand, en springstaarten die van Beekhuis3 en het Vogelduin (fig. 13). De overige ordes zijn vooral aanwezig in Hulshorst en in mindere mate op het Beekhuizerzand en Pollen3.



Figuur 13. PCA locaties en ordes slagnetvangsten juli.

3. Dieet nestjongen

In het Vogelduin bij Castricum voeren roodborsttapuiten grofweg dezelfde prooien aan hun nestjongen als tapuiten doen, in overeenkomende periodes van het jaar. Omdat de geleedpotigensamenstelling verandert in de loop van het broedseizoen, verandert ook het dieet van de nestjongen. Rozenkevers, bijvoorbeeld, kennen een piekvoorkomen eind mei, begin juni, maar zijn daarvoor en daarna nauwelijks voorhanden.

Deze fenologie van insecten zien we ook terug in het dieet van de drie gefilmde nesten van roodborsttapuiten, toevallig alle drie in hetzelfde deel van het Hulshorsterzand gefilmd (tabel 7). Bij de eerste twee nesten worden volwassen kniptorren massaal gevoerd (ongeveer 50%) en bijna geen rupsen. Bij het latere nest, eind mei (tapuitentijd) worden rozenkevers juist veel gevoerd, net als rupsen. Kniptorren worden niet meer aangevoerd. Het is intrigerend dat larvale kniptorren niet gevoerd worden, terwijl die in de duinen een belangrijke prooi vormen. Overige insectenordes speelden geen grote rol van betekenis, hoewel spinnen en roofvliegen elk rond de 5% werden aangevoerd.

Tabel 7. Dieet nestjongen van roodborsttapuit per orde, gegeven als percentage per orde van het totaal aantal gevoerde prooien.

Locatie		HuZa1	HuZa2	HuZa3	
Aantal nestjongen		4	4	5	
Leeftijd nestjongen (dagen)		13	11	13	
Filmdatum		2 mei 2018	2 mei 2018	31 mei 2018	
Orde	Familie	Soort			
schelp			0	0,6	0
Spinnen			4,2	6,6	2,5
Pissebedden			1,7	1,2	0,0
Springstaarten			0,8	0	0,0
Sprinkhanen			0,8	0	2,5
Wantsen			0,8	0	0,0
Kevers			59,7	63,5	35,0
	Weekschildkevers		0,0	0,0	3,8
	Snuitkevers		5,0	5,4	0
	Kniptorren (ad)		48,7	55,7	0
	Bladsprietkevers	Rozenkever	0	0	26,3
	Kortschildkevers		1,7	0	0
Vliesvleugeligen			0,8	1,8	0
	Bijen, wespen		0,0	1,8	0
Vlinders			3,4	2,4	35,0
	Spanners		0	0	6,3
	Spinners		0	0	1,3
	Uiltjes		0	0	5,0
Tweevleugeligen			7,6	4,8	6,3
	cf Roofvliegen		6,7	4,2	5,0
	Langpootmuggen		0,8	0,6	0
	Zweefvliegen		0	0,6	0
Larf sp.			5,9	3,6	1,3
Prooi sp.			14,3	15,0	16,3

In tabel 8 worden de voercharacteristieken gegeven. Het aantal gevoerde prooien schommelt tussen 1,3 en 2,0 per voering. Opvallend is dat het aantal voeringen per uur en, daarmee samenhangend, het aantal voeringen per jong per uur, bij het eind mei gefilmde nest ongeveer 50% lager is dan bij de twee nesten die begin mei zijn gefilmd.

Tabel 8. Voercharacteristieken

	HuZa1 2 mei 2018	HuZa2 2 mei 2018	HuZa3 31 mei 2018
Aantal prooien	119	167	80
Aantal voedingen	80	82	65
Aantal prooi / voeding	1,5	2,0	1,3
Voeringen per uur	31	32	19
Voeringen per uur per jong	7,6	7,9	3,8

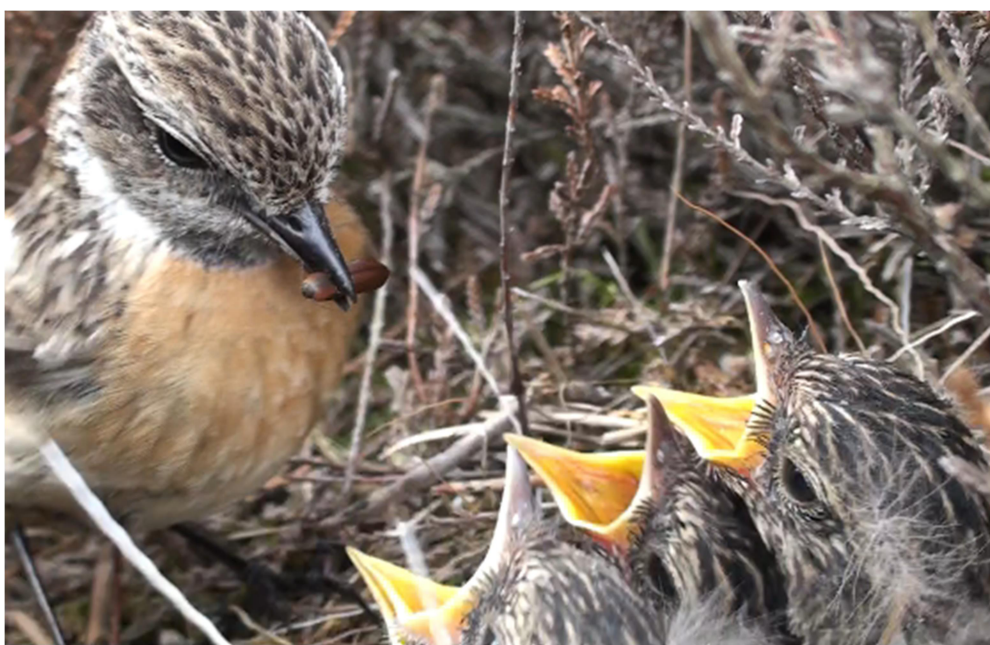


Foto 2. Roodborsttapuit vrouwtje met bruinrode kniptor (Hulshorsterzand, 2 mei 2018)



Foto 3. Roodborsttapuit mannetje met een cf roofvlieg, waarschijnlijk Therevidae (Hulshorsterzand, 2 mei 2018)

4. Terreinkwaliteit

In de zes detailgebieden is de terreinkwaliteit voor tapuiten ingeschat op de volgende wijze. per gebied zijn drie plots van 1 hectare (zie bijlage 1) uitgekamd waarbij genoteerd werden:

- Potentieel nestplaatsaanbod, bepaald als aantal aanwezige boomstronken, takkenhopen, konijnenholen.
- Vegetatiestructuur

In alle terreinen op de Veluwe en in het Vogelduin werd potentiële nestplaatsen aangetroffen (tabel 9), veelal in de vorm van boomstronken die achter zijn gebleven na boskap als beheermaatregel. Hoewel bij lange na niet alle stronken geschikt zijn, zijn toch in elk gebied een aantal geschikte stronken gevonden. Sommige stronken zijn recent gekapt, waardoor rotting nog nauwelijks heeft plaats gevonden, terwijl andere stronken te verrot zijn en daardoor ingezakt zijn.

Naast stronken zijn in drie van de zes Veluwse terreinen ook takkenhopen aanwezig in de proefvlakken; dit is positief voor de tapuit omdat zowel op het Mosselse Zand, als op het Beekhuizerzand ook werd gebroed in dergelijke takkenhopen, net als tegenwoordig nog steeds nu en dan gebeurd op het Aekingerzand (op de grens van Drenthe en Friesland, waar de grootste binnenlandse tapuitenpopulatie zit).

Op het Wekeromse Zand werden her en der losse, verse konijnenholen gevonden en ook enkele burchten (tabel 9, foto 4). In het Vogelduin komen konijnen nog voor, hoewel de ziekte RHD2 de aantallen vermoedelijk heeft doen afnemen in recente jaren.

Tabel 9. Totale nestgelegenheid van drie plots (1 ha elk) per terrein.

Locatie	Stronken	Takkenhopen	Holen	Nestkasten	Opmerkingen
BeZa	190	9	1	0	
HuZa	218	6	0	0	
MoZa	500	0	2	0	plot 3: geen nestgelegenheid
OtZa	142	0	2	0	137 stronken en de 2 holen op plot kapvlakte
Pol	407	0	0	0	
WeZa	50	2	12	0	2 holen en konijnenburcht
VD	0	0	140	3	bijna alle holen zijn oud en ongebruikt, aan het instorten en met begroeide entree.



Foto 4. Konijnenburcht op het Wekeromse Zand (11 april 2018).

Ook wat vegetatiestructuur betreft zijn de in detail onderzochte terreinen geschikt voor tapuiten (tabel 10). Vrijwel elk terrein bestaat uit minimaal grofweg 50% korte (<5cm) vegetatie, met her en der plekjes met lang gras of heide. Deze plekken met hogere vegetatie zijn van belang voor geleedpotigen; vaak bevatten die grotere aantallen en meer soorten dan lage vegetatie.

Tabel 10. Vegetatiestructuur gemiddeld (min-max bedekking) over de drie onderzoeksplots.

Locatie	ZandMos	<5cm	>5cm	Hei	DodeBomen	Bomen	Opmerkingen
BeZa	13 (0-30)	47 (30-80)	12 (0-30)	17 (0-50)	3 (0-10)	7 (0-10)	veel berkjes <1m
HuZa	3 (0-10)	83 (80-90)	7 (5-10)	7 (5-10)	0,3 (0-1)	0	
MoZa	8 (5-15)	83 (80-85)	3 (0-15)	8 (0-15)	0	13 (0-30)	
OtZa	3 (0-5)	97 (95-100)	0	0	0	13 (0-30)	
Pol	3 (0-5)	82 (75-90)	10 (5-15)	7 (0-15)	0	0	
WeZa	7 (0-15)	68 (50-80)	2 (0-5)	25 (10-50)	0	2 (0-5)	plot 2:koeien
VD	7 (5-10)	52 (25-90)	45 (5-70)	0	0	0	opschieten gras, wel open

Discussie

Dit rapport doet verslag van een veldstudie naar knelpunten voor de tapuit op de Veluwe, uitgevoerd in voorjaar-zomer 2018. Ondanks dat alle terreinen zijn bezocht waar de afgelopen 10-15 jaar nog tapuiten hebben gebroed, zijn er in 2018 geen broedende tapuiten op de Veluwe aangetroffen. De kans, hoe klein ook, bestaat dat tapuiten gemist zijn of dat er nog ergens in een uithoek van de (centrale) Veluwe tapuiten broeden – maar ik vermoed dat in de periode tussen 2012, toen ik uitgevlogen jongen zag op De Pollen ('Adulte man met vrouw en zeker 2 uitgevlogen jongen! Beide ouders alarmeren'), en 2018, de tapuit als broedvogel is uitgestorven op de Veluwe en daarmee in de provincie Gelderland, na een verblijf van vast zeker 500 jaar. Hiermee is hij het korhoen, de duinpieper en de klapexster achterna gegaan, alle tot min of meer recent broedvogels van heide en stuifzand. Valt het tij nog te keren en welke les is te leren?

Op het ISK Harskamp was vermoedelijk nog een territoriale mannetjes tapuit aanwezig, Op 25 mei werd deze man vastgesteld: 'harde zang in baltsvlucht', en op 31 mei zag ik zeer waarschijnlijk dezelfde man, stil op een tank (foto 5). Aan het verenkleed is te zien of een mannetje vorig jaar is geboren of langer geleden; dit ging om een oud mannetje. Gezien de lichte tonen van het grijs was het vermoedelijk een erg oud mannetje, en mogelijk de laatste van de drie die op deze locatie zongen op 1 juni 2015. Normaal is 1 juni de tijd waarop tapuiten hun uitgevlogen jongen voeren en dus niet aan het zingen zijn. Het is niet onwaarschijnlijk dat er in 2015 ook (al) niet gebroed werd op het ISK en daarmee ook niet op de Veluwe.

Uit gegevens van Geoske Sanders komt naar voren dat tapuiten sinds 2000 afnemen in NP De Hoge Veluwe; ze schrijft 'Sinds 2000 [25 territoria NP Hoge Veluwe] is de stand achteruit gegaan. De stuifzandgebieden werden al deze jaren open gehouden. zodat de biotoop in grote lijnen geschikt is gebleven. Wel nam de nestgelegenheid af doordat de konijnen verdwenen en de oude boomstronken te ver verrot raakten. Graven van kunstmatige nestgangen in 2006 gaf echter geen verbetering.' Oorzaken van de achteruitgang sinds 2000 zijn dus onbekend, en hoeven niet dezelfde te zijn die de stand deden kelderen sinds de jaren tachtig van de 20^e eeuw.



Foto 5. Waarschijnlijk de laatste territoriale mannetjestapuit op de Veluwe (ISK Harskamp, doelengebied Mike, 31 mei 2018, 16:24).

Voedselkeuze en voedselaanbod

Voedselkeuze

Nestpredatie en voedsel zijn de twee factoren die populatiegroei bij zangvogels in grote lijnen sturen. In het Vogelduin en op het Aekingerzand worden in sommige jaren tot 60% van de eerste legfels gepredeerd door vossen,¹⁷ maar in hoeverre nestpredatie een rol heeft gespeeld op de Veluwe is onbekend. Overigens vermoed ik dat de grootschalige achteruitgang van tapuiten door andere factoren, namelijk vergrassing door verzuring, vermessing en verdwijnen konijn, in gang is gezet. De toen nog resterende kleine populaties zijn kwetsbaar voor het lot, en dus ook voor nestpredatie.

Tapuiten zijn relatieve grote, grondfoeragerende zangvogels en daardoor hebben ze veel voedsel nodig. Een nest tapuiten heeft ongeveer 11.000 prooien nodig in totaal en een nest roodborsttapuiten een kleine 6000, twee keer zo weinig (Van Oosten, ongepubliceerde gegevens). Als bepaalde prooi-insecten afnemen, kan dat betekenen dat tapuiten eerder het veld ruimen dan roodborsttapuiten, omdat tapuiten en roodborsttapuiten grofweg dezelfde insecten aan hun nestjongen voeren, althans: midden tot eind mei, wanneer tapuiten broeden.

Tapuiten voeren slechts een beperkt aantal prooigroepen aan hun jongen. In de kalkrijke duinen zijn rozenkevers, rupsen, larven van kniptorren en roofvliegen van belang.⁵ Dit zijn alle relatief grote prooien, en dat verklaart waarschijnlijk waarom talrijke maar kleine prooien als cicaden en wantsen vrijwel nooit aan de jongen worden gevoerd. Ook de Veluwse roodborsttapuiten voerden geen cicaden en wantsen aan hun jongen, hoewel beide groepen zeer talrijk zijn en hoewel roodborsttapuiten kleiner zijn dan tapuiten. Graspiepers voeren in de duinen juist grotendeels andere prooien aan hun jongen: veel minder kevers, maar veel meer langpootmuggen, vliegen en kleine rupsen (in plaats van grote rupsen die beide tapuiten voeren). Dit laat zien dat een grote diversiteit aan en grote beschikbaarheid van geleedpotigen in een terrein is essentieel voor een soortenrijke gemeenschap van insecteneters. In dit verband is het verontrustend dat veldleeuweriken op heidevelden ook achteruitgaan, hoewel er lokaal nog flinke aantallen voorkomen. Deze soort is groter en zwaarder dan de tapuit, en het is dan ook een belangrijke vraag waarom deze soort hier en daar nog in grote aantallen voorkomt, en waarom hij nu achteruitgaat. Wat is zijn dieet?

Hoewel de steekproefgrootte gering is, valt het op dat roodborsttapuiten die gefilmd zijn bij het nest van eind mei, minder vaak voeren dan de ouders bij de nesten die begin mei werden gefilmd. Mogelijk is de verklaring dat dan meer grote rupsen en veel rozenkevers beschikbaar zijn, beide aantrekkelijker prooien dan volwassen kniptorren die smal zijn, en daardoor relatief rijk aan het onverteerbare chitine. Ook bij tapuiten in de duinen vormen grote rupsen en rozenkevers belangrijke prooien. Zou deze voedselseis de reden zijn waarom de grote tapuit pas eind mei jongen in het nest heeft en de kleine roodborsttapuit al begin mei, omdat laatstgenoemde ook met kleinere prooien zijn jongen naar voldoening kan voeren? Als de insectenfauna nog verder verarmd, en er is geen reden dat dat niet het geval zal zijn gezien de voortdurende oververmesting en verzuring door neerslag van stikstof, is de kans groot dat de roodborsttapuit zal gaan afnemen, omdat kniptorren vaak een larvaal stadium hebben van enkele jaren. Hierdoor zijn ze kwetsbaar voor aantastingen in het milieu. Eens te meer een reden om verschillende terreinen en verschillende soorten te onderzoeken.

Minder vaak voeren kan van levensbelang zijn voor een nest: hoe hoger de voerfrequentie, hoe groter de kans dat een predator het nest gaat vinden,¹⁸ zeker voor nesten die op de grond liggen en dus ook voor terrestrische predatoren toegankelijk zijn. Mogelijk neemt de kans op nestpredatie toe in de loop van het seizoen, om de eenvoudige reden dat predatoren ook jongen van eten moeten voorzien en hun jongen meer voedsel nodig hebben naarmate ze groeien in de loop van het seizoen. Misschien kunnen roodborsttapuiten daarom vaker voeren vroeg in mei dan laat in mei.

Voedselaanbod

De onderzochte zes terreinen verschillen in aantallen geleedpotigen en samenstelling van de geleedpotigenfauna, zoals bemonsterd met bordvallen en slagnetten. Per maand werden grofweg dezelfde ordes geleedpotigen gevangen per terrein op de Veluwe, maar in wat

variërende verhoudingen (zie Resultaten). De totale aantallen geleedpotigen verschillen sterk tussen de terreinen en ook tussen de maanden; een interessante vraag is of die verschillen samenhangen met de aard van het terrein: gaat het om een kapvlakte, zoals bijvoorbeeld de vangstlocatie op het Hulshorsterzand, of een overgroeid stuifzand, zoals bijvoorbeeld het Otterlose Zand?

De aantallen insecten zoals gevangen met de bordvallen nemen af in de loop van het seizoen¹, wanneer de grote aantallen plantenluizen die op Hulshorst werden gevangen in juli buiten beschouwing worden gelaten. De aantallen uit het slagnet vertonen echter een piek in juni. Het valt op dat het aandeel cicades kleiner wordt in de loop van het seizoen in de bordvallen, maar dat cicades in het slagnet juist het algemeenst zijn in juli. Ik heb hier geen sluitende verklaring voor: een mogelijkheid is dat in juli vooral nimfen (onvolwassen) van cicades werden gevangen; deze kunnen nog niet vliegen en zullen dus niet in de bordvallen belanden. Daarnaast verdwijnen springstaarten uit de slagnetvangsten in juli, waardoor het relatieve aandeel van cicades groter wordt. Los van cicades en springstaarten zijn de orde-verhoudingen van de gevangen geleedpotigen relatief gelijk binnen de drie onderzoeksmaanden.

De principale componenten analyse (PCA) schept meer orde in de 43.780 met het slagnet gevangen geleedpotigen. In de maand mei blijken de terreinen op de Veluwe ingedeeld te kunnen worden in twee clusters, gebaseerd op de aangetroffen geleedpotigen fauna. Blijkbaar zijn niet alle terreinen gelijk aan elkaar wat hun geleedpotigenfauna betreft – hoe zou dat komen?



Foto 17. Mannetjestapuit voert jongen (6 juni 1970, Stroeërheide, Gerrit de Graaff).

¹ Het is zeker niet uit te sluiten dat de zeer warme en zeer droge zomer zijn weerslag heeft gehad op de aantallen geleedpotigen, bijvoorbeeld sprinkhanen. Vermoedelijk zijn de aantallen lager geweest dan in een normale zomer, omdat de vegetatie droog en verdord was. Voor herbivore insecten een beroerde situatie, en wie weet voor insectivore vogels ook! Ik had het idee dat de aantallen sprinkhanen in juli lager waren dan in juni, maar helaas heb ik in juni geen sprinkhanen geteld.



Foto 6. Mosselse Zand



Foto 7. Hulshorsterzand

Eén cluster bevat alle plots van het Hulshorsterzand, het Beekhuizerzand en van het Mosselse Zand. In juni is dit ook in grote lijnen het geval, ware het niet dat niet alle plots van het Mosselse Zand in dit cluster vallen. De vangsten op het Beekhuizerzand en het Hulshorsterzand zijn gedaan op een kapvlakte met een korte vegetatie (meest < 5cm), kort gehouden door tijdelijke schapenbegrazing in combinatie met begrazing door edelherten. De vangsten op het Mosselse Zand zijn in mei niet gedaan op nabij liggende kapvlaktes, maar op de ijl begroeide buntgrasvlakte in het afgesloten deel.

Het andere cluster bevat in mei en juni alle plots van De Pollen en van het Otterlose Zand. Het Otterlose Zand en De Pollen zijn wat dichter begroeid dan de plots op Hulshorst, Beekhuis en het Mosselse Zand: waarschijnlijk een hogere dichtheid aan polletjes buntgras en mede daardoor een wat hogere, maar wel ijl-begroeide, vegetatie. Op de foto's komt dit subtiele verschil in vegetatie tussen beide clusters goed naar voren. Deze kleine verschillen in vegetatie kunnen leiden tot een wat andere insectenfauna, nog los van de (niet onderzochte) bodemopbouw (aanwezigheid en dikte van strooisel- en humuslaag, bijvoorbeeld, waar veel larven in voorkomen). Ik vermoed dat met name de vegetatiehoogte en –dichtheid een verklarende factor voor de twee clusters in de PCA van mei en juni.



Foto 8. Beekhuizerzand, korte begraasde vegetatie tussen de berkenopslag. Her en der boomstronken, dode bomen en takkenhopen, geschikt voor tapuiten om in te broeden.

Helaas is niet duidelijk in hoeverre deze kleine verschillen tussen de onderzochte terreinen op de Veluwe een verklaring vormen voor de verschillende momenten waarop tapuiten zijn verdwenen. De relatie tussen de geleedpotigen fauna en de dichtheid van insectivore vogels kan slechts onderzocht worden in populaties van voldoende omvang en wanneer die populaties verschillen in dichtheid tussen de gebieden. Beide leeuweriken lenen zich hier goed voor, en vermoedelijk roodborsttapuiten ook.



Foto 9. Otterlose Zand



Foto 10. De Pollen

Het Vogelduin herbergt nog een konijnenpopulatie en ziet er in grote lijnen uit zoals op onderstaande foto; op de gefotografeerde locatie broedden ook in 2018 nog tapuiten. Het Vogelduin herbergt een wat afwijkende fauna van geleedpotigen, in vergelijking met de zes locaties op de Veluwe. Met name tweevleugeligen (vliegen) zijn er veel talrijker, gezien de bordvalvangsten. Naar verwachting zal de hoge bodem-pH en het hoge kalkgehalte een grote rol spelen bij de verschillen tussen dit gebied en de Veluwe. Helaas zijn van de tapuitenpopulaties op het Aekingerzand geen dieetgegevens beschikbaar – dat zou een interessante referentie zijn een aantal terreinen op de Veluwe, met name het Hulshorsterzand en het Beekhuizerzand, vanwege de aanwezigheid van kapvlaktes die sterk doen denken aan het Aekingerzand.



Foto 11. Vogelduin



Foto 12. Wekeromse Zand

Terreinkwaliteit en beheer

De zes onderzochte terreinen zijn wat vegetatiestructuur en waarschijnlijk ook wat betreft nestgelegenheid geschikt voor tapuiten. In alle terreinen was broedgelegenheid aanwezig in de vorm van boomstronken, al dan niet in combinatie met takkenhopen en konijnenholen. Hoewel niet in zeer groot detail is onderzocht of de stronken daadwerkelijk ruimte bieden aan tapuitennesten, ga ik ervanuit dat er zeker geschikte stronken (foto 13; of andere nestgelegenheid) aanwezig zullen zijn. Takkenhopen vormen ook geschikte broedlocaties voor tapuiten, getuige de vaststelling dat zowel op het Mosselse Zand als op het Beekhuizerzand werd gebroed in takkenhopen, net als tegenwoordig nog steeds nu en dan gebeurt op het Aekingerzand (NP Drents-Friese Wold). Deze constatering houdt in dat nestgelegenheid momenteel waarschijnlijk niet de beperkende factor is voor tapuiten op de Veluwe.

Als de vegetatiestructuur en nestgelegenheid geen (grote) knelpunten vormen, tegenwoordig, in de onderzochte terreinen, dringt de vraag zich op waarom tapuiten dan zijn verdwenen uit die terreinen tussen 2000 en 2018. Of nestpredatie een grote rol heeft gespeeld is onbekend, omdat er ten tijde van min of meer florerende populaties nooit naar de broedbiologie van tapuiten op de Veluwe is gekeken. In het Vogelduin en op het Aekingerzand worden in sommige jaren tot 60% van de nesten gepredeerd door vossen, waardoor die populaties afnemen. De afname is sterk, omdat er geen immigratie vanuit andere populaties plaatsvindt; tapuiten zijn momenteel zeer plaatstrouw en niet of nauwelijks geneigd te gaan zwerven.



Foto 13. Boomstronk op De Pollen: een geschikte broedplek voor tapuiten.

Het is waarschijnlijk dat niet alleen de soortensamenstelling van geleedpotigen is veranderd de afgelopen decennia, maar dat ook de aantallen individuele insecten zijn afgenomen. Met andere woorden: er is waarschijnlijk (veel) minder voer voor insectenetende vogels, zeker als die vogels eisen stellen aan de grootte van hun prooien. Zowel voor een aantal Nederlandse locaties als voor Duitse natuurgebieden⁶ is recent aangetoond dat de biomassa insecten zeer sterk is afgenomen (zonder dat de oorzaken bekend zijn; vermesting en verzuring door stikstofdepositie staan hoog op het lijstje, naast gewasbeschermers). Voedselarme ecosystemen op zandgronden zijn gevoelig voor verzuring en vermesting, niet alleen door veranderingen in de vegetatiesamenstelling en vegetatiestructuur, maar ook door aantasting van de plantkwaliteit. Hierdoor krijgen herbivore insecten voedsel van slechte kwaliteit binnen waardoor ze kleiner blijven of sterven.¹⁹ Vermoedelijk zijn tapuiten, als relatief grote insectenetters, gevoeliger voor afname van insecten dan kleinere soorten, zoals de roodborsttapuit of de graspieper, omdat hij meer voedsel nodig heeft en grotere prooien. Dit kan betekenen dat roodborsttapuiten in feite veel algemener hadden moeten zijn dan dat ze tegenwoordig zijn op de Veluwe. En dat geldt vermoedelijk ook voor de leeuweriken, hoewel we maar weinig weten van het dieet van hun nestjongen.

De vraag is of door te nemen beheermaatregelen de tapuit zal terugkeren naar de Veluwe. Op korte termijn is de kans zeer klein, omdat er (vrijwel) geen bronpopulaties aanwezig zijn. Daarnaast zijn tapuiten (momenteel) erg plaatstrouw; de kans is klein dat zwervende tapuiten op de Veluwe gaan broeden. Dit betekent niet dat ogenschijnlijk geschikte terreinen, zoals onderzocht in deze studie, aan hun lot moeten worden overgelaten – integendeel! Als de tapuit in de toekomst geneigd is terug te keren, is het van belang dat geschikte terreinen beschikbaar zijn. Terreinbeheerders kunnen in ieder geval de vegetatiestructuur sturen door begrazing met schapen/geiten en door (her)verstuivingsmaatregelen. Maar, zoals gezegd, denk ik dat er momenteel zeker nog

geschikt habitat voorhanden is op de Veluwe; verdergaande herstelmaatregelen voor de tapuit resulteren niet direct in terugkomst van deze soort. Dat neemt niet weg dat er andere organismen zijn die ook gebonden zijn aan dit leefgebied, en die nog wel in levensvatbare populaties kunnen voorkomen. Het grote probleem is dat terreinbeheerders niets kunnen doen aan de neerslag van vermestende en verzurende stikstof, terwijl dat wellicht het grootste knelpunt is vanwege de effecten op de geleedpotigenfauna.

Een ander punt waar terreinbeheerders een grote rol kunnen spelen is het in goede banen leiden van recreatie. Het is niet duidelijk waarom het tot recent relatief weinig bezochte Beekhuizerzand na oplevering van de herverstuivingsmaatregelen moest worden voorzien van een fietspad (in 2004), waardoor recreatie sterk is toegenomen.¹⁵ Loslopende honden en struinende recreanten zijn talrijk op mooie dagen. Dat geldt ook voor het Kootwijkerzand en de andere gebieden. Een positieve uitzondering vormt het Mosselse Zand: recreanten zijn welkom in het actief stuivende deel, maar een vastgelegd deel is afgesloten voor publiek, gescheiden van het pad door een draad (foto 15). Niet alleen tapuiten, maar wellicht ook andere soorten van open gebieden zijn gebaat bij rust, zoals de duinpieper.¹² Tijd voor actie en handhaving in het veld – ik ben geen boswachter tegengekomen in voorjaar-zomer 2018 op de Veluwe.



Foto 15. Gezoneerde afsluiting deel Mosselse Zand. Bezoekers worden eerst via deze borden, geplaatst om de 50 m, geattendeerd op de aanwezigheid van een rustgebied. Vervolgens is 50 m achter dit bord een afrastering geplaatst, bestaande uit twee gladde draden. In dit afgesloten gebied heb ik geen voetafdrukken gezien, een goed teken.

Mogelijke vervolgstappen

In dit onderzoek komt naar voren dat de tapuit als broedvogel zeer waarschijnlijk is uitgestorven in Gelderland, net als drie andere soorten van heiden en zandverstuivingen: het korhoen, de duinpieper en de klapekster. Voor alle vier deze soorten is onbekend waardoor precies ze zijn uitgestorven, hoewel daar wel (onbewezen) ideeën over zijn. Het is waarschijnlijk dat voedsel, of juist het gebrek daaraan, een rol heeft gespeeld, en die gedachte vindt steun in de recente gepubliceerde studies waarin een enorme achteruitgang van insecten in Duitse en nederlandse natuurgebieden wordt beschreven. Maar de stap van insectenachteruitgang naar populatieontwikkelingen bij insecteneters, en vervolgens naar eventuele beheer- en herstelmaatregelen, is nog groot, want nauwelijks bestudeerd.

Gelukkig zijn er nog een aantal insectenetende zangvogels over op heiden en stuifzanden: de veldleeuwerik, de boomleeuwerik en de roodborsttapuit, bijvoorbeeld. Het voorkomen van deze soorten roept een aantal vragen op:

- (1) Waarom komen deze soorten nog wel voor?
- (2) Wat eten deze soorten precies?
- (3) Waarom gaat de veldleeuwerik op met name heidevelden achteruit?
- (4) Verschilt de dichtheid van deze soorten tussen terreinen?
- (5) Verschilt de prooidichtheid tussen terreinen?

Een mogelijk vervolgstap na dit tapuitenonderzoek kan zijn om het stuifzand-heidelandschap te bestuderen door de ogen van een aantal insectivore vogels: welke rol spelen insecten in hun voorkomen, wat zijn de verschillen tussen gebieden en kunnen we door beheer- en herstelmaatregelen voorkomen dat deze soorten (nog) zeldzamer of nog algemener worden? Van deze soorten zijn (lokaal) nog populaties van voldoende omvang om de grote populatiesturende factoren te bestuderen en die te koppelen aan gebieden met veel kleinere populaties: hoe verschillen de terreinen en wat kunnen we daaraan doen?

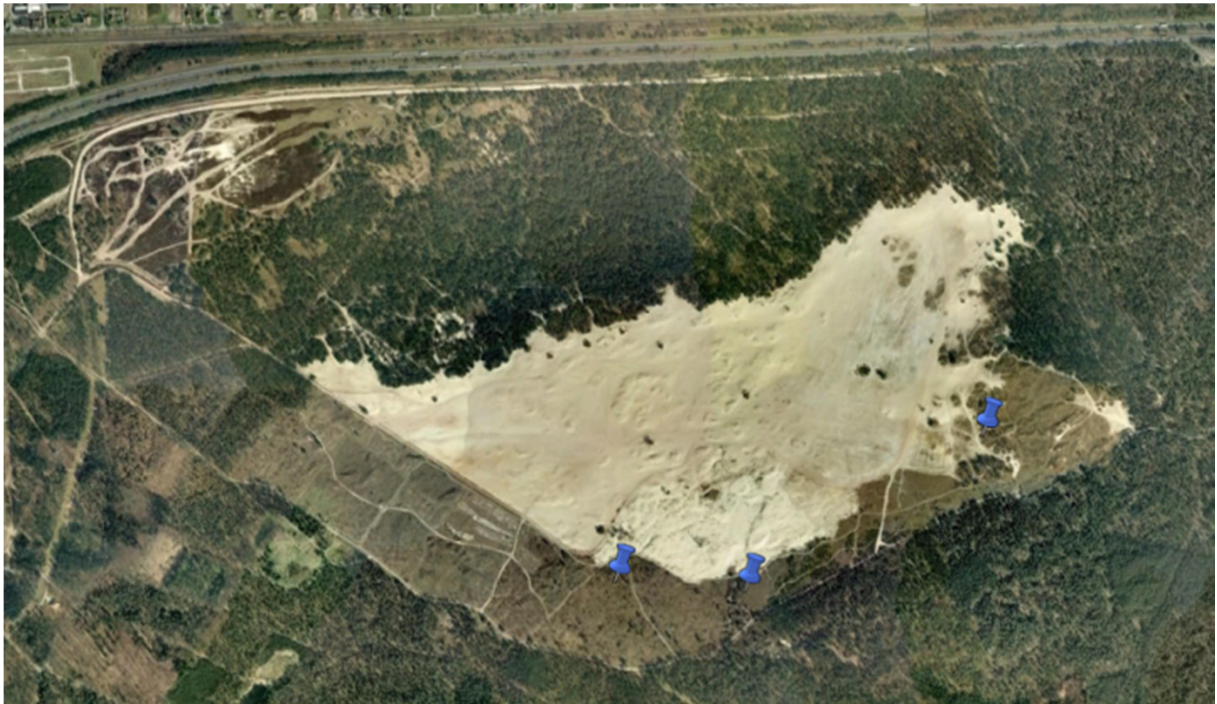
Literatuur

- ¹ Van Oosten H. 2018. Tapuit *Oenanthe oenanthe*. Pp. 520-521 in: Sovon Vogelonderzoek Nederland 2018, Vogelatlas van Nederland. Kosmos Uitgevers, Utrecht / Antwerpen.
- ² Van Oosten HH. 2015. On the brink of extinction: biology and conservation of Northern Wheatears in the Netherlands. Proefschrift RU Nijmegen.
- ³ Beheerplan Natura 2000 057 – Veluwe. Provincie Gelderland, december 2017.
- ⁴ Van Oosten HH, Van Turnhout C, Hallmann CA, Majoer F, Roodbergen M, Schekkerman H & Siepel H. 2015. Site-specific dynamics in remnant populations of Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* in the Netherlands. *Ibis* 157: 91-102.
- ⁵ Van Oosten HH. 2016. Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands. *Ardea* 104:199-212.
- ⁶ Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, Stenmans W, Müller A, Sumser H, Hörrn 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>
- ⁷ Van Oosten HH, Van Turnhout C, Hallmann CA, Majoer F, Roodbergen M, Schekkerman H & Siepel H. 2015. Site-specific dynamics in remnant populations of Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* in the Netherlands. *Ibis* 157: 91-102.
- ⁸ Van Oosten HH, Roodbergen M, Versluijs R & Van Turnhout CAM. 2017. Stage-dependent survival in relation to timing of fledging in a migratory passerine, the Northern Wheatear (*Oenanthe oenanthe*) *Journal of Ornithology* 158:133-144.
- ⁹ Van Oosten HH, Van den Burg AB, Arlt D, Both C, Van den Brink NW, Chiu S, Crump D, Jeppsson T, De Kroon H, Traag W, Siepel H. 2019. Hatching failure and accumulation of organic pollutants through the terrestrial food web of a declining songbird in Western Europe. *Science of the Total Environment* 650:1547–1553.
- ¹⁰ Van Oosten HH, Mueller JC, Ottenburghs J, Both C & Kempenaers B. 2016. Genetic structure among remnant populations of a migratory passerine, the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* 158:857-867.
- ¹¹ Van der Zande A. 1984. Outdoor recreation and birds: conflict or symbiosis? Impacts of outdoor recreation upon density and breeding success of birds in dune and forest areas in the Netherlands. Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden, Leiden; Van Turnhout C. 2009. Effecten van recreatie en de Tulpenrally op de broedpopulatie Tapuiten in de Noordduinen. SOVON-informatierapport 2009/01. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- ¹² Bijlsma RG. 2006. Effecten van menselijke verstoring op grondbroedende vogels van Planken Wambuis. *De Levende Natuur* 107: 191-198.
- ¹³ Van Oosten HH. 2016. Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands. *Ardea* 104:199–212.
- ¹⁴ Deuzeman S. 2009. De broedvogels van Boswachterij Kootwijk-Loobos in 2009. SOVON-inventarisatierapport 2009-71. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen; Deuzeman S. & Vogel R. 2017. Broedvogels in een deel van Boswachterij Kootwijk in 2017. Sovon-rapport 2017/057. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- ¹⁵ Vogelwacht Veluwe-Noord. 2010. Broedvogels van het Beekhuizerzand in 2010.
- ¹⁶ Nijssen, M., H. van den Ancker, P. Jungerius, R. Ketner-Oostra, T. Peeters & H. Esselink, 2007. Effecten van verstuivingsmaatregelen op het Wekeromse Zand. Geomorfologie, vegetatie, bodem en fauna 10 jaar na EGM. Uitgave: Stichting Bargerveen / Afdeling Dierecologie, Radboud Universiteit Nijmegen en Stichting Geomorfologie & Landschap, Nijmegen/Ede.
- ¹⁷ Van Oosten H. 2018. De Tapuit. Uitgeverij Atlas Contact, Amsterdam / Antwerpen.
- ¹⁸ Martin T.E., Scott J. & Menge C. 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267: 2287–2293.

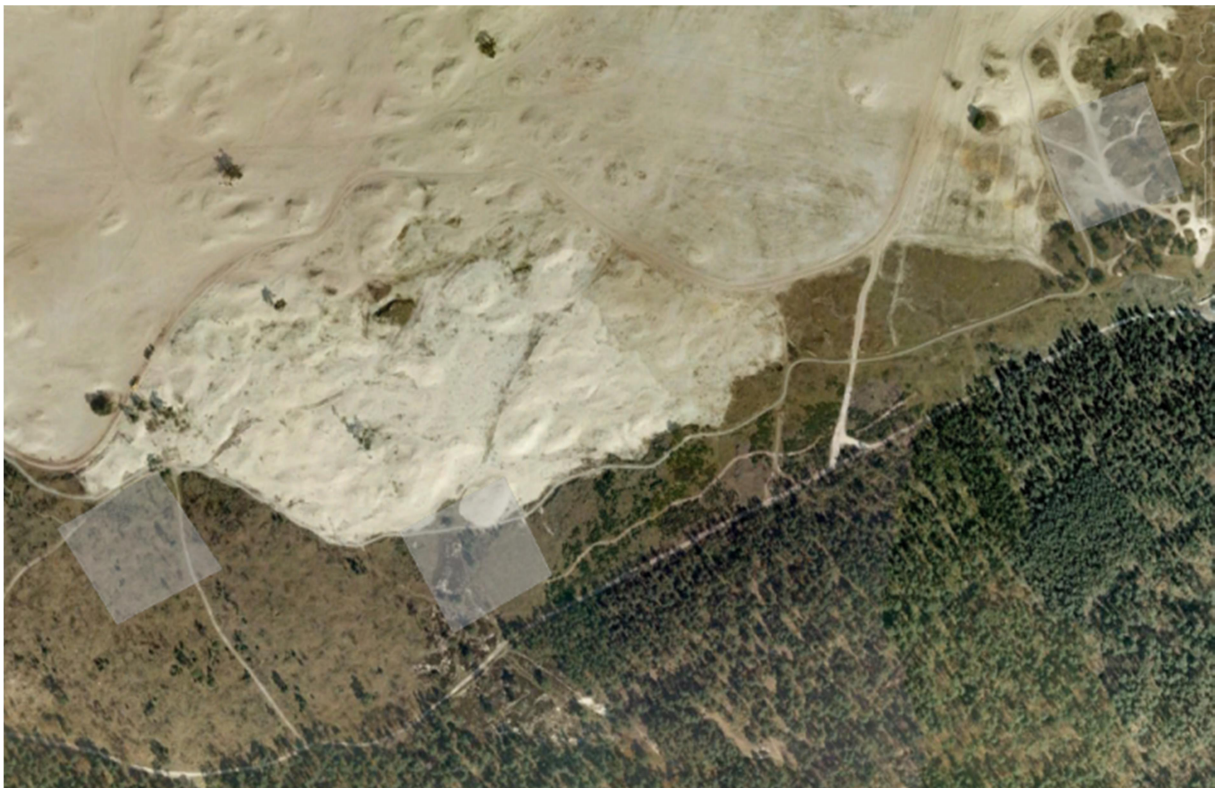
¹⁹ Vogels J.J. et al. 2013. Impact of changed plant stoichiometric quality on heathland fauna composition. In: Siepel H.H., Heijman W.J.M., Webb N.R. & Diemont W.H. (eds). Economy and ecology of heathlands. KNNV, Zeist.; Van den Burg A. et al. 2014. Voedselkwaliteit en biodiversiteit in bossen van de hogere zandgronden. Directie Agrokennis, Ministerie van EZ. Rapport 2014 / OBN186-DZ, Den Haag.

BIJLAGE 1. Overzicht van de zes kernlokaties

Beekhuizer Zand

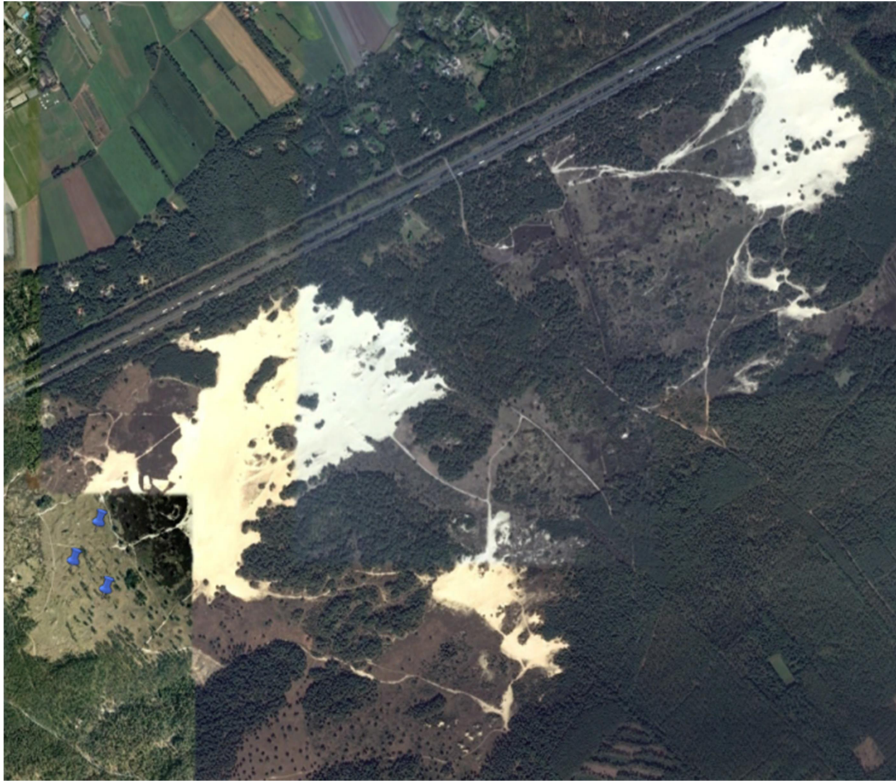


Overzicht Beekhuizerzand met drie onderzoeksplots van 1 hectare elk: west, midden en oost.



Plots.

Hulshorsterzand

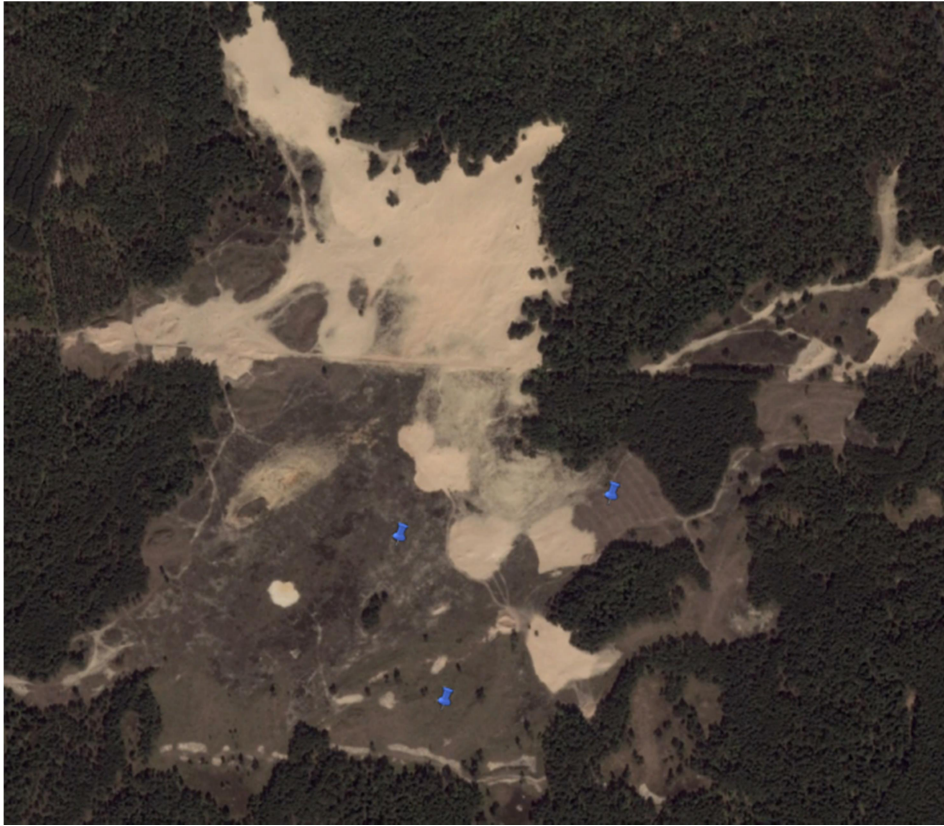


Hulshorsterzand met locatie van drie onderzoeksplots gemarkeerd met pointers.



De drie onderzoeksplots van 1 hectare per stuk.

Mosselse Zand



Mosselse Zand met de drie onderzoekslocaties.



Mosselse Zand: de drie onderzoekslocaties.

Otterlose Zand

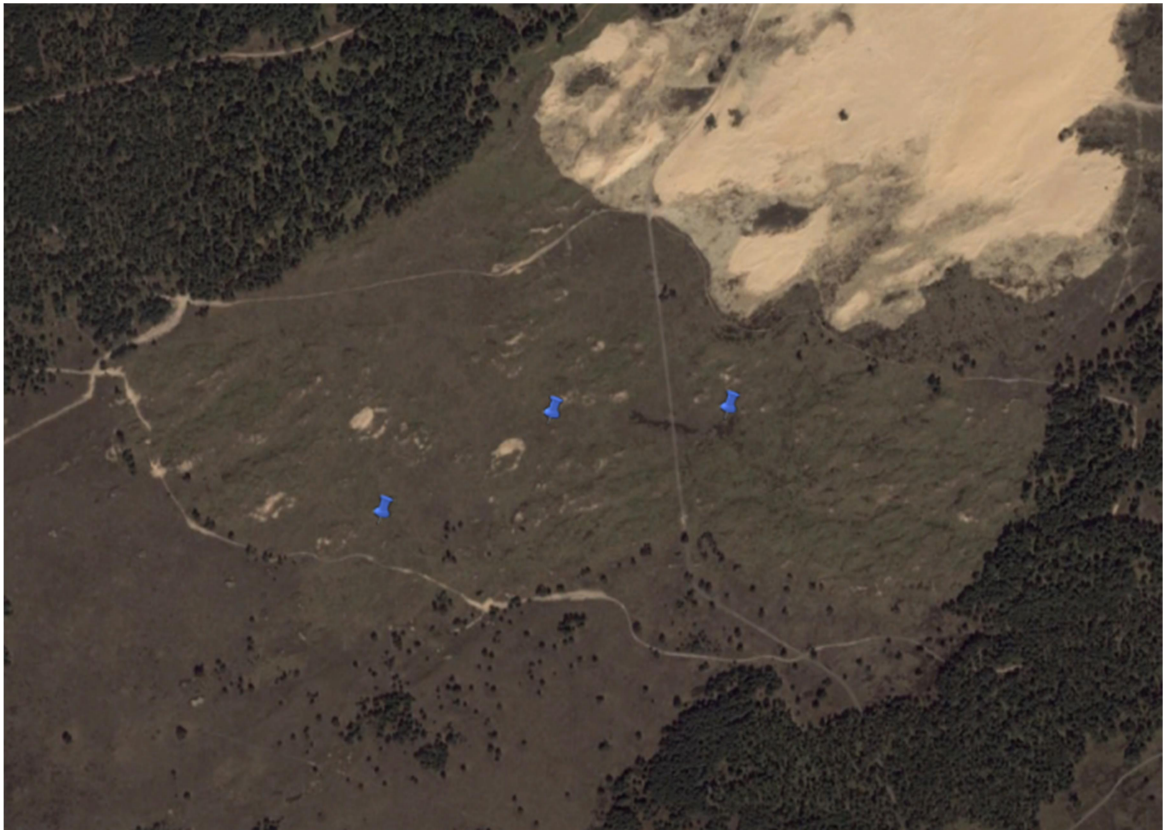


Otterlose Zand met locaties van drie onderzoeksplots



De drie onderzoeksplots.

Pollen



De Pollen met de drie onderzoekslocaties.



De Pollen: onderzoekslocaties.

Wekeromse Zand



Wekeromse Zand met de drie onderzoekslocaties.



Wekeromse Zand, de drie onderzoekslocaties.

Oenanthe Ecologie

Hollandseweg 42
6706 KR Wageningen

W oenanthe-ecologie.nl
E info@oenanthe-ecologie.nl
T 06-20076423

KvK 62497138

