

eindrapportage 2019-2021

Insecten als spel voor zangvogel- diversiteit in open droge duinen



eindrapportage 2019-2021

Insecten als spil voor zangvogeldiversiteit in open droge duinen

Herman van Oosten

Wijze van citeren:

Van Oosten H.H. 2021. Insecten als spil voor zangvogeldiversiteit van open droge duinen, eindrapportage 2019-2021. 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.

Samenvatting	5
1. Inleiding	6
2. Praktische aanpak 2019-2021	11
2.1 Dieetstudies	13
2.2 Broedbiologische parameters	14
2.3 Foerageerafstanden, voedselterritorium, foerageerwijze en vegetatiestructuur	15
2.4 Bemonstering geledpotigen	15
3. Insecten: bemonsteringen en ecologie	17
3.1 Vogelduin (2018-2021)	17
3.2 Vogelduin en Wimmenummerduinen 2019	19
3.3 Vogelduin en Veluwe 2018-2021	20
3.3.1 Transecttellingen	20
3.3.2 Bordvallen	21
3.4 Ecologie van enkele prooi-soorten	24
3.4.1 Veldsprinkhanen: bruine sprinkhaan en knopsprietje	24
3.4.2 Bonte grasuil <i>Cerapteryx graminis</i>	25
3.4.3 Kniptor <i>Melanotus punctolineatus</i>	25
3.4.4. Bladsprietkevers: rozenkever en kleine junikever	26
4. Broedbiologie roodborsttapuit: NHD (Vogelduin) en ZW-Veluwe	28
4.1 Foerageerwijze	28
4.2 Dieet nestjongen	28
4.2.1 Vergelijking dieet Vogelduin en Veluwe	28
4.2.2 Dieet van roodborsttapuiten in het Vogelduin	31
4.3 Lichaamsconditie nestjongen Vogelduin en Veluwe	34
4.4 Lichaamsconditie NHD in detail	35
4.5 Voerfrequentie	37
4.6 Foerageerafstanden en voedselterritorium Vogelduin en Veluwe	38
4.7 Voerduur per etmaal	38
4.8 Legselgrootte gedurende het broedseizoen	40
4.9 Broedgedrag nader bekeken met temperatuurloggers	42

4.10 Vergelijking met de tapuit: dieet en voedselterritoria	44
5. Discussie en slotoverwegingen	46
5.1 Roodborsttapuiten	46
5.2 Vergelijking Vogelduin met Veluwe	47
5.3 Relaties insectenabundantie en conditie	49
5.4 Slotoverweging	50
6. Literatuur	51
Bijlage 1. Broedbiologie graspieper	55
Bijlage 2. Waarom zijn roodborsttapuiten minder algemeen dan graspiepers?	58
Bijlage 3. Overzicht dieet roodborsttapuiten 2019-2021	60

Samenvatting

Het onderzoek richt zich op de vraag of er aanwijzingen zijn dat het huidige insectenaanbod als voedsel voor broedvogels een knelpunt is voor duurzame instandhouding van de populaties van de vogels van het open duin. Het is voor zangvogels van het open duin niet bekend of soorten met een insectendieet (op zijn minst van de nestjongen) achteruit gaan door voedselgebrek en via welke mechanismen (zoals kleinere legsels, lagere gewichten nestjongen, minder legsels per jaar) dit dan zou plaatsvinden.

- Vanaf eind maart beginnen roodborsttapuiten met het leggen van eieren voor het eerste nest, en de laatste eieren worden in juli gelegd. In deze vier maanden komen en gaan verschillende insectenpieken, getuige het komen en gaan van verschillende prooien in het nestjongendieet. Ondanks het veranderende dieet in de loop van het broedseizoen verandert de lichaamsconditie (het gewicht) van de nestjongen in het geheel niet, in tegenstelling wat verwacht werd op grond van zangvogelliteratuur. Ook veranderden de voerfrequentie noch de afstand van het nest waar ouders het voedsel zochten in de loop van het broedseizoen, een sterke aanwijzing dat ouders niet meer inspanning moeten leveren om de jongen later in het seizoen met een goed gewicht te doen uitvliegen. Dit duidt erop dat het Vogelduin nog steeds een voldoende insectenrijk terrein is, een gedachte die wordt gesterkt door de waarneming dat gewichten van jonge roodborsttapuiten op de Veluwe significant lager waren.
- De legselgroottepiek bij roodborsttapuiten in het Vogelduin valt in mei en begin juni, wanneer vaker zeslegsels worden geproduceerd dan vijflegsels. Ondanks dat meer jongen gevoerd moeten worden, wordt er niet minder vaak gevoerd per jong, noch zijn, zoals gezegd, jongen slechter van gewicht. In de tekst wordt geopperd dat de legselgroottepiek niet zozeer door voedsel alleen wordt bepaald, maar dat ook de lengte van het daglicht het voeden van een extra jong mogelijk maakt.
- De insectenbiomassa bepaald met bordvallen is in het Vogelduin vaak hoger dan op de Veluwe in de maanden mei en juni, met de Pollen als goede tweede. Daarnaast is werden in 2018 opvallend meer (vliegende) insecten gevangen dan in 2020 en 2021, per gebied gekeken. In drie van de vier jaren piekte de insectenabundantie (drooggewicht bordvallen) in het Vogelduin in mei, gevolgd door een dip in juni en weer een lichte stijging in juli. De transecttellingen wezen uit dat sprinkhanen minder algemeen zijn in het Vogelduin dan op twee van drie Veluwse onderzoeksgebieden. Sprinkhanen pieken in juni en juli en zijn in mei nog nauwelijks opvallend aanwezig. Rozenkevers vlogen in 2018 massaal eind mei, half juni, maar die zijn sinds 2019 in veel kleinere aantallen aanwezig in het Vogelduin. Het is waarschijnlijk dat neerslag een grote rol speelt bij de wisselende aantallen insecten: zo waren sprinkhanen in de vochtige zomer van 2021 veel talrijker dan de drie jaar ervoor. Uit een andere studie blijkt dat het aantal bodembewonende geleedpotigen in het Vogelduin constant bleef in de loop van het seizoen, maar dat die aantallen op binnenlandse heidevelden sterk afnamen.

1. Inleiding

Geleedpotigen vormen een van de belangrijkste pijlers van een ecosysteem. Ze staan aan de basis van het voorkomen van insectenetende vogels en bepalen voor een groot deel de aantallen broedparen van die vogels en het nestsucces, naast factoren als predatie en overleving buiten het broedseizoen. De bewijzen voor een sterke afname van insecten in natuurgebieden stapelen zich op (Hallmann et al. 2017, 2020) 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 stikstofdepositie verandert onder andere de vegetatiestructuur en de plantendiversiteit (Bobbink et al. 2010), en door afname van het konijn wordt de doorgroeiende vegetatie niet langer kort gegraasd. Om de wegvallende konijnbegrazing op te vangen zijn grazers als runderen en paarden ingeschaard als beheervorm (Van Oosten et al. 2012, Nijssen et al. 2014). 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 (Visser et al. 1998, Both et al. 2009). Kortom, de insectenfauna van de duinen is mogelijk aan, misschien zelfs sterke, veranderingen onderhevig, en deze veranderingen hebben op hun beurt mogelijk gevolgen voor insectenetters. De vraag is hoe insectenetende vogels beïnvloed worden door het veranderende prooiaanbod van insecten. Kennis over de causale relatie tussen prooikeus en prooibeschikbaarheid aan de ene kant, en zangvogelaantallen en -diversiteit aan de andere kant is niet goed ontwikkeld.

Het is goed mogelijk dat vogels met een overeenkomende levenswijze, bijvoorbeeld grondbroeder én insectivoor, toch verschillen in dichtheden territoria, omdat ze door verschillen in de manier waarop ze voedselzoeken een verschillend voedselaanbod ervaren, wat consequenties kan hebben voor bijvoorbeeld territoriumgrootte, het aantal broedsels en legselgrootte. Dit lijkt het geval te zijn voor graspieper en roodborsttapuit (Van Oosten 2016). Door diëten te bepalen kan inzichtelijk worden hoe de verschillende vogelsoorten op verschillende manieren gebruik maken van de in het open duin aanwezige insecten. Van diëten is erg weinig bekend, en dus ook niet in hoeverre vogelsoorten hun jongen kunnen doen uitvliegen in een goede lichaamsconditie bij een kwalitatief en kwantitatief wisselend insectenaanbod. Zo weten we van tapuiten uit het NHD dat hun jongen met name rozenkevers, ritnaalden en rupsen gevoerd krijgen (Van Oosten 2014, 2016). Maar kunnen andere prooien als vervangende prooi dienen in jaren wanneer een van deze prooien afwezig is? Hoe flexibel zijn vogels wat dieet betreft en verklaart het dieet waarom de broedvogeldichtheden in sommige terreindelen hoger 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.

Het doel van dit onderzoek richt zich op de vraag of er aanwijzingen zijn dat het huidige insectenaanbod als voedsel voor broedvogels een bottleneck is voor duurzame instandhouding van de populaties van de vogels van het open duin. Het is voor zangvogels van het open duin niet bekend of soorten met een insectendieet (op zijn minst van de nestjongen) achteruit gaan door voedselgebrek en via welke mechanismen (zoals kleinere legsels, lagere gewichten nestjongen, minder legsels per jaar

et cetera) dit dan zou plaatsvinden. Om deze vraag te beantwoorden heeft PWN met financiering vanuit haar Innovatie budget een driejarige pilotstudie laten uitvoeren in het Vogelduin in het Noordhollands Duinreservaat. Dit rapport bevat het resultaat van deze studie.

In 2019 is een begin gemaakt met ontrafeling van mogelijke knelpunten in insectenabundantie op het broedsucces van insectivore broedvogels van duingrasland in het Vogelduin bij Castricum en de wat kalkarmere duinen tussen Wimmenum en Bergen aan Zee (fig.1). De verwachting was 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 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 gewerkt, maar in verschillende terreindelen die mogelijk verschillen in kwalitatief en/of kwantitatief aanbod van insectenprooien.

In 2020 zijn aanpassingen doorgevoerd in de onderzoeksopzet die voortvloeien uit de resultaten uit 2019 en de bespreking daarvan met PWN (H. Kivit en D. Groenendijk) en extern deskundige H. Schekkerman (Sovon) d.d. 26 maart 2020: ten eerste is besloten om het dieetonderzoek alleen op de roodborsttapuit te richten, omdat het dieet van nestjongen betrouwbaarder is vast te leggen dan bij graspiepers. Bovendien zijn nesten van roodborsttapuiten makkelijker te vinden dan van de graspieper, waardoor de steekproefgrootte en detailkennis groeit. Ten tweede is besloten, nadat in 2019 graspiepers en roodborsttapuiten zijn onderzocht in het kalkrijke Vogelduin en het kalkarmere (maar nog steeds kalkrijke) duin bij Wimmenum, het duinvogelonderzoek vanaf 2020 te combineren met een soortgelijk onderzoek naar knelpunten bij heide-stuifzandvogels in enkele terreinen op de Veluwe (fig. 2; gefinancierd door de provincie Gelderland, looptijd 2020-2021), waaronder de roodborsttapuit. Omdat de aantallen prooien (danwel de biomassa aan geledpotigen) op de voedselarme dekzanden van de Veluwe waarschijnlijk lager zullen zijn dan in Wimmenum, is besloten de Veluwe als 'voedselarm' onderzoeksgebied te nemen, in plaats van de duinen bij Wimmenum. Deze gebiedsvergelijking bood een nog betere kans om eventuele effecten van beschikbare prooien op verschillende broedparameters te bepalen, zoals de lichaamsconditie van de nestjongen, vanwege een (in theorie) groter verschil in voedselaanbod. Hierdoor kon in het NHD het vergelijkingsgebied bij Wimmenum vervallen.

Daarnaast kan inzicht worden verkregen in de manier waarop ouders omgaan met de verschillende insectenfauna: voerfrequentie, legselgrootte, lengte van de voedselvluchten. Door de dekzanden van de Veluwe als referentiegebied te gebruiken, en niet de duinen van Wimmenum, kan een grotere mate van detailkennis worden verkregen omdat de beschikbare onderzoekstijd nu binnen één duingebied kan worden besteed.

Een starthypothese voor de vergelijking tussen Vogelduin en Veluwe was dat er (tegenwoordig) minder insecten zijn als voer voor insecteneters, waardoor er mogelijk bottlenecks zijn ontstaan voor een duurzame populatie broedvogels van het open duin. Voedselarme ecosystemen op zandgronden zijn veel gevoeliger voor verzuring en vermesting dan kalkrijke duinen (door buffering), 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 en afnemen (Vogels et al., 2017). Met andere woorden: er is minder

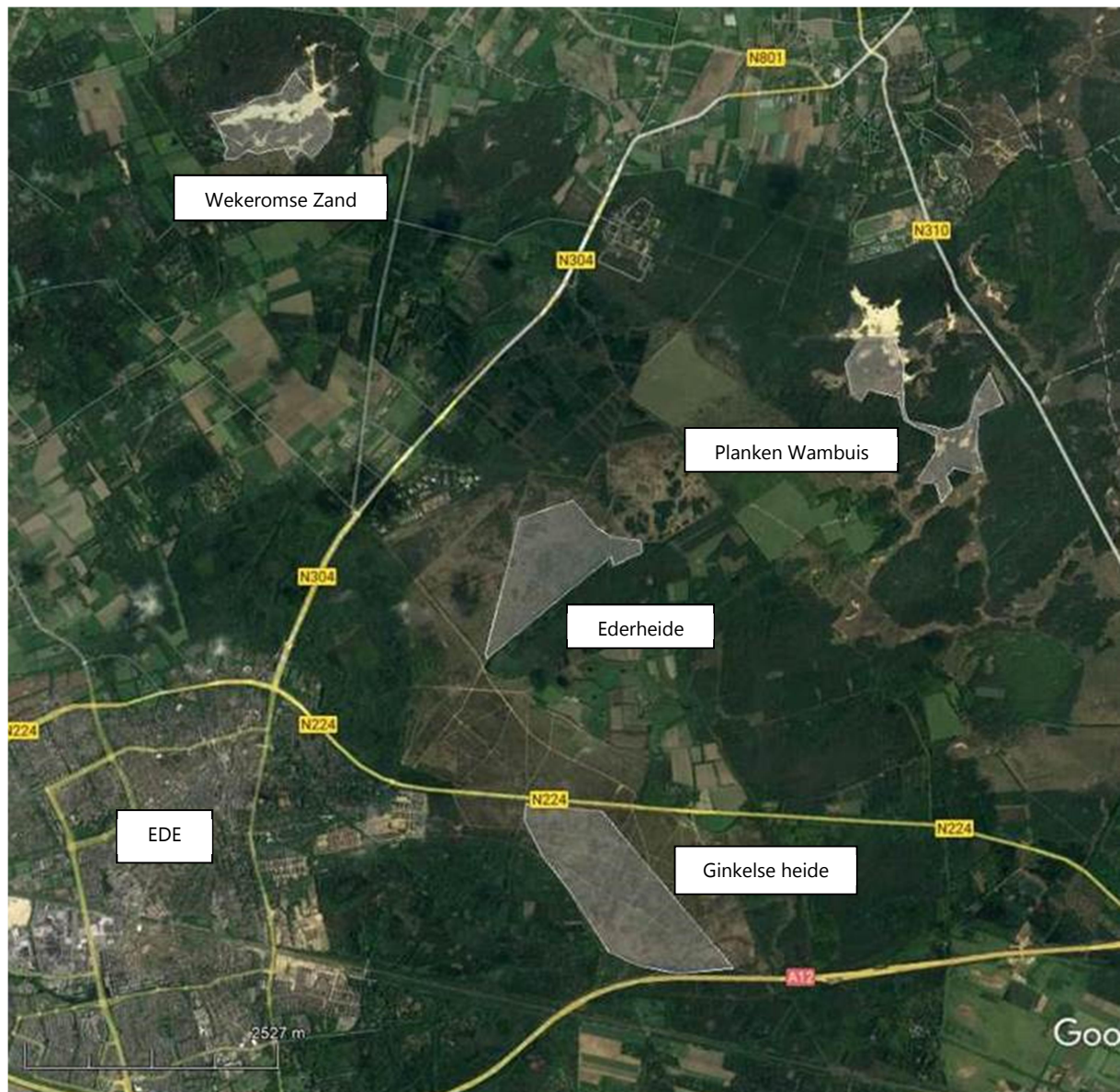
voedsel voor insectenetende vogels, juist op heidevelden (Vogels et al., 2017). Omdat zowel in het Vogelduin als op de Veluwe roodborsttapuiten voorkomen, is het interessant om de lichaamsconditie (het gewicht bij een bepaalde vleugellengte; vleugellengte is een maat voor leeftijd) van jonge roodborsttapuiten van de Veluwe te vergelijken met die in het Vogelduin.

In 2021 is verder gewerkt aan de roodborsttapuit en is het onderzoek weer gespiegeld aan dat op de zuidwestelijke Veluwe, met een verdere verfijning langs de volgende lijn: juist omdat de meeste zangvogelsoorten relatief kort leven, zullen ouders er alles aan doen om in het (mogelijk enige) broedseizoen zoveel mogelijk jongen in een zo goed mogelijke lichaamsconditie (gewicht) te doen uitvliegen. De broedbiologische parameters legselgrootte, gewichten van nestjongen en nestsucces bij roodborsttapuiten in het Noordhollands Duinreservaat (NHD) blijken echter niet van waarden uit de literatuur te verschillen, zoals beschreven in de recente literatuurstudie 'Effecten van voedseltekort op de broedbiologie van insectenetende zangvogels' (Van Oosten 2021a). Blijkbaar kunnen oudervogels voldoende voedsel voor zichzelf vinden en aanbrengen om normale legsels te produceren en hun jongen op het juiste uitvlieggewicht te brengen. Toch is het mogelijk dat de voedselsituatie voor de roodborsttapuit in het NHD toch minder rooskleurig is dan hij lijkt: uit de literatuurstudie komen twee kennishiaten over de relatie insectenabundantie en broedbiologie. Het eerste hiaat betreft de inspanning die de oudervogels moeten leveren om voldoende voedsel voor de jongen aan te slepen. Het tweede hiaat betreft de overleving van jongen gedurende de eerste weken na uitvliegen. In lijn met de resultaten van het voorgaande werk en van de literatuurstudie (Van Oosten 2021a), is veldseizoen 2021 gebruikt om meer inzicht te krijgen in deze subtielere voedsелеffecten.

Een korte opmerking over de uitgevoerde insectenbemonsteringen: met bordvallen worden met name vliegende insecten gevangen en op de transecttellingen worden kevers en met name sprinkhanen geteld. Hoewel sprinkhanen een vaak gevoerde prooi zijn bij nesten later in het seizoen, worden er weinig prooien bemonsterd die belangrijk zijn in het dieet van roodborsttapuiten. De tellingen zijn wel relevant, onder andere omdat zo een beeld wordt gekregen van de aantalsontwikkeling van insecten binnen het Vogelduin (een monitoringsreeks) en omdat ze verschillende gebieden kunnen worden vergeleken wat hun insectenbiomassa danwel aantallen betreft.



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.



Figuur 2. Ligging van de studiegebieden op de Zuidwest-Veluwe.

2. Praktische aanpak 2019-2021

In 2019 was de terreinkeuze anders dan in 2020 en 2021, en deels ook de methodiek. Hierom is de aanpak gesplitst in deze twee periodes. De ondernomen activiteiten zijn wel grotendeels hetzelfde, dus die zijn samen genomen.

2019 Vogelduin en Wimmenummerduinen graspieper en roodborsttapuit

Zowel de graspieper als de roodborsttapuit zijn onderzocht in de periode begin april tot eind juli, in twee terreinen (1) het kalkrijke Vogelduin (~77 hectare), en (2) het kalkarmere middenduin tussen Wimmenum en Bergen (~98 ha). Omdat niet elk nest geschikt is om een camera bij te plaatsen, zullen meer nesten moeten worden gevonden dan benodigd voor de detailstudie. Nesten zijn gezocht gedurende een groot deel van het broedseizoen, omdat voedselknelpunten zich alleen in bepaalde fase van het seizoen kunnen voordoen. In 2019 zijn de volgende activiteiten ondernomen: 1) het verzamelen van broedbiologische parameters van nesten van roodborsttapuit en graspieper: legselgrootte, nestsucces, lichaamsmaten en -gewicht van opgroeiende jongen, 2) bepaling van het dieet van nestjongen alsmede de voerfrequentie d.m.v. het filmen van voedingen, 3) bepalen van insectenabundantie door het gebruik van 10 gepaarde bordvallen en transecttellingen.

2020-2021 Vogelduin en Zuidwest-Veluwe roodborsttapuit

De roodborsttapuit is onderzocht in begin april tot eind juli, in twee terreinen: (1) het kalkrijke Vogelduin, en (2) kalkarme dekzandlocaties op de Veluwe, zoals de Hoge Veluwe, de Planken Wambuis en de Ginkelse Heide. Omdat niet elk nest geschikt is om een camera bij te plaatsen, zullen meer nesten moeten worden gevonden dan benodigd voor de detailstudie. Nesten zijn gezocht gedurende een groot deel van het broedseizoen, omdat voedselknelpunten zich alleen in bepaalde fase van het seizoen kunnen voordoen. In 2020 en 2021 zijn de volgende activiteiten ondernomen: 1) karteren afstanden tussen nest en foerageerlocatie oudervogel, 2) dieetstudie (cameraval, videocamera), 3) het verzamelen van broedbiologische parameters van nesten van roodborsttapuit: legselgrootte, nestsucces, lichaamsmaten en -gewicht van opgroeiende jongen, 4) bepalen van insectenabundantie door het gebruik van 10 gepaarde bordvallen en transecttellingen en 5) jongen in een aantal nesten individueel kleurringen, zodat de overleving van de uitgevlogen jongen kan worden bepaald. Door de combinatie 1) foerageer afstand vanaf het nest, 2) voerfrequentie en 3) eventueel gewicht van de aangevoerde prooien krijgen we een beeld van de inspanning die ouders doen om een bepaalde hoeveelheid voer aan te leveren. Om deze inspanning in perspectief te plaatsen is ernaar gestreefd dezelfde exercitie op de Veluwe te ondernemen.

Omdat de terreinen op de Veluwe misschien wat minder bekend zijn, volgt hier een korte beschrijving per terrein waar insecten zijn bemonsterd:

(1) **Otterlose Zand** (beheer: Stichting Het Nationale Park De Hoge Veluwe). Een gesloten buntgras-korstmos vlakte, waar recent sleuven in zijn gegraven ten faveure van verstuiving. Begrazing vindt plaats door in het park aanwezige zoogdieren als edelherten en moeflons; er zijn geen grote grazers

ingeschaard.



Otterlose Zand, 21 juni 2018 (H. van Oosten)

(2) **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. Begrazing vindt plaats door in het park aanwezige zoogdieren als edelherten en moeflons; er zijn geen grote grazers ingeschaard.



De Pollen, bemonsterlocatie, 21 juni 2018 (H. van Oosten)

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



Mosselse Zand, 20 juni 2018 (H. van Oosten)

Toelichting per activiteit:

2.1 Dieetstudies

1. Hierbij is gebruik gemaakt van met name videocamera's en daarnaast van cameravallen. Theoretisch vullen deze twee verschillende technieken elkaar aan: met videocamera's wordt continu gefilmd gedurende acht uur per dag, waardoor de prooi keuze en de voerfrequentie goed kunnen worden vastgelegd. Met cameravallen kunnen weken achtereen foto's van een nest gemaakt worden, waardoor een uitstekend beeld kan worden verkregen van de voerinspanning gedurende de hele nestjongen fase, onder alle weersomstandigheden. Helaas bleek zowel in 2020 als in 2021 dat door snelle vegetatiegroei opnames in de loop van het seizoen onbruikbaar werden. Ook bleek, door gelijktijdig nesten te filmen met een videocamera, dat voederingsen werden gemist door de cameravallen, omdat goed geïsoleerde vogels dan niet worden opgemerkt tegen de opgewarmde achtergrond, vooral wanneer er ook grassen door het beeld heen zwiepen. Uiteraard is de vegetatie rond het nest zoveel mogelijk intact gelaten, om het predatoren niet makkelijker te maken. Hoewel voederingsen zullen zijn gemist omdat vogels goed geïsoleerd zijn, zal wel de dagelijkse voederduur correct zijn vastgesteld, dus de periode tussen eerste en laatste voering. De omgevingstemperatuur is dan immers lager waardoor vogels eerder worden opgemerkt door de sensor van de camera. Door de met videocamera's vastgestelde voerfrequentie te vermenigvuldigen met het dagelijks aantal gevoerde uren weten we grosso modo de dagelijkse voerfrequentie. Hiermee krijgen we een beeld van de voerinspanning van de ouders in het Vogelduin en op de Veluwe.
2. Met de videocamera's is een gedetailleerd beeld van het dieet van nestjongen verkregen, waarbij zoveel mogelijk nesten in de latere jongenfase (dag 9-12) zijn gefilmd omdat de voedselvraag dan het grootst is en omdat verschillen in lichaamsgewicht dan blijken op te treden.
3. Door het hele broedseizoen door te filmen kunnen we bepalen in hoeverre een veranderend dieet relateert aan eventuele veranderingen in lichaamsconditie bij de nestjongen.
4. De prooien die op de beelden staan zijn, op een zo gedetailleerd mogelijk taxonomisch niveau gedetermineerd, soms tot op soortniveau. Ook is met morfospecies gewerkt: veel rupsen zijn lastig

om tot op soort te herkennen, maar ze verschillen wel van elkaar in tekening. Het gaat dan dus om verschillende, maar onbekende, soorten.

5. er is geprobeerd om alle aangevoerde prooi-soorten te bemonsteren in het veld, teneinde een indruk te krijgen van het prooigewicht en het totale aangevoerde prooigewicht, gebruikmakend van het aantal voederings. Helaas is dat niet geheel gelukt.



Een videocamera bij een nest, dicht langs het wandelpad dus goed gecamoufleerd!

2.2 Broedbiologische parameters

1. Om te bepalen of het momentane voedselaanbod aan insecten een directe weerslag heeft op de groei van nestjongen, zijn een aantal biometrische maten genomen van oudere nestjongen (vanaf 9 dagen oud): de vleugellengte als maat voor leeftijd, de tarsuslengte als maat voor lichaamsconditie en het gewicht als maat voor structurele grootte, samen met vleugellengte.
2. Ook de legselgrootte (aantal eieren) en de broedselgrootte (aantal jongen) zijn bepaald. Elk gevonden nest wordt gevolgd tot het moment van uitvliegen of van mislukken.
3. Jongen uit twee nesten zijn gekleurringd in het Vogelduin, om overleving in de eerste weken na uitvliegen te onderzoeken. De te beantwoorden vraag was ook in hoeverre de jongen goed zijn op te zoeken in het veld. Het bleek erg lastig de jongen de eerste 1-2 weken na uitvliegen goed in beeld te krijgen om de ringen af te lezen (ze hielden zich deels schuil in de duindoorns). Vervolgens zaten de jongen meer in het open, maar ook meer verspreid door het duin. Ik heb na deze eerste ervaringen besloten niet verder te gaan met het aflezen van nestjongen na uitvliegen, omdat voor betrouwbare resultaten een aanzienlijk grotere tijdsinspanning vereist is.
4. Theoretisch zullen broedende vrouwtjes in voedselarmere terreinen vaker het nest af moeten gaan om te foerageren en/of dat ze per foerageerpauze langer foerageren dan in voedselrijke terreinen. Ze kunnen echter niet té lang van het nest omdat de eieren dan te veel afkoelen. De frequentie en tijdsduur waarmee een broedend vrouwtje van het nest afgaat om zelf te foerageren is zowel in het Vogelduin als op de Veluwe in 2021 verkennend onderzocht met temperatuurloggers (TinyTag

Plus2 TGP-4510) met een externe thermometer ('probe') die voorzichtig in de nestbekleding bij de eieren werd gestoken, .

2.3 Foerageerafstanden, voedselterritorium, foerageerwijze en vegetatiestructuur

De hypothese is dat nestjongen op de Veluwe te maken hebben met een kleiner voedselaanbod (vergeleken met het Vogelduin), zodat de oudervogels de schaarse prooien van verder moeten halen en brengen. Om een beeld te krijgen van de foerageerafstanden op de Veluwe en in het Vogelduin zijn bij vier nesten per gebied de foerageerafstanden ingetekend, tot 100 punten per nest. Helaas maakten terreineigenschappen het niet eenvoudig bij meer nesten voedselvluchten in te tekenen. Iedere mapping sessie bestaat uit het volgen van de vrouw terwijl ze foerageert, met behulp van een verrekijker op statief. Iedere zestig seconden wordt de locatie van de vogel ingetekend. Dit interval is gekozen omdat roodborsttapuiten in staat zijn om binnen deze tijd het gehele territorium over te vliegen en zelf te bepalen waar te gaan foerageren. Op deze manier worden biologisch onafhankelijke punten verzameld van locaties waar wordt gefoerageerd. Een probleem bij het volgen van de roodborsttapuitenvrouw is het uit beeld raken van de vogel. Deze minuten worden beschouwd als verloren datapunten en hetzelfde geldt voor punten waarop de vogel ander gedrag vertoont dan foerageren. Territoriaal gedrag, rustig zitten of poetsen zijn voorbeelden hiervan en worden niet meegerekend in de analyse voor het voedselterritorium.

Door het intekenen van de voedselvluchten op kaarten kan ook het voedselterritorium worden berekend. Het gaat hier niet om het totale territorium dat vooral door het mannetje wordt verdedigd tegen soortgenoten. Het ondernemen van deze extra activiteiten door het mannetje vormt een belangrijke reden tot het onderzoeken van alleen het vrouwtje voor het vaststellen van de grootte van het voedselterritorium. De foerageerlocaties zijn in Qgis gezet, waarna de omvang van het voedselterritorium is bepaald als minimum convex polygons (MCP).

Tijdens het observeren en intekenen van voedselvluchten van roodborsttapuiten zijn aantekeningen gemaakt over de benutte vegetatiestructuur en foerageerwijze, alleen niet voor elk foerageerpunt. Hierdoor krijgen we een idee waar roodborsttapuiten foerageren en welke prooien ze daar vinden .

2.4 Bemonstering geleedpotigen

In 2018-2021 zijn in het Vogelduin insecten bemonsterd en in 2020-2021 ook op de Veluwe (Otterlose Zand, Mosselse Zand, De Pollen). Dit gebeurde jaarlijks in drie rondes: (1) eind mei/begin juni, (2) eind juni/begin juli en midden juli. Per ronde werd op twee 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 terrein, 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.
- 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. De bordvalvangsten zijn na droging ook gewogen, zodat een indruk wordt verkregen van de

bemonsterde massa aan geleedpotigen. Overigens werden aanvankelijk ook met een slagnet geleedpotigen bemonsterd die in de lage vegetatie hun plek hebben, maar hier is later vanaf gezien omdat de aard van de vegetatie vangsten kan beïnvloeden, waardoor eventuele gebiedsvergelijkingen lastig te maken en te interpreteren zijn.

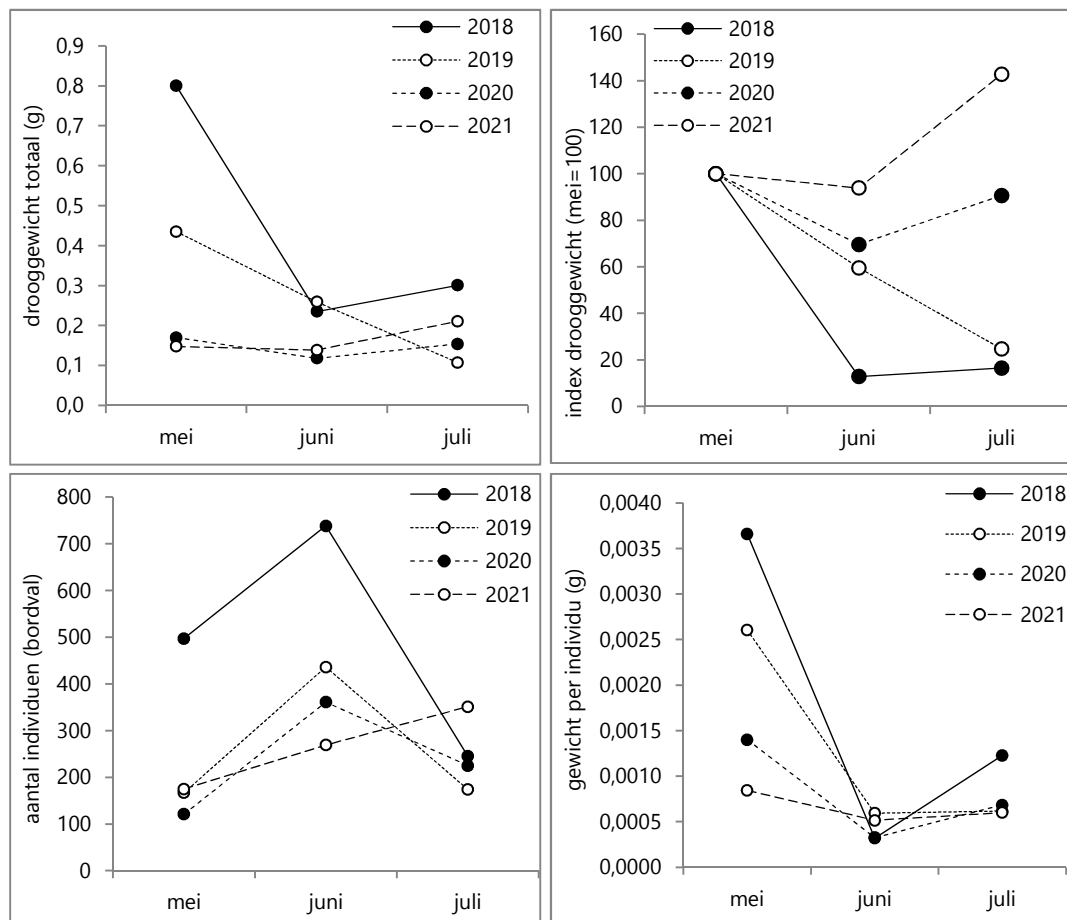


Met bordvallen worden vliegende insecten bemonsterd, met name vliesvleugeligen en tweevleugeligen (Vogelduin, zomer 2018).

3. Insecten: bemonsteringen en ecologie

3.1 Vogelduin (2018-2021)

Het drooggewicht van de bordvalvangsten varieert sterk tussen de onderzoeksjaren (fig. 3). In 2018 werden veel rozenkevers gevangen met de bordvallen, waardoor het vangstgewicht erg hoog was (1,81 gram, in figuur 3 afgeknot tot 0,8 gram omwille van de weergave van de andere jaren). Op basis van de bordvalvangsten is niet eenduidig vast te stellen of de biomassa insecten toe- of afneemt gedurende het broedseizoen vanwege de variatie tussen de jaren. In figuur 4 staan de vangsgewichten geïndexeerd (mei=100), om ook de relatief kleine veranderingen in drooggewicht voor de jaren 2020 en 2021 zichtbaarder te maken: in de jaren 2018-2021 piekt het vangstgewicht in mei, met een kleine stijging in juli na een dipje in juni. Alleen in 2019 zien we een gestage afname. Kijken we niet naar het drooggewicht, maar naar de aantallen gevangen insecten (fig. 5), dan is er een piek in juni (2018-2020), in 2021 in juli. Mogelijk houdt het afwijkende jaar 2021 verband met het weer in voorjaar en zomer: in tegenstelling tot de periode 2018-2020 was deze in 2021 koeler en vochtig, waardoor de vegetatie er grazig bijstond (in tegenstelling tot dorre, verdroogde landschappen in de zomers van 2018-2020).



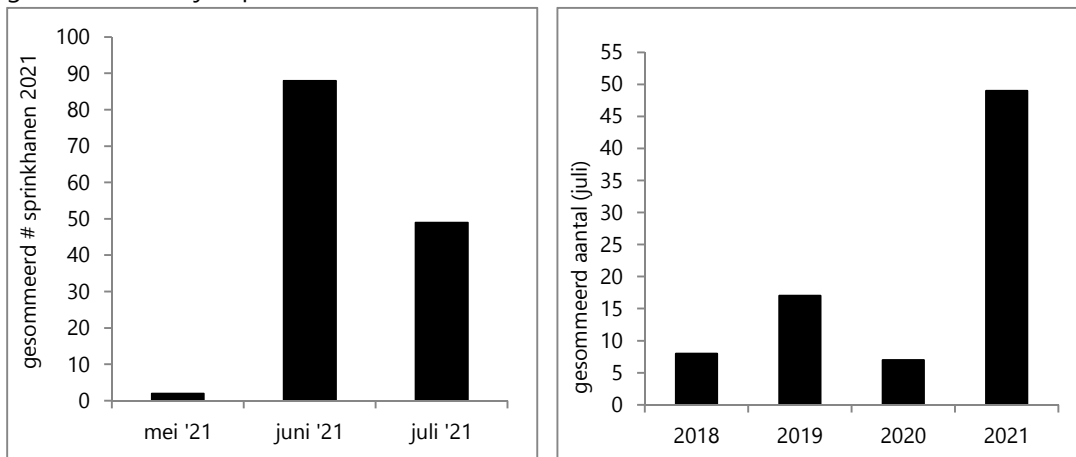
Figuur 3 (linksboven). Het totale drooggewicht per bordvalvangst per maand per jaar.

Figuur 4 (rechtsboven). Het totale drooggewicht per bordvalvangst per maand per jaar, geïndexeerd (mei=100), om de verschillen van maand op maand duidelijker weer te geven.

Figuur 5 (linksonder). Het aantal individuen per monster.

Figuur 6 (rechtsonder). Het gemiddelde drooggewicht per individueel insect.

Vervolgens delen we het drooggewicht door het aantal insecten om het gemiddeld gewicht per insect te krijgen (fig. 6). Dit gewicht blijkt met name in mei sterk te verschillen tussen de jaren. In juni en juli liggen de individuele gewichten lager dan in mei, in juli is soms een lichte stijging te zien. Opmerkelijk is de daling in gemiddeld gewicht in de loop van de vier jaar voor de maand mei. In 2018 werden veel rozenkevers gevangen, daarna niet meer (zie hieronder). Mogelijk vlogen in mei 2019 nog grotere insecten rond die een tweejarige cyclus hebben en die cyclus begonnen zijn voor de droogte van 2018-2020, dus in 2017? Ongetwijfeld spelen andere processen ook een rol, zoals vegetatiegroei of het toeval. Daarnaast valt op dat de spreiding in het gemiddelde gewicht tussen jaren in juni en juli kleiner is dan in mei. In hoeverre insecteneters meebewegen (legselsgrootte, voerfrequentie etc) met de insectenabundantiegolven in het seizoen en tussen jaren is niet duidelijk: roodborsttapuiten voeren betrekkelijk weinig vliegende insecten als vliesvleugeligen en tweevleugeligen, maar wel vliegende kevers als rozenkevers (althans, in 2015 en 2016!). De grote uitdaging is om deze betrekkelijk eenvoudig en snel uit te voeren bemonsteringen ook voor terrestrische geleedpotigen uit te voeren, waarbij de gedachten vooral naar rupsen (danwel de daaruit voortkomende vlinders) uitgaan. Ondanks dat we van ontwikkelingen van rupsen geen beeld hebben, is het niet onwaarschijnlijk dat deze herbivore dieren meebewegen met de aantalsontwikkeling van een andere herbivore insecten, die wél goed te tellen zijn: sprinkhanen.



Figuur 7 (links). Het over drie transecten gesommeerde aantal sprinkhanen in 2021 in het Vogelduin, het jaar met de grootste aantallen en dus het duidelijkste patroon. **Figuur 8** (rechts). Het aantal sprinkhanen per jaar (2018-2021); sprinkhanen hebben in 2021 geprofiteerd van de vochtige en dus groeizame omstandigheden.

Sprinkhanen worden geteld tijdens de transecttellingen. De laatste instars imago's van deze dieren verschijnen in de loop van de zomer en zijn dan goed zichtbaar (fig. 7, wat ook blijkt uit het dieetaandeel dat ze vormen: dat neemt toe in de loop van het seizoen (fig. 6, p.32). Interessant is dat het er sterk op lijkt dat sprinkhanen hebben geprofiteerd van het nattere, groeizamere voorjaar en zomer van 2021, getuige de veel grotere aantallen die in dat jaar zijn geteld in het Vogelduin (fig. 8). Mogelijk vertoonden andere herbivore insecten, zoals rupsen, een dergelijke toename?

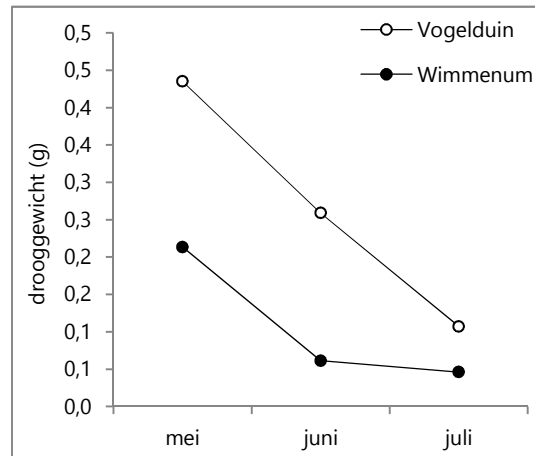
Opmerkelijk is de achteruitgang van de in eerdere jaren zeer algemeen voorkomende rozenkever in het Vogelduin, een prooi voor veel soorten: vogels, maar ook voor andere insecten als roofvliegen en libellen, en zandhagedissen (tabel 1; Van Oosten 2018). Het eerste jaar van de systematische tellingen (2018) was tevens het enige jaar waarin deze kever talrijk voorkwam tijdens zijn gepiekte voorkomen eind mei, begin juni. Ook buiten de officiële tellingen om zijn in 2019-21 niet de van eerdere jaren bekende grote zwermen van duizenden exemplaren waargenomen. Een opmerkelijke zaak; in het hoofdstuk Synthese wordt hier verder op ingegaan.

Tabel 1. De aantallen rozenkevers zijn sterk afgenomen na 2018 (gesommeerde transecttellingen).

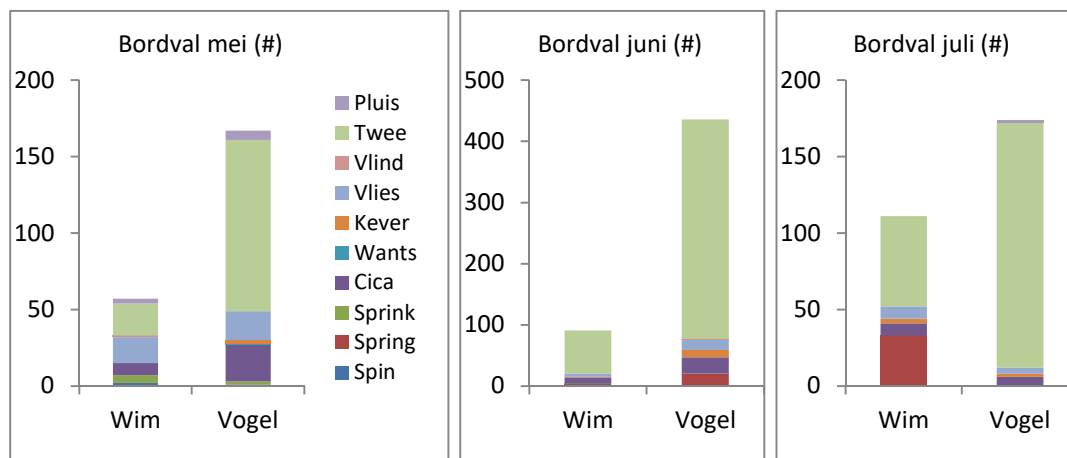
Rozenkever	30/5 2018	29/5 2019	27/5 2020	31/5 2021
Vogelduin	268	2	0	0

3.2 Vogelduin en Wimmenummerduinen 2019

In 2019 zijn naast bemonsteringen in het Vogelduin, ook bemonsteringen uitgevoerd in studiegebied Wimmenum. Hoewel het gegevens van één jaar zijn, presenter ik de gegevens hier omdat ze toch een eerste indruk geven van gebiedsverschillen en -overeenkomsten. In figuur 9 staat het drooggewicht van de bordvalmonsters per maand en in de staafdiagrammen in figuur 10 de bijbehorende aantallen insecten. Zowel het drooggewicht als de aantallen insecten zijn elke maand hoger in het Vogelduin dan in de Wimmenummerduinen, met voor beide methoden een seizoenseffect: elke maand zijn de aantallen kleiner (maar bedenk dat in de andere jaren het patroon iets anders was in het Vogelduin, zie fig. 3 in de voorgaande paragraaf). Hoewel beide gebieden kalkrijk zijn, is het Vogelduin kalkrijker dan Wimmenum. De vegetatie van de duingraslanden van Wimmenum is veel lager dan in het Vogelduin (de dichtheid van graspiepers leek ook lager te zijn, omdat er minder nestgelegenheid was). Mogelijk speelt de verschillende vegetatiestructuur een rol bij de kleinere aantallen insecten in Wimmenum.



Figuur 9. Het drooggewicht van de bordvalvangsten in het Vogelduin en de Wimmenummerduinen (2019).



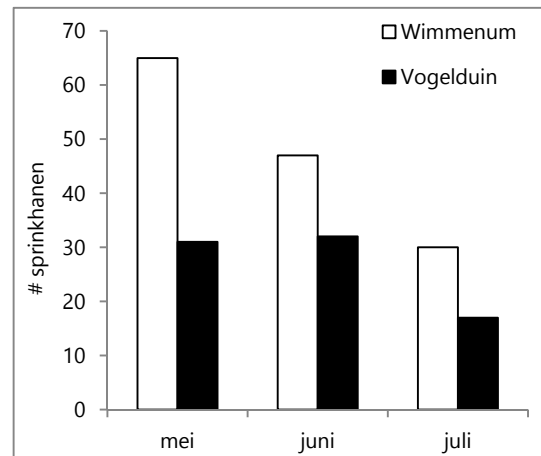
Figuur 10. Bordvalvangsten mei, juni en juli 2019 in het Vogelduin en de Wimmenummerduinen.

In mei is het totaal aantal gevangen insecten drie keer zo hoog in het Vogelduin (167 individuen) als in Wimmenum (57 individuen; fig. 10). Met name tweevleugeligen waren veel talrijker dan in Wimmenum, en ook cicades werden meer gevangen in het Vogelduin.

In juni werden in het Vogelduin meer dan vier keer zoveel insecten gevangen als in Wimmenum (436 respectievelijk 91 individuen; fig. 10). In absolute aantallen werden er, net als in mei, met name veel

meer tweevleugeligen gevangen. Relatief gezien verschilt het aandeel tweevleugeligen niet veel tussen de beide terreinen. Blijkbaar zijn tweevleugeligen veel algemener in het Vogelduin dan in Wimmenum. In juli zijn de verschillen tussen de beide terreinen kleiner dan in juni (fig. 10). Met bordvallen werden in het Vogelduin 50% meer insecten gevangen dan in Wimmenum (174 respectievelijk 111). Opvallend is het grote aantal springstaartjes dat in Wimmenum is gevangen. Weer zijn tweevleugeligen veel talrijker dan in Wimmenum, in absolute en in relatieve zin.

Het aantal getelde sprinkhanen, gesommeerd over de drie transecten per bemonsteringsronde, is groter in Wimmenum dan in het Vogelduin (fig. 11) en vertoont van maand op maand een afnemende tendens. Waarschijnlijk is dit zowel natuurlijke sterfte als een effect van predatie.



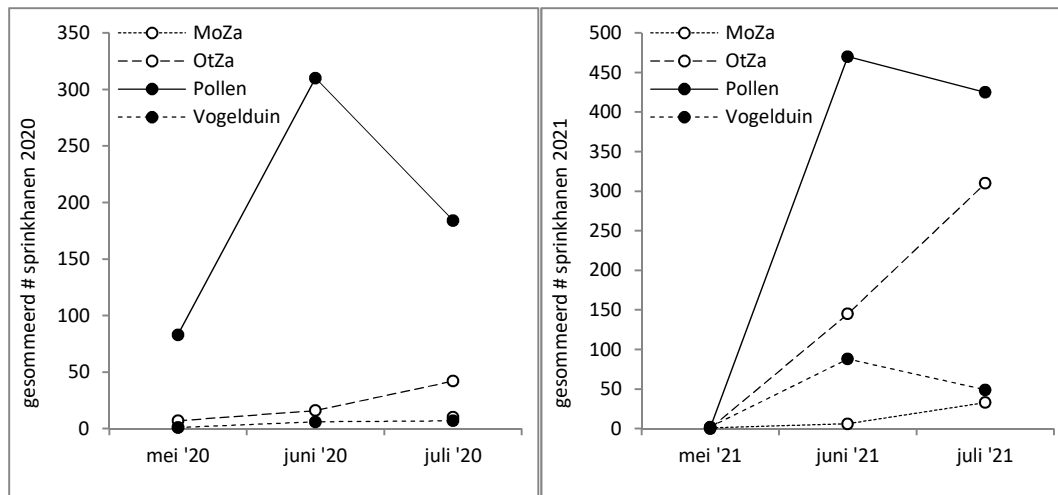
Figuur 11. Het aantal getelde sprinkhanen, gesommeerd over drie transecten, in het Vogelduin en bij Wimmenum (2019).

3.3 Vogelduin en Veluwe 2018-2021

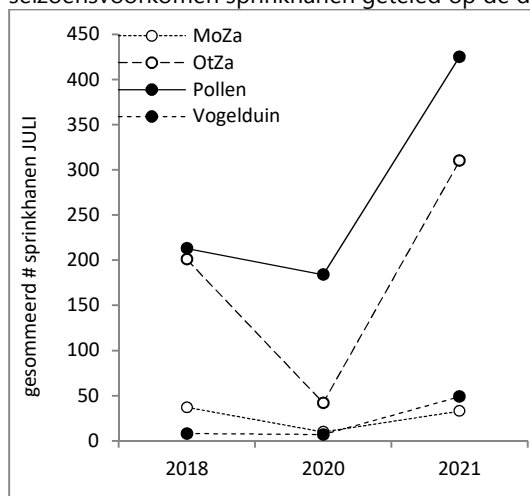
In 2018-2021 zijn op een tweetal manieren insecten bemonsterd: via transecttellingen om een beeld te krijgen van de aantallen lopende spinnen, kevers en sprinkhanen, en via bordvallen, om een beeld te krijgen van de aantallen vliegende vliesvleugeligen, kevers en tweevleugeligen.

3.3.1 Transecttellingen

Een enkele spin, kever of vlinder daargelaten, werden tijdens de transecttellingen vooral sprinkhanen geteld. In juni en juli meer sprinkhanen geteld dan in mei (fig. 12 en 13). In mei zullen sprinkhanen wel aanwezig zijn, maar ze zijn dan nog klein en vleugelloos, onopvallend en door hun grootte worden ze in mei ook niet of nauwelijks gevoerd aan (roodborst)tapuiten. Het voorjaar en zomer van 2021 waren beduidend koeler en natter dan in voorgaande jaren. Dit heeft ongetwijfeld geleid tot een uitbundiger groei van planten, waardoor er voor herbivore insecten als sprinkhanen veel meer voedsel aanwezig was dan in 2020. Dit is waarschijnlijk de reden dat de aantallen in 2021 groter waren dan in 2020 (fig. 14). Het is opmerkelijk dat de aantallen op de Pollen en het Otterlose Zand zoveel hoger zijn dan in het Vogelduin. Ik heb hier geen sluitende verklaring voor, maar ongetwijfeld spelen bodemdichtheid en microklimaat een grote rol, omdat voedsel geen knelpunt lijkt in het Vogelduin vergeleken met het toch schralere Otterlose Zand.



Figuur 12 (links): seizoensvoorkomen sprinkhanen geteld op de drie transecten 2020. **Figuur 13 (rechts):** seizoensvoorkomen sprinkhanen geteled op de drie transecten 2021.



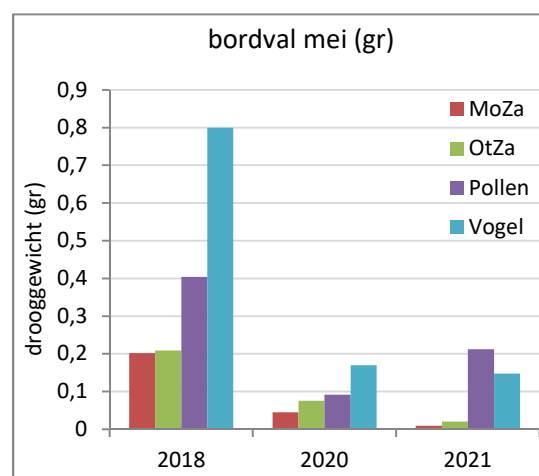
Figuur 14: totaal aantal sprinkhanen gesommeerd voor de drie transecten voor juli, de maand met vaak de grootste aantallen.

3.3.2 Bordvallen

Aan de hand van de bordvalvangsten krijgen we een beeld van de biomassa aan vliegende insecten in het Vogelduin, vergeleken met die in een drietal gebieden op de Veluwe. Een aantal zaken springen in het oog: de biomassa in het Vogelduin vaak hoger dan op de Veluwe in de maanden mei en juni, met de Pollen als goede tweede (met de opmerking dat daar het meest recent nog tapuiten hebben gebroed, van de onderzochte terreinen op de Veluwe). Daarnaast is werden in 2018 opvallend meer (vliegende) insecten gevangen dan in 2020 en 2021, per gebied gekeken.

Mei

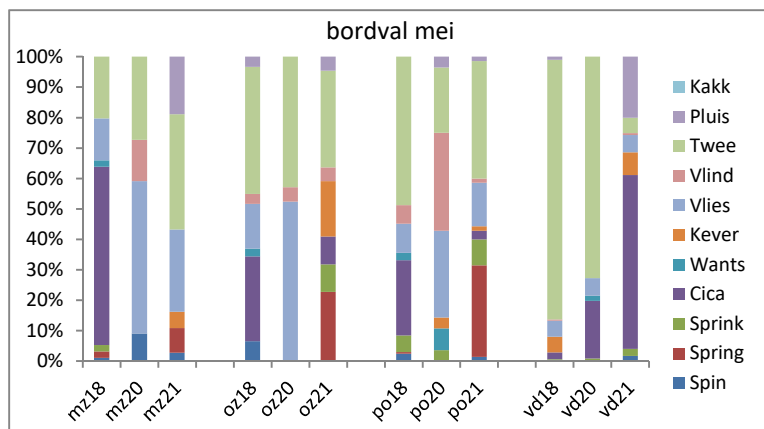
- 2018 Het vangstgewicht was in het Vogelduin (1,8 g) veel hoger dan in de Pollen (0,4 g) en de andere twee terreinen op de Veluwe (~0,2 g; fig. 15). Tussen de jaren waren de gesommeerde



Figuur 15. Vangstgewichten voor mei, per locatie per jaar in grammen drooggewicht.

drooggewichten in mei voor alle locaties én voor alle maanden het hoogst in 2018. Tevens was dit het enige jaar dat rozenkevers in de bordvallen kwamen, zij het vrijwel uitsluitend in het Vogelduin waar zij de verklaring vormen voor het hoge drooggewicht. De ordesamenstelling tussen de terreinen varieert (fig. 16), op de Veluwe met name wat betreft het aandeel cicades en tweevleugeligen. In het Vogelduin domineren de tweevleugeligen.

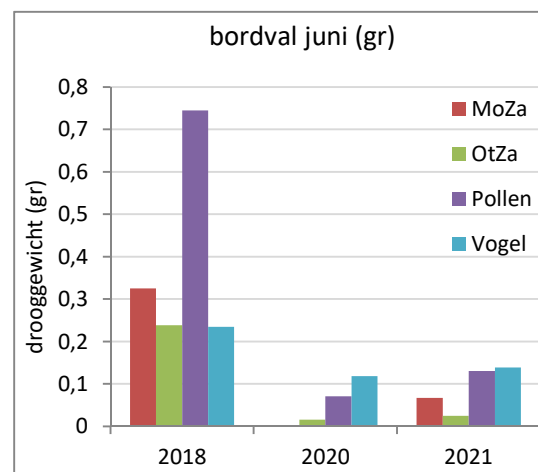
- 2020 werden op alle locaties beduidend minder beesten gevangen dan in 2018 (afname Veluwe tot 75%, Vogelduin 92%, vooral vanwege absentie rozenkevers). ook voor de Veluwe zijn er verschuivingen in de soortensamenstelling: cicades zijn vrijwel verdwenen uit de monsters, terwijl vooral vliesvleugeligen (percentueel) zijn toegenomen.
- In 2021 was de prooimassa op MoZa en OtZa erg laag, maar op de Pollen ~50% hoger dan, en in het Vogelduin ongeveer hetzelfde als, in 2020. In tegenstelling tot eerdere jaren werden in laatstgenoemd gebied nu relatief veel cicades gevangen; op de Veluwe werden deze niet gevangen. Los van wat kleinere verschuivingen tussen 2020 en 2021 valt op dat springstaarten in 2021 een groter deel van het numerieke geheel uitmaken op de Veluwe.



Figuur 16. De percentuele samenstelling op basis van aantallen van de vangst per locatie per jaar voor de maand mei. Kakk=kakkerlakken, Pluis=plantenluizen, Twee=tweevleugeligen, Vlind=vlinders, Vlies=vliesvleugeligen, Kever=kevers, Wants=wantsen, Cica=cicaden, Sprink=spinkhanen, Spring=springstaarten, Spin=spinnen.

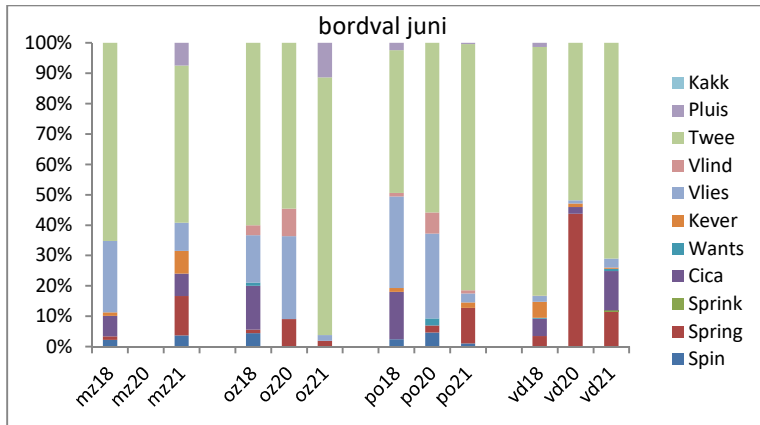
Juni

- In 2018 werden de grootste aantallen gevangen van de drie bemonsteringsjaren (fig. 17), net als in mei (hoewel in juni en juli 2020 niet gevangen kon worden op het Mosselse Zand). Op de Veluwe lagen de vangsgewichten boven die van mei, in het Vogelduin ver daaronder (rozenkeverpiek voorbij). De vangstgewichten op de Veluwe waren minstens zo groot als in het Vogelduin, op de Pollen bijna drie zo groot. In tegenstelling tot mei vormen tweevleugeligen nu in alle terreinen een groot deel van het gevangen totaal (fig. 18), en ook verschillen de andere ordes niet sterk tussen de terreinen: tweevleugeligen, vliesvleugeligen en cicades domineren het spectrum op de Veluwe, terwijl vliesvleugeligen in het Vogelduin goeddeels ontbreken.



Figuur 17. Vangstgewichten voor juni per locatie per jaar in grammen drooggewicht.

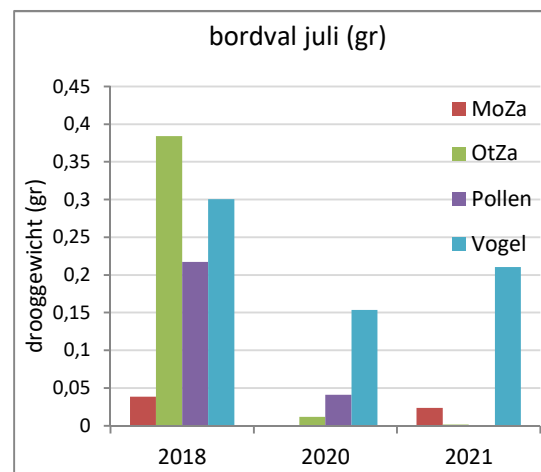
- In 2020 was de prooimassa lager dan in 2018 (fig. 17) en wat lager dan in mei. Het soortenspectrum was grofweg hetzelfde als in 2018, in tegenstelling tot mei waarin meer variatie tussen jaren zichtbaar is, ofschoon er meer springstaarten worden gevangen in het Vogelduin dan in 2018.
- In 2021 is de prooimassa gelijkelijk laag op het OtZa vergeleken met 2020, wat hoger op de Pollen en ongeveer hetzelfde in het Vogelduin. Kortom, nog steeds flink lager dan in 2018. Tweevleugeligen vormen een groter deel van het totaal dan in 2020 op de Veluwe en in het Vogelduin, waar ook weer cicades verschijnen. Vliesvleugeligen werden op de Veluwe in 2021 minder gevangen dan in 2020.



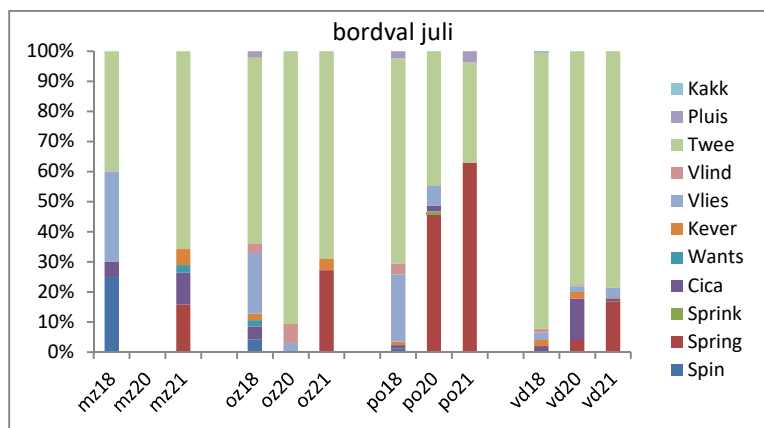
Figuur 18. De percentuele samenstelling van de vangst per locatie per jaar voor juni. Kakk=kakkerlakken, Pluis=plantenluizen, Twee=tweevleugeligen, Vlind=vlinders, Vlies=vliesvleugeligen, Kever=kevers, Wants=wantsen, Cica=cicaden, Sprink=spinkhanen, Spring=springstaarten, Spin=spinnen.

Juli

- In 2018 was de vangstmassa in drie locaties hoger dan in de volgende jaren, alleen op het Mosselse Zand is dat niet het geval (fig. 19). De waarden van OtZa, Pollen en Vogelduin ontlopen elkaar niet veel, alleen op het MoZa zijn weinig beesten gevangen. De soortensamenstelling (fig. 20) varieert, met relatief veel spinnen op MoZa en veel vliegen in VD.
- In 2020 zijn nauwelijks beesten gevangen op de Veluwe, waardoor de relatieve verdeling van de ordes ook weinig zeggingskracht heeft. In het VD werd de helft van de massa gevangen van 2018. Het aandeel springstaarten op de Pollen is opvallend, en iets meer cicaden in het VD.
- In juli 2021 werden wederom nauwelijks beesten gevangen op de Veluwe, terwijl de prooimassa in het Vogelduin hoger was dan in 2020. Onder de schaarse gevangen beesten bevonden zich relatief veel springstaarten op de Veluwe, en dat geldt ook voor het Vogelduin, waar cicades verdwenen zijn.



Figuur. 19. Vangstgewichten voor juli per locatie per jaar in grammen drooggewicht.



Figuur 20. De percentuele samenstelling van de vangst per locatie per jaar voor juli. Kakk=kakkerlakken, Pluis=plantenluizen, Twee=tweevleugeligen, Vlind=vlinders, Vlies=vliesvleugeligen, Kever=kevers, Wants=wantsen, Cica=cicaden, Sprink=sprinkhanen, Spring=springstaarten, Spin=spinnen.

3.4 Ecologie van enkele prooi-soorten

Hier bespreek ik de ecologie van enkele prooien die vaak door roodborsttapuiten worden gevoerd in het Vogelduin. De tekst is deels afkomstig uit Van Oosten et al. 2010, met aanvullingen en aanpassingen.

3.4.1 Veldsprinkhanen: bruine sprinkhaan en knopsprietje

Bruine sprinkhanen en knopsprietjes worden vaak gevoerd bij latere legsels. Beide soorten zijn wijd verspreid: de bruine sprinkhaan is de meest verspreide soort van Nederland en komt in tal van grazige habitats voor. Knopsprietjes zijn sterk aan zandgronden gebonden en komen dus vooral voor op de heidevelden in het binnenland en de kustduinen. Laatstgenoemde soort is de vroegste veldsprinkhaan en als zodanig waarschijnlijk meer dan bruine sprinkhanen gebonden aan zandige plekken die snel opwarmen. Sprinkhanen reageren sterk op verschillen in microklimaat (Kleukers et al. 1997), waarbij het microklimaat in de toplaag van de bodem van grote invloed is op de ontwikkelingssnelheid van de eieren (Van Wingerden et al. 1991).

Een gecombineerd lab- en veldexperiment liet inderdaad zien dat deze ontwikkelingsduur sterk wordt bepaald door de temperatuur: eieren van bruine sprinkhanen en knopsprietjes komen bij 18°C na ongeveer 40 dagen uit, maar bij 22°C na ongeveer 22 dagen (Wouters & Van Oosten 2013).

In duingraslanden, en vast ook elders, is de bodemtemperatuur afhankelijk van de hoogte en dichtheid van de staande gras- en kruidlaag. Zo is de bodemtemperatuur het laagst in verruigde duingraslanden en het hoogste in ijle, onbegraasde delen. Begrazingsbeheer leidt wel tot het terugdringen van de vegetatiehoogte (Van Oosten et al. 2012), maar ook tot het uitstoelen van de vegetatie, waardoor de bodemtemperatuur hoger is dan in verruigde terreindelen, maar nog altijd lager dan in de oorspronkelijke, ijler begroeide duingraslanden waarvan de wortels die minder uitstoelden door verschillende gewichten van de grazers en vooral verschillende graaswijzen van konijnen (Wouters & Van Oosten 2013). Ondanks dat de terreincondities in het Vogelduin geschikt lijken voor grote aantallen veldsprinkhanen, is het toch opvallend dat de aantallen relatief gering zijn vergeleken met De Pollen en het Otterlose Zand op de Hoge Veluwe (beide zijn bedekt met vegetatie van 5-10 cm).

Mogelijk lopen hier meerdere factoren door elkaar, waarbij met name gedacht moet worden aan microklimaat, vegetatiemassa (voer) en wellicht ook plantkwaliteit. Niettemin, veldsprinkhanen komen in het Vogelduin blijkbaar in dusdanige aantallen voor dat een flink aandeel in het nestjongendieet vormen bij late legsels.

3.4.2 Bonte grasuil *Cerapteryx graminis*

Rupsen van deze soort lijken zeer op die van twee *Tholera*-soorten: de donkere grasuil en de gelijnde grasuil (Voogd 2019). Ook deze twee soorten komen vooral op de zandgronden in het binnenland en de duinen voor, net als de bonte grasuil. Beide soorten laten op de lange termijn een dalende trend zien (www.vlinderstichting.nl) en zijn vrij zeldzaam tot algemeen in Nederland (Waring & Townsend 2015). Omdat een deel van de rupsen in het verleden met zekerheid als bonte grasuil is gedetermineerd, gaat de beschrijving op die soort in.

De bonte grasuil lijkt vooral op extensief begraasde of onbegraasde graslanden voor te komen, gezien de volgende habitatbeschrijvingen. 'Unimproved' kalkhoudende of kalkloze droge graslanden en de grijze duinen (Bond & Gittings 2008). In Nederland "Graslanden, duinen, heiden en naaldbossen" (Vlindernet). Ter Haar (1904) "In geheel Nederland gevangen, in den regel zeldzaam, doch soms ook in groote massa's en dan uiterst schadelijk (...). Rups (...) nooit op weilanden, die kort geleden aangelegd zijn, of op gronden, waar weiland pas is omgeploegd; vandaar vooral op arme gronden." Volgens Danell & Ericson (1990) in extensief gemaaid hooiland in Zweden. De eieren worden uitgestrooid in vlucht door het vrouwtje, boven laag blijvende grassen in de kruidlaag. De bonte grasuil overwintert als ei (Bond & Gittings 2008) en foerageert als rups in het voorjaar op basale delen (Bond & Gittings 2008) en de wortels van harde grassen (Ter Haar (1904). In Nederland op diverse harde grassen, waaronder bochtige smele, borstelgras en pijpenstrootje (Vlindernet). De imago's vliegen in Nederland tussen juni en oktober (Vlindernet). De soort lijkt sinds begin jaren '90 achteruit te zijn gegaan in Nederland (www.vlindernet.nl) en ook in België (De Prins 1998-2004). Veel vlindersoorten zijn sterk afgenomen in west Europa en dit geldt ook voor macromotten. Uit een 35 jaar lange studie blijkt dat ongeveer 65% van de motten is afgenomen in Groot-Brittannië (Conrad et al 2006). Dit geldt met name voor vlindersoorten die overwinteren in eifase en afhankelijk zijn van grassen als voedsel (Conrad et al 2004, 2006, Franzen & Johannesson 2007), zoals de bonte grasuil.

3.4.3 Kniptor *Melanotus punctolineatus*

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

Over deze soort is er aangaande de huidige status niet veel bekend. De hierboven aangehaalde opmerking van Cuppen & Drost (2005) indiceert dat de soort achteruit gaat dan wel gegaan is, zeker in het binnenland. Afgaande op de zeer schaarse literatuur lijkt *punctolineatus* (tegenwoordig?) een soort te zijn van duingraslanden in de grijze duinen. Gezien zijn waarschijnlijk langdurig larvale stadium zal de soort gevoelig zijn voor verruiging door grassen vanwege een daardoor veranderend microklimaat. Een veranderend microklimaat kan de ontwikkelingstijd negatief beïnvloeden, zoals hierboven bij de

veldsprinkhanen beschreven; mogelijk wordt de benodigde warmtesom niet gehaald in dit gematigder microklimaat. In het Vogelduin blijken larven in vergraste situaties 16% kleiner te zijn dan larven die simultaan verzameld zijn in korte duingraslanden (Van Oosten et al. 2008). Wellicht groeien 'vergraste larven' langzamer vanwege een lagere warmtesom. Mogelijk is de soort evenals soorten als duinparelmoervlinder en tapuit een graadmeter voor de kwaliteit van duingraslanden.

3.4.4. Bladsprietkevers: rozenkever en kleine junikever

Voor een uitvoerige beschrijving van habitat en ecologie van de kleine junikever verwijs ik naar Van Duinen et al (2004). Zij tonen aan dat overstuiving en de vitaliteit van helmwortels sleutelfactoren zijn in de ontwikkeling van de worletekende kleine junikeverlarven.

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

Van beide soorten bladsprietkever is aangaande veranderingen in verspreiding en abundantie vrijwel niets bekend, anekdotisch materiaal daargelaten (in: Van Duinen et al 2004). Een algemene gedachte is dat beide soorten achteruit gegaan zijn in de kustduinen. Beteugelde dynamiek en atmosferische depositie van stikstofverbindingen leiden via vergrassing uiteindelijk tot de opbouw van een strooisel- en humuslaag (Berg and Matzner 1997, Bakker et al 1979). Hierdoor worden zowel het ondergrondse als het bovengrondse microklimaat genivelleerd: minder grote temperatuurverschillen en minder sterke uitdroging van de bodem. Zeer waarschijnlijk is de ontwikkeling van een meer humeuze, vochtiger bodem voor een soort als de rozenkever, die juist afhankelijk is van een zandige goed gedraineerde bodem, desastreus. Slechts het maaien van de bovengrondse delen leidt niet direct tot een afbraak van de humuslaag in de bodem en terugkeer van de gewenste entomofauna. Echter, bij een geremde input aan organisch materiaal via begrazing of maaien zal de humuslaag en de gehalten organische stof in de bodem door uitspoeling af gaan nemen in de loop der tijd. Waarschijnlijk heeft intensieve begrazing negatieve effecten op de rozenkever vanwege de optredende bodemcompactie. Zo wordt de soort vaak aan de randen van voetbalvelden aangetroffen maar niet altijd op het veld zelf, waarschijnlijk omdat de rozenkever niet van te compacte grond houdt (pers. comm. Henk Vlug).

De behandelde soorten zijn in mindere mate dan de kleine junikever afhankelijk van intensieve overstuiving. Echter, wegvallen van overstuiving zal hun leefgebieden, droge duingraslanden van het middenduin, aantasten omdat deze bestaan door de combinatie begrazing en lichte overstuiving. Grootschaliger verstuiving is nodig voor het terugzetten van de successie als de bodem van de vastgelegde, stabiele delen van het duin te ver ontwikkeld raakt. De worletekers bonte grasuil, *Melanotus punctolineatus* en rozenkever zijn soorten van gestabiliseerde delen van het middenduin. Van nature is de overstuiving hier relatief gering, vergeleken met het buitenduin, maar wel in lichte mate aanwezig door de aanwezigheid van stuifkuilen. In dit deel van de duinen vormt de potentiële opbouw van een strooiselpakket en humuslaag een knelpunt, naast een vochtige genivelleerd microklimaat tussen dicht opgeschoten hoge grassen. Voorkomen en abundantie van de kniptor *M. punctolineatus* en rozenkever worden gelimiteerd door de opbouw van strooisel- en humuslaag in de

grijze duinen: de temperatuursom die nodig is voor de ontwikkeling wordt niet of minder snel behaald. Soorten die afhankelijk zijn van een snel opwarmende, goed gedraineerde dus zandige bodem, zoals de Rozenkever, zullen door de opbouw van genoemde lagen afnemen. Mogelijk heeft de bonte grasuil als ei-overwinteraar sterk te leiden van een vochtiger microklimaat tussen dichte, hoge grassen, waardoor eieren vatbaarder zijn voor pathogenen en schimmels (Conrad et al 2004, 2006, Franzen & Johannesson 2007).

Hier staat tegenover dat genoemde soorten die als larf voorkomen in de organische laag in het middenduin (ongeveer 5-7 cm dik, Van Oosten et al. 2008) ook gevoelig kunnen zijn voor zeer warme en droge zomers. De organische laag droogt dan totaal uit en de vegetatie verwelkt over grote oppervlakten. Dit was goed zichtbaar in het Vogelduin in 2018-2020. Hoewel niet onderzocht, zullen de wortels van verwelkte en afgestorven vegetatie indrogen, waardoor ze van veel minder voedingswaarde hebben voor soorten die hier rondkruipen, zoals rozenkevers. Mogelijk worden de lage aantallen rozenkevers in 2019 en 2020 door droogte verklaard, en wel door verhongering van hun larven. In hoeverre verhongering ook kniptorren heeft getroffen (en andere geleedpotigen) is onbekend; adulte kniptorren worden helaas niet geteld.

4. Broedbiologie roodborsttapuit: NHD (Vogelduin) en ZW-Veluwe

4.1 Foerageerwijze

In naar schatting > 90% van de foerageerlocaties werd op vegetatie lager dan 5 cm naar prooien gezocht, hetzij lopend, hetzij duikend van struikjes. In struweelrijke voedselterritoria werd vanuit duindoornstruikjes op prooien gedoken die in de korte vegetatie zitten tussen de struikjes in, bleek bij nadere inspectie. In een ander territorium werd het hooggrazige gedeelte nadrukkelijk vermeden en alleen op de korte vegetatie gefoerageerd.

Roodborsttapuiten blijken flexibel te zijn wat hun foerageerstrategie betreft: zo werd in weer een ander territorium in meer dan 90% van de foerageerpunten via een 'perch & pound' techniek gefoerageerd. Prooien werden dus vanuit de top van een struikje opgespoord, waarna de roodborsttapuit naar beneden dook om de prooi te vangen. In territoria met veel minder struikjes, zoals DVZ, werd (vrijwel) alleen op de grond gefoerageerd, net zoals tapuiten dat doen. Soms werden prooien in vlucht achtervolgd, zoals in DVZ waar twee keer waarschijnlijk een kleine junikever werd achtervolgd in vlucht.

4.2 Dieet nestjongen

In 2019-2021 zijn filmopnames gemaakt bij zes nesten in de Wimmenummerduinen, twaalf in het Vogelduin en negen nesten op de Zuidwest-Veluwe. Door deze deels zeer verschillende gebieden met elkaar te vergelijken, krijgen we inzicht in hoeverre zangvogels zich in terreinen met een theoretisch zeer verschillende insectenabundantie kunnen redden. Door deze vergelijking krijgen we ook inzicht in de kwaliteit van het kalkrijke Vogelduin. Om broedbiologische parameters die op voedseltekort zouden kunnen duiden te kunnen interpreteren moet kennis over het dieet van de roodborsttapuit worden opgedaan in de gebieden: het mogelijk relatief voedselrijke Vogelduin, waar het hoge kalkgehalte mineralen buffert die daardoor niet uitspoelen, en de voedselarme Veluwe, waar verzuring door zwavel en stikstof een probleem vormt en waardoor mineralen, zo benodigd voor plant en dier, uitspoelen.

Logischerwijs zullen de specifieke prooi-soorten verschillen tussen de gebieden; het gaat om de abundantie aan grote en kleine prooien in combinatie met voerfrequentie die samen resulteren in de conditie van de nestjongen. Ook gaat het, speciaal op de Veluwe, om de vraag of vogels voldoende kalk binnenkrijgen door het voeren van pissebedden, miljoenpoten en (in mindere mate) spinnen. De ervaring leert dat het lastig is om prooien betrouwbaar op videobeeld te meten, in weerwil van gepubliceerde studies (getallen over prooigewichten zijn altijd wel ergens te vinden en toe te passen). Helaas is het niet gelukt om voldoende prooien in het veld te vinden om met de daarvan te bepalen gewichten, de aangevoerde prooimassa te berekenen.

4.2.1 Vergelijking dieet Vogelduin en Veluwe

De tekst in paragraaf 3.2.1 komt deels uit het Veluwe-rapport, Van Oosten 2021b.

Het dieet van de nestjongen op basis van belangrijke prooigroepen (>5% van het numerieke dieet, hier: vlinders, kevers, sprinkhanen en spinnen; tabel 2), gesommeerd over het hele seizoen, verschilt niet wat aandelen prooien betreft tussen het NHD en de Veluwe (chi-kwadraat toets $\chi^2=5,8$; $p=0,12$). Vliesvleugeligen zijn in deze toets niet meegenomen vanwege het grote gewicht dat de 283 mieren van het Ederheidenest (28 juni 2021) in de analyse leggen. Wanneer de vliesvleugeligen wel worden meegenomen, verschillen de terreinen wél ($\chi^2 = 15,6$; $p=0,00011$).

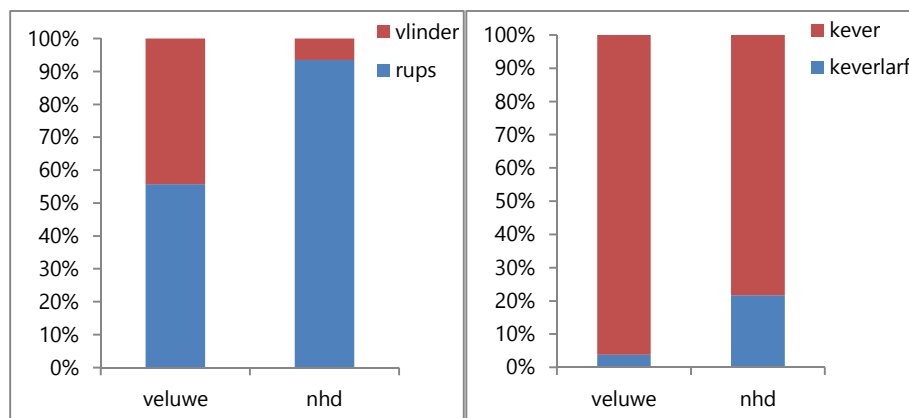
Tabel 2. Overzicht belangrijke prooigroepen in dieet roodborsttapuiten Vogelduin en Veluwe, bepaald met behulp van video-opnames (inclusief vliesvleugeligen, zie tekst).

>5% numeriek	Vogelduin 2019-2021 (n=16 nesten)	Veluwe 2018, 2020-2021 (n=12 nesten)
vlinders	42,7	22,3
vliesvleugeligen	1,6	19,7
kevers	19,7	20,0
sprinkhanen	8,8	5,9
spinnen	11,9	17,0

Zonder in veel detail te treden over het dieet, stip ik een aantal opvallende zaken aan met betrekking tot verschillen tussen het NHD en de Veluwe:

Vlinders

Lepidoptera (vlinders plus rupsen) worden op de Veluwe minder vaak worden gevoerd dan in het NHD: 22,3% respectievelijk 48,9% van het totale aantal gevoerde prooien (indien de talrijke mieren van het Ederheidenest niet worden meegenomen: 27,7% vlinders). Niet alleen het aandeel vlinders in het dieet was kleiner, ook de verhouding tussen rups en imago was anders op de Veluwe: rupsen werden ten opzichte van volwassen vlinders, relatief minder gevoerd dan in het NHD (fig. 21: 56% respectievelijk 93% rupsen; $\chi^2=37,6$; $p<0,00001$), terwijl rupsen een voedselrijke prooi zijn die door veel zangvogels aan hun jongen worden gevoerd. Met name jongen uit twee nesten die op 12 en 13 mei 2021 gefilmd werden kregen veel adulte vlinders aangevoerd: meest roodbont heide-uiltjes en heidespanners. Laatstgenoemde was gedurende het seizoen overdag in grote aantallen zichtbaar. In het Vogelduin krijgen jongen veelal rupsen van Uiltjes gevoerd, en zo nu en dan rupsen parelmoervlinders.



Figuur 21 (links). Percentages larven en imago's van de gevoerde vlinders en **figuur 22** (rechts) kevers op de Veluwe (2018, 2020-2021) en het NHD (2019-2021).

Mieren

Bij het nest op de Ederheide werden mieren veel en in hoge frequentie gevoerd: 's ochtends werden zwermende ('vliegende') mieren gevoerd, later vleugelloze volwassen mieren; geen of nauwelijks larven of poppen. Uiteraard zitten larven en poppen veelal onder de grond, maar een roodborsttapuit kan die vermoedelijk wel uitspitten, zeker bij kleine mierennesten. In het Vogelduin worden zelden mieren gevoerd, en dan slechts enkele exemplaren.

Kevers

Hoewel het aandeel kevers in het dieet nagenoeg precies hetzelfde was in het Vogelduin en op de Veluwe, verschilde wél het stadium van de kevers: op de Veluwe werden relatief minder keverlarven dan volwassen kevers aangevoerd vergeleken met het NHD (fig. 22: 4% van de kevers was larf op de Veluwe, tegen 22% in het NHD; $\chi^2=14,5$; $p=0,00073$).

Op de Ginkelse heide werden regelmatig *Phyllobius*-snuitkevers gevoerd; in het Vogelduin worden slechts sporadisch snuitkevers gevoerd (*Philopodon plagiatus*). Daarnaast werden volwassen kniptorren gevoerd bij twee nesten die op 2 mei 2018 werden gefilmd op het Hulshosterzand, en eind mei werden daar rozenkevers gevoerd. Later in het seizoen (nesten 28/6 en 19/7) werden kleine junikevers gevoerd op de Ederheide en de Ginkelse Heide, zij het in kleinere aantallen dan ik uit het Vogelduin ken. De kevers die in het Vogelduin tot midden mei werden gevoerd zijn vaak (grote) larven van hetzij kortschildkevers, hetzij loopkevers (lastig te onderscheiden op video), en larven van kniptorren.

Diptera

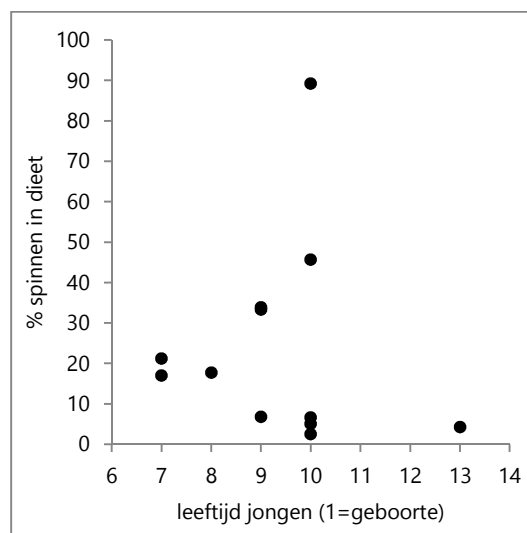
Op 28 april en 12 mei werden diverse malen snavels vol kleine zwarte tweevleugeligen gevoerd, waarschijnlijk kleine rouwvliegen (*Bibio lanigerus*). Deze waren in grote zwermen op het pijpestrootje van de Ginkelse Heide aanwezig en werden waarschijnlijk regelmatig gevoerd. Helaas zijn ze lastig als zodanig te herkennen bij alle behalve haarscherpe filmopnames, en vermoedelijk zijn deze vliegjes vaker gevoerd. In het Vogelduin werden deze vliegjes nooit gevoerd.

Sprinkhanen

Vanaf juni worden sprinkhanen aan de jongen gevoerd op de Veluwe en ook in het Vogelduin, veela veldsprinkhanen (Acrididae). Blijkbaar zijn ze dan groot genoeg om een interessante prooi te vormen, vergeleken met de kleinere instars eerder in het seizoen.

Spinnen

Bij een filmnest op de Ginkelse Heide (5 juni 2021, leeftijd 10 dagen) vormden spinnen ongeveer 90% van de aangedragen prooien. Grotendeels waren dit gewone doolhofspinnen (determinatie J. Vogels). Spinnen zijn van belang voor jongen vanwege hoge concentraties van het aminozuur taurine (Ramsay & Houston 2003), benodigd voor



Figuur 23. Er is geen verband tussen leeftijd nestjongen en percentage spinnen in het dieet op de Veluwe ($r=-0,052$, $p=0,87$).

aanleg zenuwstelsel bij net-geboren jongen. Hierdoor wordt in de literatuur vaak (maar niet altijd) een afname vermeld van het aandeel gevoerde spinnen bij toenemende leeftijd van de nestjongen, bij roodborsttapuiten (vanaf dag 4, Flinks & Pfeifer 1988), en bij andere zangvogels (mezen: bv Royama 1970, fluiter: Maiarz & Wesolowski 2010, fitis: Krupa 2004). Echter, op de Veluwe vind ik geen verband tussen leeftijd van nestjongen en het percentage gevoerde spinnen bij jonge roodborsttapuiten (fig. 23; $r=-0,052$, $p=0,87$), in tegenstelling tot resultaten van anderen.



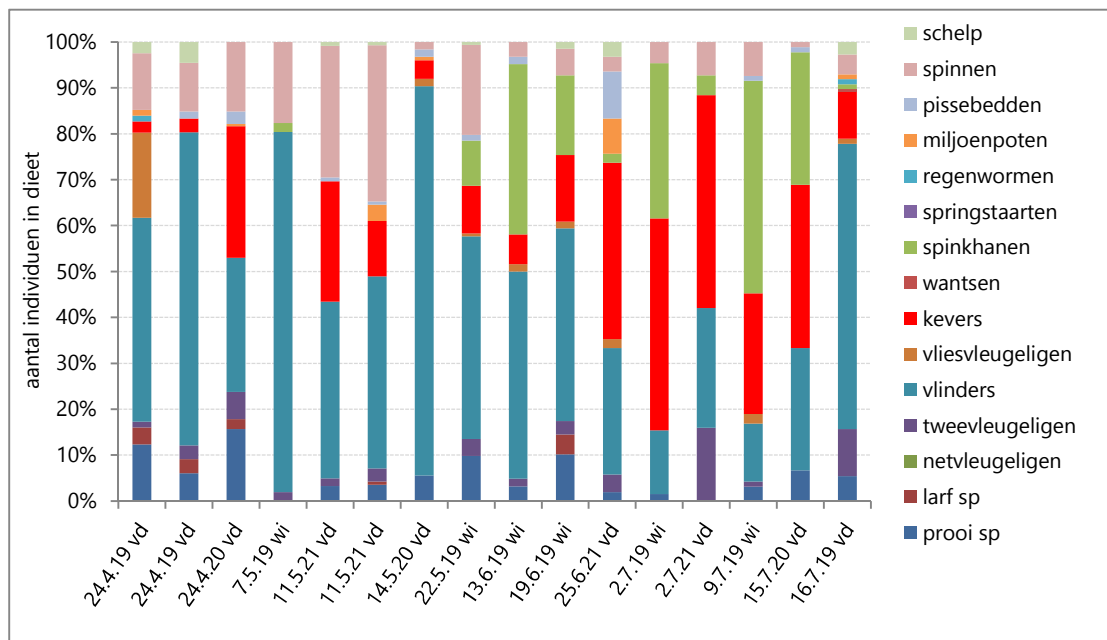
4.2.2 Dieet van roodborsttapuiten in het Vogelduin

In figuur 24 wordt het dieet van nestjongen in het Vogelduin op orde-niveau gegeven, in Bijlage 3 de ruwe gegevens van 2019-2021. In april en mei bestaat het nestjongendieet uit met name rupsen en kevers en hun larven in april en mei, met aanvankelijk ook een flink aandeel spinnen. Vanaf eind mei verschijnen sprinkhanen in het dieet en vormen met rupsen en (kleine juni-)kevers de hoofdmoot van het dieet in aantal aangebrachte prooien.

De prooikeuze varieert wat tussen de jaren, vermoedelijk grotendeels gestuurd door het weer en de effecten daarvan op bodemvochtigheid en vegetatiegroei. Zo werden kniptorlarven (Elateridae, zie Bijlage 3) in 2021 in kleine aantallen gevoerd, en niet of vrijwel niet in de droge jaren 2019 en 2020. Waarschijnlijk kruipen de larven bij droogte dieper de bodem in (ze zijn niet weg) en komen ze weer naar boven wanneer de bodem vochtig wordt. Dan pas zijn ze binnen het bereik van roodborsttapuiten.

Spinnen in april en mei waren vaak lastig te determineren op videobeeld, maar in het Vogelduin zijn in ieder geval wolfspinnen en krabspinnen als prooien vastgesteld. Het grote aandeel kevers bij het eind april-nest van het Vogelduin komt voor rekening van volwassen kniptorren en larven van

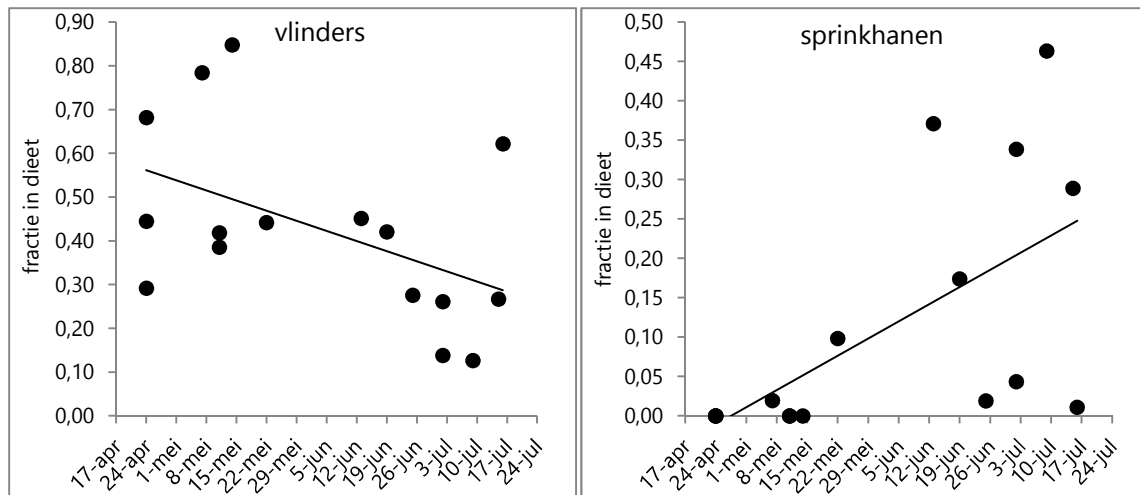
kortschildkevers of loopkevers. Deze zijn zeer lastig te onderscheiden op beeld (pers. comm. Theodoor Heijerman), maar vermoedelijk gaat het om larven van kortschildkevers. De vele rupsen van uiltjes, vaak flinke, eiwitrijke prooien, zijn goeddeels afkomstig uit de lage vegetatielaag, vlak boven de grond en ook worden ze onder mos uitgespit. Het gaat onder andere om rupsen van de bonte grasuil (*Cerapteryx graminis*) of twee *Tholera*-soorten. Deze zijn lastig van elkaar te onderscheiden (Voogd 2019). Naast deze uiltjes werden ook *Apamea*-soorten als rups gevoerd, mogelijk de graswortelvlinder *A. monoglyphica*. De vele 'aardrupsen' zijn ook uiltjes en vermoedelijk ook *Apamea*-soorten. Naast deze bulksoorten werden geregeld andere rupsen en vlinders gevoerd, zoals imago's van ondermeer de kleine beer en ook enkele roodbandberen, rupsen en een enkele imago van kleine en duinparelmoervlinders, en af en toe een gamma-uiltje.



Figuur 24. Dieet van roodborsttapuiten op orde-niveau (2019-2021). Op de x-as staan de resultaten per filmdag per nest.

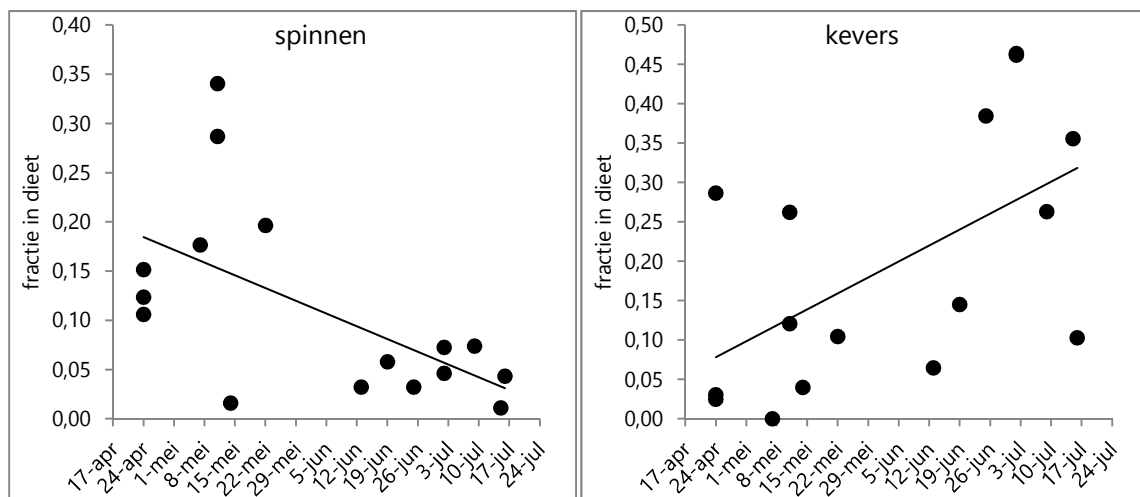
Van de tweevleugeligen werden roofvliegen en viltvliegen regelmatig (maar nooit veel) gevoerd, onder andere de mooie *Pamponerus germanicus* en daarnaast een soort als de zandroofvlieg. Sprinkhanen, vooral veldsprinkhanen zoals bruine sprinkhaan, maar ook af en toe flinke blauwvleugelsprinkhanen, verschijnen vanaf juni in het dieet, wanneer ze volgroeid zijn en in grote aantallen aanwezig zijn.

In de literatuur wordt er vaak op gewezen dat bepaalde prooien met name tot, of juist vanaf, een bepaalde leeftijd worden gevoerd: omdat jonge jongen nog geen sterk gechitiniseerde prooien kunnen verteren zoals kevers, krijgen ze vaker dan oudere jongen rupsen gevoerd, bijvoorbeeld. Voor een gedetailleerdere bespreking van de dieetgegevens is het dus van belang te weten dat de leeftijd waarop de jongen gefilmd zijn niet verandert in de loop van het seizoen (Pearson's correlatiecoëfficiënt $r_{16}=0,31$, $p=0,24$) en dat eventuele verschuivingen in dieetsamenstelling gedurende het seizoen dus niet door leeftijd verklaard worden.



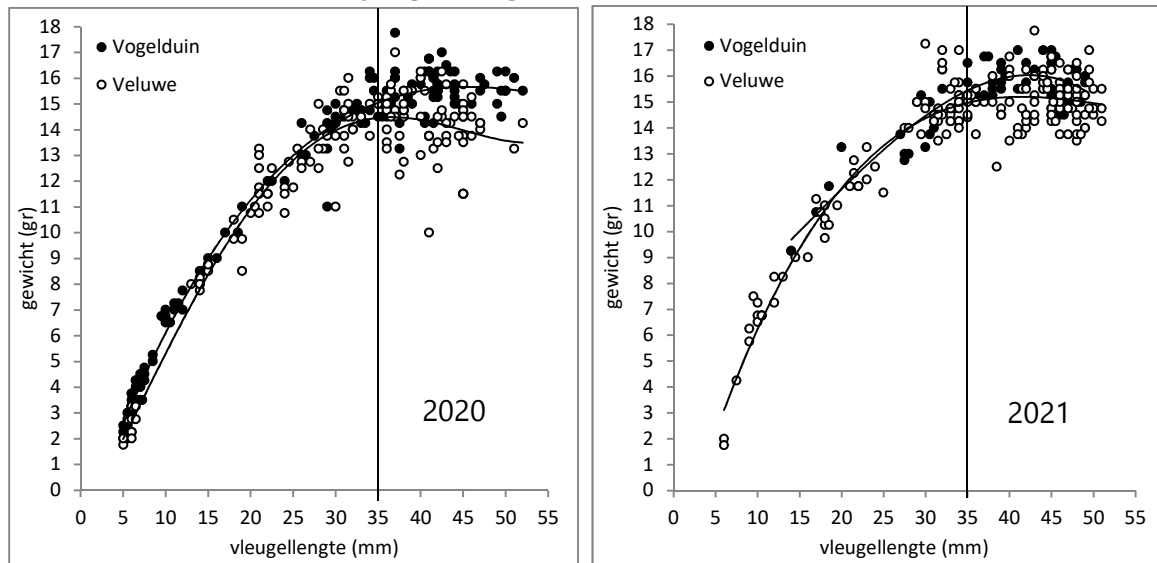
Figuur 25 (links). De fractie door roodborsttapuiten gevoerde vlinders (vrijwel alle rupsen) lijkt wat te dalen in de loop van het broedseizoen ($r=-0,48$, $p=0,059$). Wanneer we toetsen zonder de opvallende hoge fractie van 0,62 op 16 juli wordt $r=-0,63$ en $p=0,012$. Deze rupsen (16 juli) waren kleine bleke rupsjes die met 2-4 tegelijk werden gevoerd, net als bij 2^e legsels van tapuiten in 2008-2010. **Figuur 26** (rechts). Het aandeel gevoerde sprinkhanen neemt toe in de loop van het broedseizoen ($r=0,60$, $p=0,013$).

Het interessante van soorten die meerdere nesten in een seizoen maken, is dat ze met een veranderende insectenfauna van doen hebben. Dat zien we goed in de grafieken: in figuur 25 zien we dat er minder rupsen gevoerd worden naarmate het seizoen verstrijkt (zie opmerking onder de figuur), maar dat sprinkhanen toenemen in het dieet (fig. 26). Spinnen nemen juist af na mei (fig. 27). Ook zien we dat het aandeel kevers toeneemt in de loop van het broedseizoen (fig. 28).



Figuur 27 (links). De fractie door roodborsttapuiten gevoerde spinnen daalt in de loop van het broedseizoen ($r=-0,6$, $p=0,014$) en het aandeel gevoerde kevers neemt toe in de loop van het broedseizoen, **figuur 28** (rechts; $r=0,56$, $p=0,024$).

4.3 Lichaamsconditie nestjongen Vogelduin en Veluwe



Figuur 29. Zowel in 2020 (**links**, Veluwe 17 nesten, VD 22) als in 2021 (**rechts**, Veluwe 21 nesten, VD 14) waren jongen in de plateaufase van de gewichtontwikkeling (ongeveer vanaf 35mm vleugellengte, aangegeven met de verticale lijn) significant zwaarder in het NHD vergeleken met jongen van de Zuidwest-Veluwe.

2020

Omdat bij nestjongen het gewicht toeneemt met de leeftijd, is het allereerst zaak te bepalen of de jongen uit de twee gebieden van dezelfde leeftijd zijn, voordat wordt gekeken naar eventuele verschillen in gewicht. Het blijkt dat de leeftijd van de gemeten nestjongen niet verschilt tussen de Veluwe en het NHD: gemeten vanaf 35 mm (leeftijd dag 10) verschilt de vleugellengte niet tussen Veluwe (mediaan 42,5 mm, gemiddelde $41.6 \pm 4,1$ mm) en NHD (mediaan 41,5 mm, gemiddelde $41,7 \pm 4,4$ mm; Mann-Whitney toets, $U=3381$, $p=0,501$). De scheidslijn van 35 mm is gekozen omdat vanaf die grootte de gewichten een plateaufase lijken te bereiken (fig. 29). Op de Veluwe zijn jongen van 17 nesten gemeten en in het NHD (in 2020) van 22 nesten.

Wanneer we alle jongen van de verschillende terreinen op de Veluwe bij elkaar vegen, zien we dat, gemeten vanaf 35 mm, het gewicht verschilt tussen Veluwe (mediaan 14,5 gram, gemiddelde $14,3 \pm 1,0$ gram) en NHD (mediaan 15,5 gram, gemiddelde $15,3 \pm 0,9$ gram; $U=5730,5$, $p=0,0033$): jonge roodborsttapuiten hebben in de onderzoekslocaties op de Veluwe gemiddeld een lager gewicht dan in het NHD.

2021

De plantenbiomassa was in 2021 veel groter dan in 2020, vanwege de neerslag en lagere temperaturen in het broedseizoen. De aanname is dat hierdoor (herbivore) geleedpotigen ook talrijker zullen zijn geweest, waardoor meer voedsel voor zangvogels aanwezig kan zijn geweest. Dit blijkt deels uit de grotere aantallen sprinkhanen die in 2021 geteld zijn op enkele terreinen in het Vogelduin en op de Veluwe (zie figs. 8 en 14). Toch zien we ook in dit jaar dat jonge roodborsttapuiten (vleugel 35 mm en groter, geen verschil tussen terreinen: $U=2788$, $p=0,16$) gemiddeld significant lichter zijn dan die in het NHD: 15,1 gram tegen 15,8 gram ($U=6553,5$, $p=0,036$; fig. 29). Blijkbaar is het zelfs in dit naar verwachting voedselrijke jaar niet mogelijk om jongen in dezelfde conditie te doen uitvliegen als in het Vogelduin: zelfs in het droge jaar 2020 waren jongen in het NHD gemiddeld zwaarder dan de jongen in het gunstige nattere jaar 2021 op de Veluwe. De lagere gewichten van jongen op de Veluwe wijzen naar een gebrekkiger voedselvoorziening dan in de duinen en ze indiceren dat insectenetende vogels

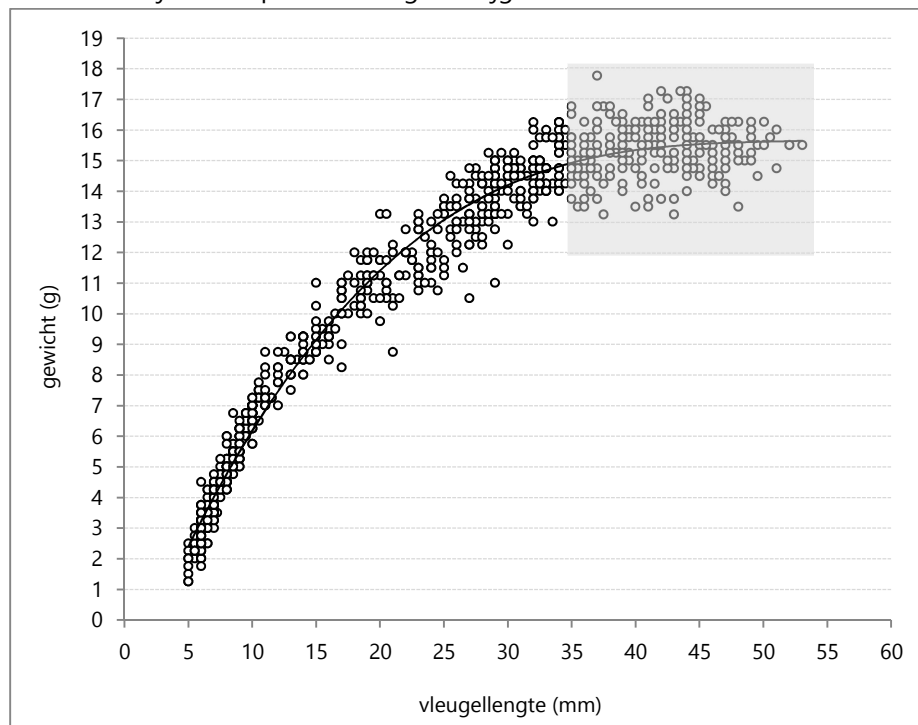
inderdaad beperkt kunnen zijn door hun voedsel. Ondanks de lagere jongengewichten is de legselgrootte op de Veluwe hetzelfde als in het NHD: 5,4 (n=29 nesten) respectievelijk 5,4 (n=126). Ook leidt een slechtere conditie niet tot een lager nestsucces (door bijvoorbeeld frequenter of harder bedelen), aangezien de kans dat een nest succesvol uitvliegt niet verschilt tussen de Veluwe en het NHD (tabel 3; chi-kwadraat toets op totaal aantal nestdagen en aantal overleefde nestdagen: $\chi^2 = 0,002$; $p=0,96$). Interessante uitkomsten, die voor nu een doorkijkje bieden naar de subtiële relaties tussen de broedbiologie van insectenetters en hun voedsel.

Tabel 3. Het Mayfield nestsucces op de Veluwe en in het NHD verschilt nauwelijks van elkaar.

	P nestsucces	# nestdagen	ligduur	# nesten	jaren
Veluwe	0,42	601	27	43	2020-2021
NHD	0,38	1056,5	27	93	2019-2021

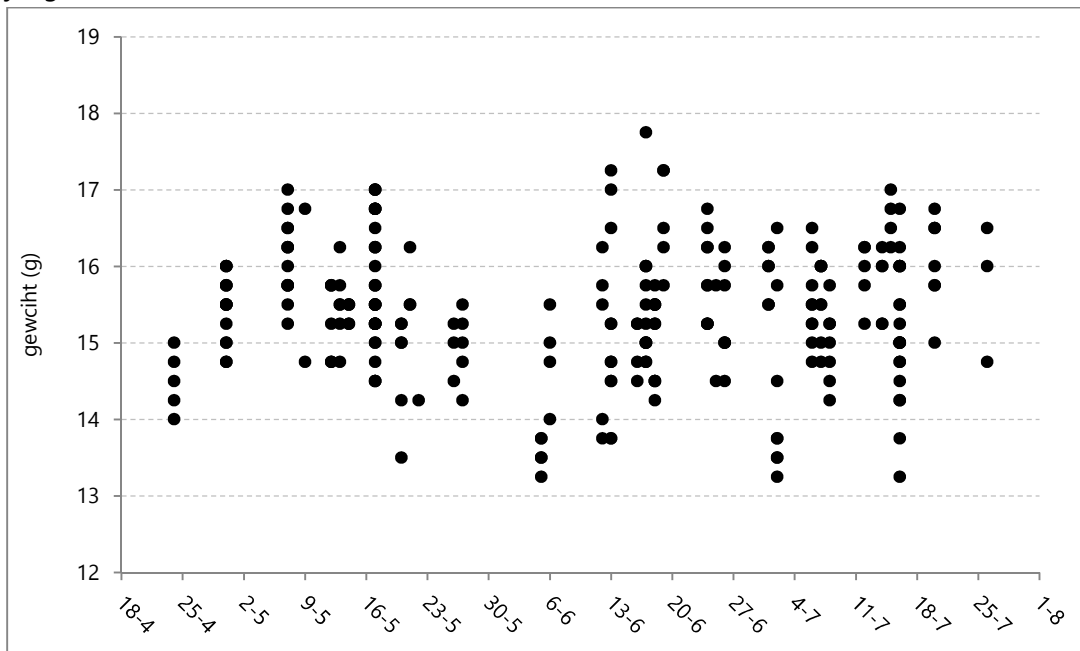
4.4 Lichaamsconditie NHD in detail

Niet alleen in de periode 2019-2021, maar ook in 2015 is de biometrie van jonge roodborsttapuiten bepaald in het Vogelduin, gedurende het hele broedseizoen. Omdat het dieet van de nestjongen verandert in de loop van het broedseizoen is het interessant om te zien in hoeverre de lichaamsconditie, gemeten als het gewicht voor een bepaalde vleugellengte, verandert gedurende het broedseizoen. Voor een aantal vogelsoorten is bekend dat jongen minder zwaar worden, wat repercussies op de overleving heeft. Voor deze analyse heb ik alleen naar jongen met een vleugel van 35mm of groter gekeken, omdat vanaf die leeftijd, ongeveer, de gewichten een plateaufase bereiken (fig. 30) en omdat de jongen binnen enkele dagen uitvliegen. Ook, niet onbelangrijk, kon ik zo toch een behoorlijke steekproefomvang verkrijgen.

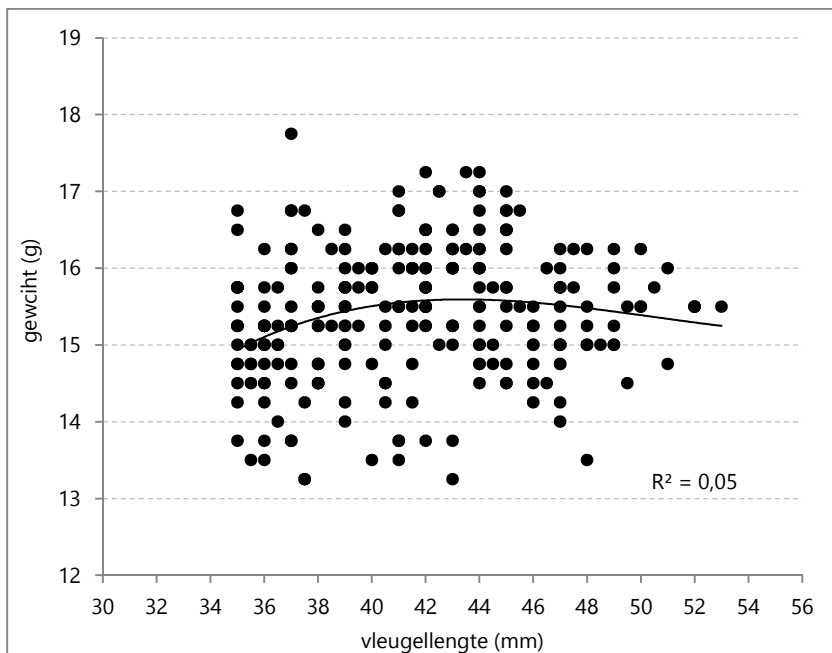


Figuur 30. Lichaamsgewicht als functie van vleugellengte voor jonge roodborsttapuiten in het NHD (data 2015, 2019-2021, n=880 metingen inclusief herhaalmetingen aan dezelfde jongen). Het grijze vlak geeft jongen aan met een vleugellengte van minimaal 35 mm, waarmee verder is gezocht naar een eventuele relatie tussen voortschrijdend seizoen en lichaamsgewicht. Het lichaamsgewicht neemt in deze leeftijd nauwelijks meer toe, een reden om van een plateaufase te spreken.

In figuur 31 zijn de getallen geplot. Er is geen correlatie tussen gewicht en datum ($r_{257}=-0,015$, $p=0,81$), maar de vraag is of er toch een verband is tussen gewicht en vleugellengte, ook in deze late jongenfase.

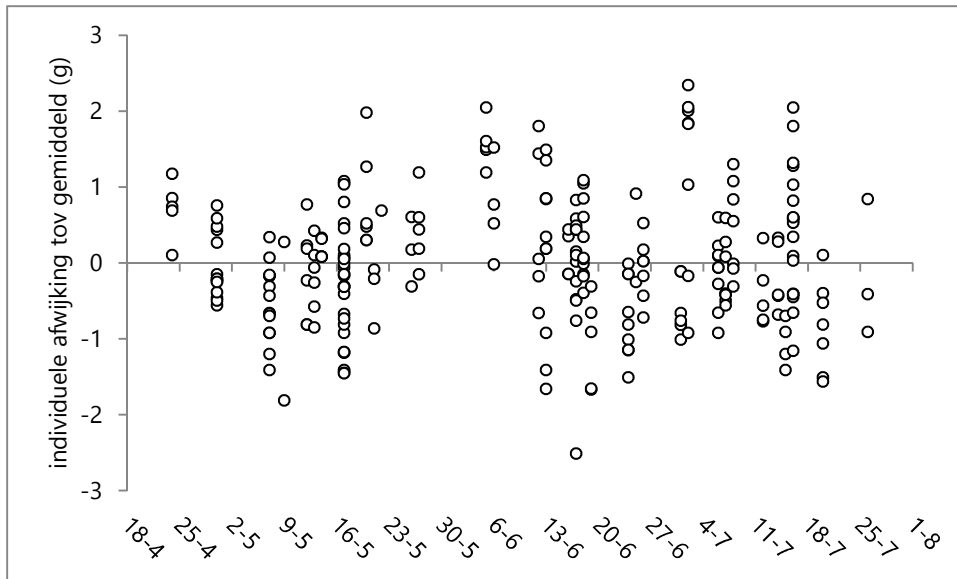


Figuur 31. Het gewicht van jongen met een vleugel van min. 35mm gedurende het broedseizoen (n=262 metingen). Er is geen correlatie tussen gewicht en datum ($r_{257}=-0,015$, $p=0,81$).



Figuur 32. Het gewicht als functie van vleugellengte voor jongen met een vleugel van 35mm en groter (n=262 metingen). Ofschoon er een significant verband is ($r_{267}=0,17$, $p=0,0052$), wordt een verband met een r van deze grootte 'zwak' genoemd, ook getuige een blik op de figuur en de r^2 van slechts 0,05.

In figuur 32 heb ik ingezoomd op het gewicht als functie van vleugels vanaf 35 mm (het grijze blokje in fig. 30). Ondanks dat de gewichten nagenoeg constant lijken te zijn, is er toch een zwakke maar significante correlatie tussen gewicht en vleugellengte ($r_{267}=0,17$, $p=0,0052$, $R^2=0,05$).



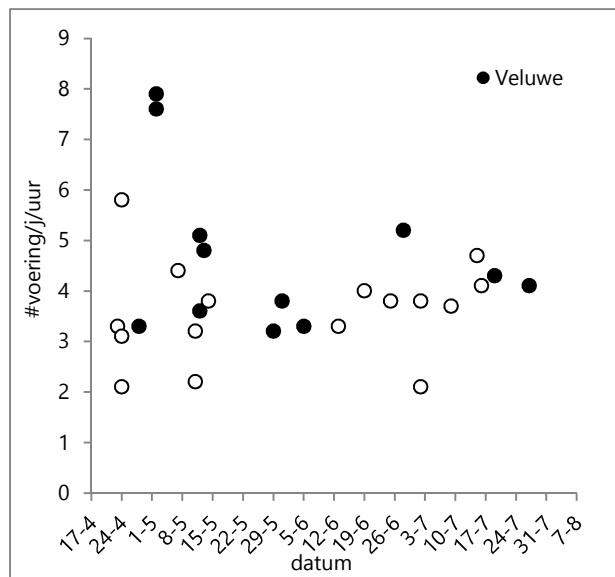
Figuur 33. De individuele gewichtsafwijking ten opzichte van het bij een vleugellengte voorspelde gewicht verandert niet gedurende het broedseizoen ($r_{262} = 0,021$, $p = 0,74$, $n = 262$ metingen).

Met de formule behorend bij de derdemachts polynoom uit figuur 32 ($\text{gewicht} = 0,000314227894201 * (\text{vleugellengte})^3 - 0,047612023589764 * (\text{vleugellengte})^2 + 2,356548728408950 * \text{vleugellengte} - 22,687389628140300$) heb ik het verwachte gewicht voor elke vleugel berekend. Vervolgens is het verschil tussen verwacht gewicht en waargenomen gewicht van elkaar afgetrokken en geplot (fig. 33). Zo voorkom je dat de absolute grotere gewichtsverschillen bij oudere jongen een relatief zwaarder 'gewicht' hebben in de analyse (in figuur 32 zagen we dat er een significant positief verband bestaat tussen vleugellengte vanaf 35 mm en gewicht).

Toetsing van de residuen tegen datum wijst uit dat er geen verband is tussen gestandaardiseerd gewicht en datum ($r_{262} = 0,021$, $p = 0,74$). Het intrigerende van deze exercitie is dat er geen afnemende lichaamsconditie bij de nestjongen plaatsvindt in de loop van het broedseizoen (review Verhulst & Nilsson 2007), er vindt in feite helemaal geen verandering in lichaamsgewicht plaats. Met andere woorden: het veranderend dieet heeft geen effect op het gewicht van de nestjongen.

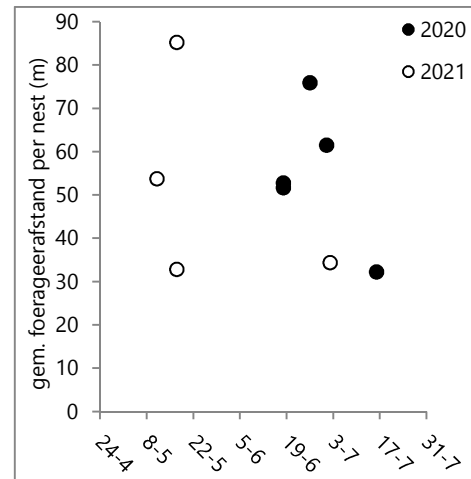
4.5 Voerfrequentie

We zagen in paragraaf 3.4 dat jonge roodborsttapuiten in het NHD vlak voor het uitvliegen wat zwaarder zijn dan die op de Zuidwest-Veluwe: dit moet een effect van voedsel zijn. Het ligt voor de hand dat kleine prooien vaker (of meer in één keer) gevoerd



Figuur 34. Aantal voedingen per jonge roodborsttapuit per uur. Veluwe: 2018 3 nesten, 2020 1 nest Planken Wambuis en in 2021 8 nesten rest Ginkelse en Ederheide. Vogelduin: 2019 3 Vogelduin, 3 Wimmenummer Duinen, 2020 3 nesten Vogelduin en in 2021 4 nesten Vogelduin.

moeten worden dan grote prooien. In grote lijnen lijkt de voerfrequentie per jong per uur niet sterk te verschillen tussen het NHD en de Veluwe (fig. 34; $U=56,5$; $p=0,070$). Hoewel het nestjongendieet anders kan zijn dat het voedsel dat volwassen vogels zelf verorberen, is het opvallend dat de voerfrequentie op de Veluwe tot midden mei wat hoger lijkt te zijn dan in het NHD: een jonge roodborsttapuit wordt tot midden mei 5,4 keer per uur gevoerd, en in het NHD 3,5 keer (Veluwe $n=6$ nesten, Vogelduin $n=8$, $U=53$, $p=0,049$). Een valkuil wat voerfrequentie betreft is de gedachte dat de voerfrequentie omhooggaat met toenemende leeftijd van de nestjongen, omdat de voedselvraag immers groter wordt. In het NHD is hier geen sprake van ($r_{16}=-0,15$, $p=0,58$) en ik denk dat de toename in voerfrequentie grotendeels plaatsvindt voor de 7^e levensdag. Van dag 7 of 8 bereikt het gewicht min of meer een plateaufase, waardoor de voerfrequentie niet sterk zal stijgen.

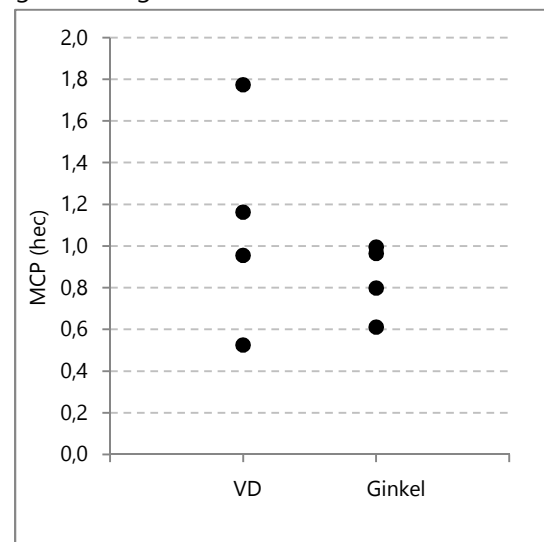


Figuur 35. De foerageerafstand per nesten als functie van datum Er is geen verband ($r_9=-0,27$, $p=0,49$).

4.6 Foerageerafstanden en voedselterritorium Vogelduin en Veluwe

In 2020 en 2021 is het gelukt om bij een aantal nesten in het Vogelduin, en in 2021 op de Ginkelse Heide, te bekijken waar volwassen roodborsttapuiten het voedsel voor hun jongen vingen en om de foerageerafstanden te bepalen, dus hoever van het nest de oudervogels het voedsel voor de jongen zoeken. Het blijkt dat in 2021 roodborsttapuiten op de Veluwe gemiddeld dichterbij hun nest foerageerden ($39,3 \pm 25,9$ meter, $n=265$, 4 nesten) dan die in het Vogelduin ($51,9 \pm 28,7$ meter, $n=360$ punten, 4 nesten). In 2020 werden alleen in het Vogelduin afstanden bepaald: 51,5 meter ($n=396$ punten, 5 nesten), nauwelijks een verschil met 2021. In het Vogelduin is geen correlatie tussen foerageerafstand en datum (fig. 35, $r_9=-0,27$, $p=0,49$).

Het voedselterritorium (minimum convex polygon, MCP) van een roodborsttapuit in het Vogelduin was in 2021 $1,10 \pm 0,52$ hectare, op de Veluwe $0,84 \pm 0,18$ (beide 4 gekarteerde territoria). In 2020 is alleen in het Vogelduin gekarteerd, toen was de MCP-oppervlakte gemiddeld $1,31 \pm 0,51$ hectare ($n=5$) in het Vogelduin, dus wat groter. De kleine steekproef ($n<5$) maakt toetsen (Vogelduin tegen Veluwe) niet mogelijk; ik heb de oppervlaktes geplot in figuur 36. Het valt op dat de spreiding op de Ginkelse Heide (Veluwe) kleiner is dan in het Vogelduin, en dat het gemiddelde bij het Vogelduin omhoog wordt getrokken door het territorium van 1,77 hectare.



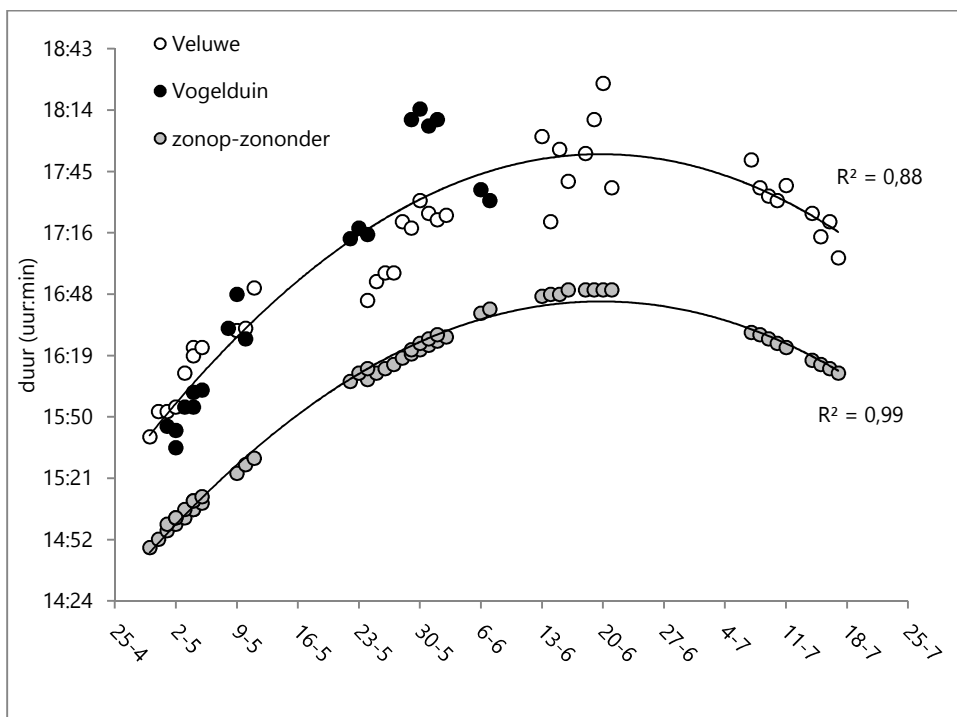
Figuur 36. Grootte van het voedselterritorium in het Vogelduin en op de Ginkelse Heide in 2021.

4.7 Voerduur per etmaal

Een laatste stap om een idee te krijgen van de voerinspanning van de ouders in relatie tot insectenabundantie, naast de voerfrequentie, de foerageerafstand en omvang voedselterritorium, is de lengte van de daglichtperiode waarin gevoerd wordt.

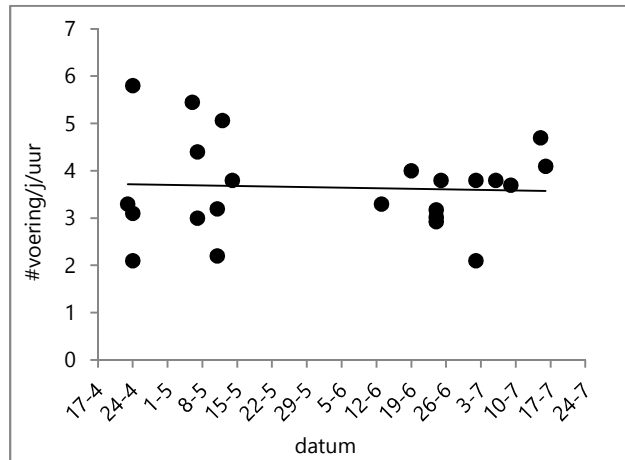
Zoals in de inleiding geschreven: door de goede isolatie van de vogels, door vegetatiegroei en zwiepende stengels is het niet mogelijk om met cameravallen een volkomen betrouwbaar beeld te krijgen van de voerfrequentie gedurende de hele periode waarin gevoerd wordt. Maar het is wél mogelijk om de eerste en de laatste voeding per etmaal te bepalen, omdat de omgevingstemperatuur dan lager is, waardoor de vogels beter gedetecteerd worden. Hiermee kan de voerperiode worden bepaald. Vervolgens heb ik per datum en per locatie de tijdstippen van zonsopkomst en zonsondergang opgezocht om daarmee de daglichtperiode te berekenen. Uiteraard neemt die periode toe tot 21 juni en vervolgens weer af (fig. 37). Het is bijzonder leuk om te zien dat voederende roodborsttapuiten in grote lijnen met de daglichtkromme mee foerageren, waardoor ouders rond 21 juni 2 uur en 13 minuten langer kunnen voeren dan ouders die op 29 april hun jongen voeren, een 14% langere voerdag. Een vaststelling die de vraag oproept hoe ouders deze extra tijd gebruiken: voeren ze minder vaak per uur? Leggen ze een extra ei in nesten die in juni uitkomen, omdat ze langer kunnen voeren? Of voeren ze even vaak per uur, waardoor jongen in juni in betere conditie zijn omdat ze per etmaal meer eten krijgen?

Daarnaast lijken er geen noemenswaardige verschillen te zijn in voerduur (voor de datum, vanwege de veranderende daglichtperiode) tussen de Veluwe en het Vogelduin. Waarschijnlijk beginnen roodborsttapuiten inherent rond dezelfde tijd voor zonsopkomst met voeren.



Figuur 37. Voerende roodborsttapuiten volgen in grote lijnen de toe- en afnemende daglichtperiode in de loop van het broedseizoen, waardoor ouders rond de langste dag 2 uur en 13 minuten langer kunnen voeren dan rond eind april. Grijs=daglichtperiode per datum (dus tijdstip zonsondergang min tijdstip zonsopgang), zwart en wit=aantal uren per dag dat gevoerd is bij nesten in het Vogelduin respectievelijk de Veluwe, berekend als het laatste tijdstip waarop gevoerd werd min het eerste tijdstip. Deze tijdstippen zijn met cameravallen vastgesteld.

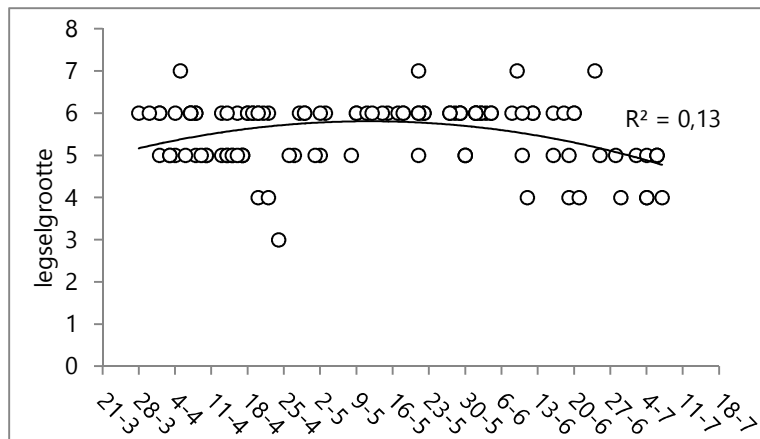
In paragraaf 3.5 zagen we dat het gewicht van de nestjongen (de lichaamsconditie) niet verandert in de loop van het broedseizoen, ondanks de toenemende daglichtperiode. Ouders gebruiken hun extra tijd blijkbaar niet duidelijk om de jongen een hoger gewicht mee te geven bij uitvliegen. Een andere mogelijkheid om minder vaak te voeren per uur bij een toenemende voerperiode: stel een jong moet 65 keer per dag gevoerd worden om gezond te worden, dan is dat eind april 4,1 keer per uur, maar eind juni 3,6 keer per uur en dus 12% minder vaak dan eind april. In figuur 38 heb ik nogmaals de voerfrequentie in het Vogelduin weergegeven, maar nu ook met de 2015-data erbij. Het blijkt dat, ondanks de potentiële energiebesparing voor de ouders, er geen correlatie is tussen datum en voerfrequentie ($r_{23} = -0,039$, $p = 0,86$). Helaas zijn er geen nesten gefilmd tussen 14 mei en 13 juni, maar gelukkig wel vroeg in het seizoen, gedurende de langste dag en later in juli. Kortom, we hebben geen aanwijzing dat oudervogels de langere voertijd gebruiken door minder frequent per uur te voeren. Een andere benadering: een jong wordt gemiddeld 3,6 keer per uur gevoerd (gemiddelde voerfrequentie, zie ook fig. 38). Op 1 mei is de voerduur 15,9 uur en met een broedsel van vijf jongen wordt dan 286 keer per etmaal gevoerd. Midden-juni zou ditzelfde nest 322 keer gevoerd kunnen worden, dus 36 keer meer. Toch zien we niet dat jongen in juni zwaarder zijn, dus mogelijk krijgen ze per jong niet meer gevoerd in een etmaal. Met 3,6 keer voeren per jong per uur kan een eventueel extra (zesde) jong 10 uur gevoerd worden, een substantieel deel van de daglichtperiode. De vraag is nu: verandert de legselgrootte in de loop van het broedseizoen?



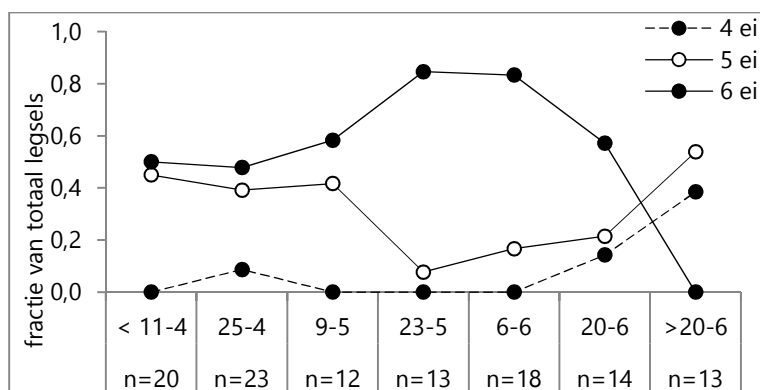
Figuur 38. Het aantal voeringen per jongen per uur (data 2015, 2019-2021 NHD). Er is geen correlatie tussen datum en aantal voeringen ($r_{23} = -0,039$, $p = 0,86$).

4.8 Legselgrootte gedurende het broedseizoen

Bij vogels die meerdere nesten in een seizoen maken, piekt de legselgrootte vaak 'in the middle of the season' (Verhulst & Nilsson 2007). Dat geldt ook voor roodborsttapuiten: tweede legsels zijn groter dan eerste en ook dan latere legsels, bijvoorbeeld Agatho (1960), Bijlsma (1978) en Fuller & Glue (1977). Bijlsma (1978) schrijft dat 'de top in de legselgrootte [is] datumvast en kwam normaliter overeen met de tweede broedsels.' Deze piek wordt veelal toegeschreven aan bijvoorbeeld, een optimale voedselbeschikbaarheid, veranderende predatiedruk of aan de na het broedseizoen benodigde tijd en energie voor de rui (Verhulst & Nilsson 2007). Ook in het Vogelduin treedt een piek in de legselgrootte op: in figuur 39 staat de legselgrootte als functie van de datum, met een optimumcurve die het best de legselgrootte beschrijft als functie van datum (een kwadratische polynoom; $F_{2,110} = 7,98$, $p = 0,0006$, $R^2 = 0,13$). De piek valt rond 3-18 mei.



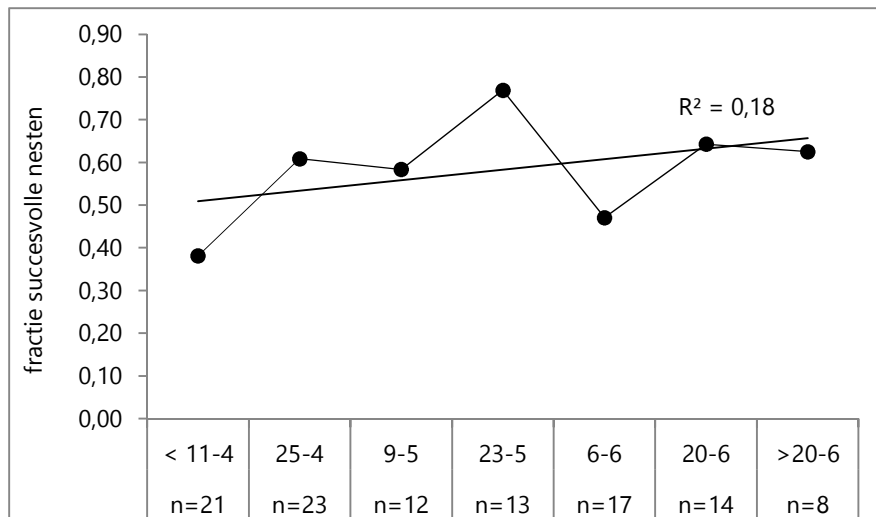
Figuur 39. De legselgrootte als functie van de datum (n=115 nesten).



Figuur 40. Voor 4-5-6 legsels de fractie van het totale aantal legsels per twee weken, met als eerste dag de eerste datum waarop gelegd is (28 maart). Het totale aantal legsels per periode staat onder de datum.

In figuur 40 heb ik het aantalsverloop van 4-5-6 legsels weergegeven als fractie die zij vormen van het totale aantal legsels dat per tweewekse periode gestart is, met als startdatum de eerste datum waarop gelegd is (28 maart). Ook hier zien we de piek terugkomen, met een hoog aandeel zeslegsels tussen midden mei en begin juni.

Vervolgens heb ik bekeken in hoeverre het nestsucces varieert in de tijd (fig. 26). De fractie succesvolle nesten (waarvan de eerste eieren zijn gelegd per tweeweeks interval) varieert niet in de tijd, althans, wanneer we de legsels die voor 11 april begonnen zijn niet meerekenen ($R^2=0,00$). Wanneer die nesten wél worden meegenomen, is de $R^2=0,36$! De nesten die voor 11 april begonnen zijn hebben een dusdanig sterk effect op de correlatie tussen nestsucces en datum, dat zij een afwezig verband naar een significant (kwadratisch) verband sturen. Aan de andere kant: de cijfers zijn zoals ze zijn. Omdat er geen verband is tussen fractie succesvolle nesten en datum vanaf 25/4, heb ik als middenweg gekozen om te toetsen of er een lineaire correlatie bestaat tussen nestsucces en datum, hetgeen niet het geval is (fig. 41; $r_7=0,43$, $p=0,34$). Kortom, na wat mitsen en maren lijkt het redelijk te veronderstellen dat er gedurende (het overgrote deel van) het broedseizoen geen opvallende veranderingen in nestsucces optreden, en dat de legselgroottepiek niet logischerwijs door een piek in nestsucces wordt verklaard (zie ook de dip in nestsucces in het interval van 6 juni in figuur 26).

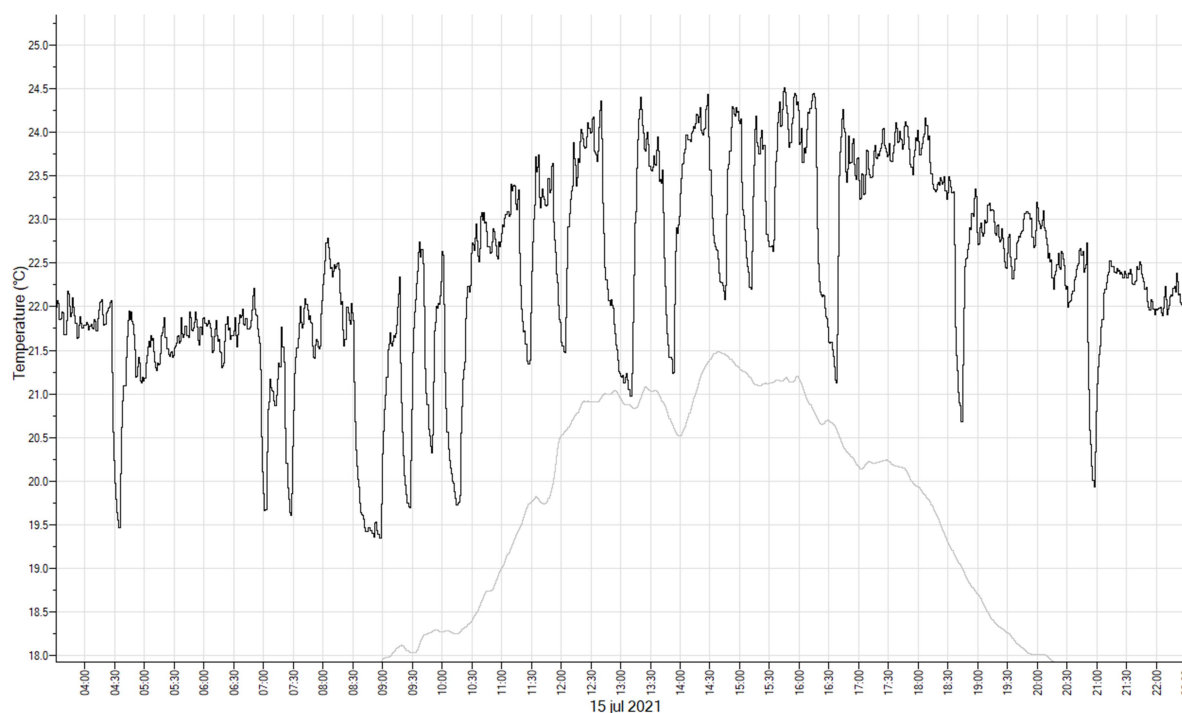


Figuur 41. Van de nesten die in een tweeweeks interval begonnen zijn staat de fractie succesvolle nesten op de y-as. Er is geen verband tussen datum en succes ($r_7=0,43$, $p=0,34$; totaal $n=108$ nesten met bekende afloop).

Stel dat er in de legselpiekperiode, tussen 15 mei en 6 juni, 6 eieren worden gelegd, dan komen die met een broedtijd van 13 hele dagen en uitkomst op dag 14 (Agatho 1961) op 2-24 juni uit. De jongen worden vervolgens door hun ouders gevoerd tijdens de lange dagen van juni tot ze uitvliegen na nog eens 14 dagen, dus 15 juni-7 juli. Een goede tijd om een jong extra te voeden! Wanneer jongen na een dag of 14 zelfstandig worden (Agatho 1961), kunnen ze nog profiteren van de lange dagen. Jonge vogels gebruiken een veel groter deel van het daglicht dan volwassen vogels om voedsel te zoeken. Zo beschrijft Sullivan (1990) over geelooijunco's (*Junco phaeonotus*), een zangvogel uit Centraal en zuidelijk Noord-Amerika, dat ouders genoeg voedsel voor hun eigen verbruik verzamelen in 28% van de daglichturen, maar dat recent zelfstandig geworden jongen meer dan 90% van de daglichttijd gebruiken: ze besteden er bijna de hele daglichtperiode aan. Dat geldt vast niet alleen voor deze junco's, maar ook voor andere zangvogels. Misschien leggen roodborsttapuiten in mei vaker een zeslegsels om twee redenen: 1. Ouders profiteren van het lange daglicht om een groter broedsel te kunnen voeren, en 2. jongen kunnen na verzelfstandiging in juni van het langste daglicht profiteren en zo op gewicht blijven.

4.9 Broedgedrag nader bekeken met temperatuurloggers

In 2021 is voor het eerst geprobeerd om met temperatuurloggers het broedgedrag (dus tijdens de eifase) van vrouwtjes te volgen in het Vogelduin en op de Veluwe, met wisselend succes. Uiteraard werden met name nesten in eifase van roodborsttapuit geloggerd, maar ook enkele nesten van graspiepers die toevallig (want in eifase) werden gevonden. Niet alle loggers resulteerden in mooie gegevens, doordat de vogel het (kleine) temperatuurgevoelige uiteinde van de probe uit het nest werkte, doordat de zon soms op de probe scheen of omdat lezingen onduidelijk waren. In figuur 42 staat een voorbeeld van een duidelijke aflezing (15 juli 2021, roodborsttapuit BLMZZ.vx): op het moment dat een vrouwtje het nest verlaat zakt de temperatuur snel, om weer even snel te stijgen wanneer ze weer op de eieren gaat. Het vrouwtje heeft in totaal 17 keer het nest verlaten op 15 juli 2021. Bij andere nesten was het niet altijd duidelijk wanneer een vrouwtje van het nest af is of wanneer ze er nog op zit..



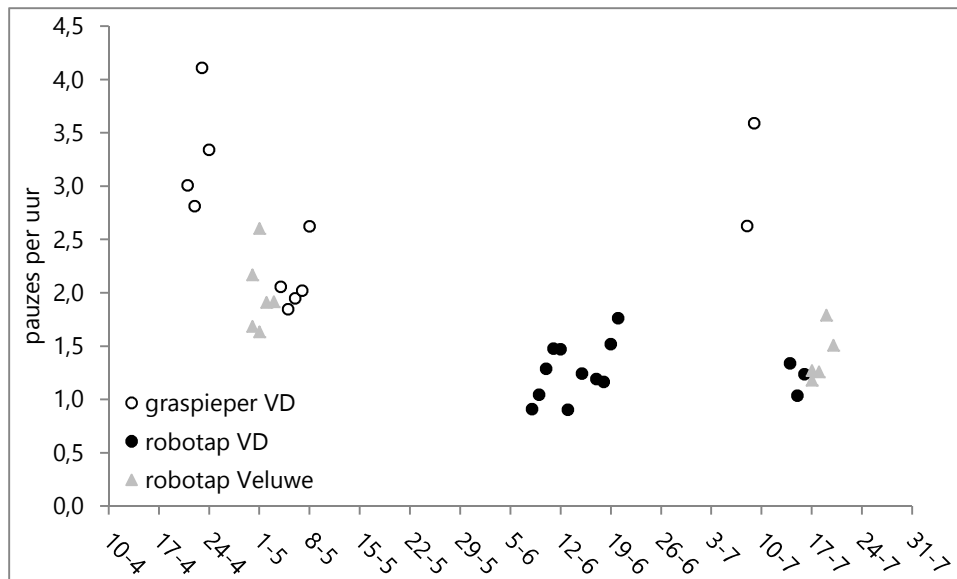
Figuur 42. Een goede uitlezing van de temperatuurlogger in een nest van roodborsttapuiten.

Hoewel de dataset nog klein is, lijken het aantal pauzes dat een vrouwtje per uur neemt om te foerageren iets te verschillen tussen Vogelduin en Veluwe (1,3 tegen 1,7 pauzes per uur; tabel 4). Broedende vrouwtjes op de Veluwe lijken dus iets vaker van het nest af te gaan om te gaan foerageren dan die in de duinen.

Uit belangstelling zijn ook een aantal nesten van graspiepers onderzocht in het Vogelduin (tabel 4, figuur 43), ter vergelijking met de roodborsttapuiten. Het lijkt er sterk op dat graspiepers vaker van het nest afgaan dan roodborsttapuiten. En, kijkend naar figuur 43, het lijkt erop dat vrouwtjes (graspiepers, maar ook roodborsttapuiten op de Veluwe) vroeger in het voorjaar vaker van het nest afgaan dan later, wat op een mogelijk verband met temperatuur duidt.

Tabel 4. Het gemiddelde aantal pauzes per uur en de steekproefgrootte voor de soorten en de gebieden.

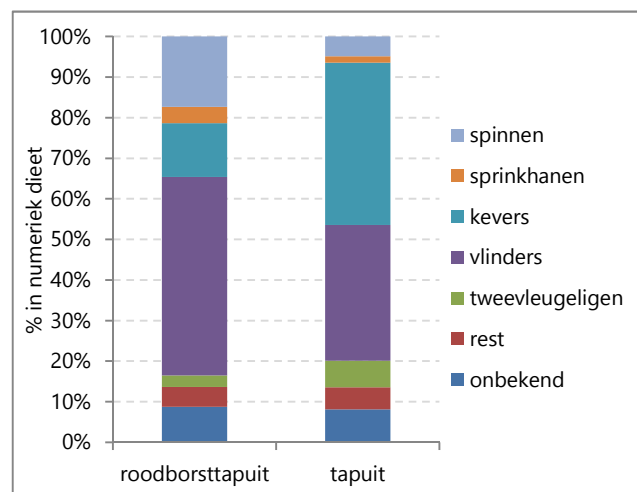
soort (#loggers)	robotap VD (n=3)	robotap Veluwe (n=4)	graspieper VD (n=3)
gem. # pauzes/uur	1,3 ± 0,2	1,7 ± 0,4	2,7 ± 0,7
#dagen / #nesten	14 / 3	11 / 3	11 / 3



Figuur 43. Het aantal broedpauzes per uur in de loop van het seizoen voor roodborsttapuiten (Vogelduin, Veluwe) en graspiepers (Vogelduin). Elke stip of driehoek geeft het aantal pauzes per uur, gemiddeld over één dag per nest. Een nest dat meerdere dagen is gevolgd, heeft dus meerdere stippen.

4.10 Vergelijking met de tapuit: dieet en voedselterritoria

Ondanks dat roodborsttapuiten en tapuiten van dezelfde prooigroepen gebruik maken, verschillen de aandelen prooien die gevoerd worden ($\chi^2=25,9$, $p=0,00023$). Zo voeren roodborsttapuiten meer spinnen dan tapuiten. Een verklaring hiervoor is dat roodborsttapuiten eerder beginnen met broeden: in figuur 27 zagen we dat het aandeel gevoerde spinnen afneemt in de loop van het broedseizoen, waardoor tapuitenjongen ze maar weinig meer krijgen. Uit figuur 44 blijkt ook dat tapuiten hun jongen meer kevers voeren dan roodborsttapuiten doen. Waarschijnlijk heeft dit deels te maken met de sterk afgenomen rozenkevers: deze soort werd veel gevoerd aan jonge tapuiten (2008-2010) en ook aan roodborsttapuiten die eind mei, begin juni hun jongen hebben (Van Oosten 2016). In de huidige onderzoeksperiode (2019-2021) waren rozenkevers erg schaars vergeleken met het recente verleden, waardoor ze niet als prooi konden dienen. Door de absentie van deze kevers hebben er waarschijnlijk verschuivingen in het dieet plaatsgevonden.



Figuur 44. Vergelijking dieet roodborsttapuit en tapuit, in percentages in het numerieke dieet.

Ondanks de aandeelsverschillen voeren roodborsttapuiten grofweg dezelfde prooien aan hun jongen als tapuiten (in het Vogelduin), maar tapuiten hebben meer voedsel nodig omdat ze zwaarder zijn (Van Oosten 2016). Het ligt dan ook voor de hand dat ze een groter voedselterritorium hebben; dankzij werk uit 2008, toen de oppervlakte is bepaald van zeven voedselterritoria in het Vogelduin (Van Oosten et al. 2014), kan ik de negen roodborsttapuitenterritoria uit 2020-2021 vergelijken met die van

tapuiten. Het blijkt inderdaad dat tapuiten gemiddeld een groter voedselterritorium hebben dan roodborsttapuiten: $1,93 \pm 0,35$ tegen $1,21 \pm 0,49$ hectare ($U=7$, $p=0,011$). Dit indiceert dat (binnen een gebied) territoriumgrootte wordt bepaald door de voedselbeschikbaarheid, omdat de grote tapuit een grotere MCP heeft dan de kleinere roodborsttapuit.

5. Discussie en slotoverwegingen

Het onderzoek (2019-2021) richtte zich op de vraag of er aanwijzingen zijn dat het huidige insectenaanbod als voedsel voor broedvogels een knelpunt is voor duurzame instandhouding van de populaties van de vogels van het open duin. Het is voor zangvogels van het open duin niet bekend of soorten met een insectendieet (op zijn minst van de nestjongen) achteruit gaan door voedselgebrek en via welke mechanismen (zoals kleinere legsels, lagere gewichten nestjongen, minder legsels per jaar) dit dan zou plaatsvinden. Om de gegevens van roodborsttapuiten in het Vogelduin in perspectief te plaatsen is in 2020-2021 een gelijksoortig onderzoek gedaan op de Veluwe. De aanname hierbij was dat de voedselbeschikbaarheid, de insectenbiomassa, in het Vogelduin hoger is dan op de Veluwe, vanwege zowel de aard van het landschap (veel kleinschalige verschillen in vegetatiestructuur) als de bodemchemie. Mineralen die benodigd zijn voor vegetatie en herbivore insecten zijn op de Veluwe voor een belangrijk deel uitgespoeld door natuurlijke bodemprocessen, versterkt door verzuring van zwaveloxiden en vervolgens stikstofverbindingen (Bobbink et al. 2017).

Sinds de studies van David Lack (1948) is de voedselbeschikbaarheid onderkend als een van de belangrijkste sturende factoren in de life-history strategieën bij vogels. Voedselbeschikbaarheid kan effect hebben op bijvoorbeeld legdatum, legselgrootte, eigrootte, ontwikkelingssnelheid van de nestjongen en overleving (zie de literatuurstudie Van Oosten 2021a, maar ook bijvoorbeeld de review van Martin 1987). Zien we aanwijzingen voor effecten van afgenomen voedselhoeveelheid (insectenbiomassa) op insectenetters (modelsoort roodborsttapuit) in het Vogelduin per sé, en in vergelijking met roodborsttapuiten op de Zuidwest-Veluwe?

5.1 Roodborsttapuiten

De meeste insectensoorten hebben een abundantiepiek ergens in het voorjaar of in de zomer. Soorten met meerdere generaties, zoals de kleine parelmoervlinder, hebben meerdere pieken, ander soorten, zoals de duinparelmoervlinder, hebben één piek. Vogels met meerdere broedsels per jaar, zoals roodborsttapuiten, zijn gebaat bij een continu aanbod van insecten en zij moeten hun zoekbeeld en foerageerstrategie aanpassen in de loop van het broedseizoen. Bij soorten die meestal één broedsel per jaar hebben, zoals koolmezen, neemt de legselgrootte en de conditie van de nestjongen vaak af naarmate het legsel later in het voorjaar wordt gelegd (bv Perrins 1965, Klomp 1970). Er wordt van uitgegaan dat het optimale voedsel na een bepaalde datum te sterk is afgenomen om jongen in goede conditie te doen uitvliegen. Bij vogels die meerdere legsels per jaar hebben, is het de regel dat de legselgrootte piekt na het eerste legsel, dus in de loop van het seizoen (Klomp 1970, Verhulst & Nilsson 2008), zoals bij de roodborsttapuiten in het Vogelduin.

Voor een onderzoek naar mogelijke effecten van insectenbiomassa op insectenetende vogels biedt het produceren van meerdere legsels per seizoen dit een goede ingang, en een goede gelegenheid om te onderzoeken in hoeverre seizoensverschillen in insectendiversiteit (met name wat betreft de aanwezigheid van grote prooien, waarvan het voeren minder energie vergt van de oudervogels dan bij kleine prooien) en vast ook abundantie (hoewel een grote biomassa aan kleine prooien niet per sé geschikt is voor voerende oudervogels vanwege de energie die het kost om op en neer te vliegen naar het nest) van invloed zijn op de lichaamsconditie van de nestjongen. Daarnaast is onderzocht of oudervogels een grotere inspanning leveren om de jongen op een goed gewicht te brengen in de loop van het seizoen. Misschien zijn er minder insecten, maar dat hoeft geen effect op de jongen te hebben als de ouders vaker voeren. Deze extra inspanning kan zich uiten in bijvoorbeeld een hogere

voerfrequentie, al dan niet in combinatie met grotere foerageerafstanden van het nest in de loop van het seizoen.

Uit het onderzoek in het Vogelduin blijkt dat de gewichten van nestjongen niet veranderen in de loop van het broedseizoen en ook dat er geen aanwijzingen zijn voor een toenemende inspanning van de oudervogels om de jongen in goede conditie te doen uitvliegen: zowel de voerfrequentie als de afstand van het nest waarop de ouders het voedsel verzamelen veranderen niet. Dit wijst erop dat de aanwezige insectenbiomassa door het hele broedseizoen heen geschikt is voor roodborsttapuiten die in het Vogelduin aanwezig zijn. Deze uitkomst is opmerkelijk, omdat het voorkomen van insecten sterk seizoenaal is met verschillende pieken en dalen al naar gelang de soort. Een reden van de afnemende conditie van nestjongen in de loop van het seizoen, lagere eerstejaarsoverleving en kleinere legsels bij soorten die veelal één legsel produceren, is de afnemende abundantie van geschikte prooien, meestal rupsen (bv Lack 1966). De vraag is waarom roodborsttapuiten zich prima kunnen aanpassen aan de seizoenale insectenveranderingen in het duin en bijvoorbeeld mezen veel minder goed.

5.2 Vergelijking Vogelduin met Veluwe

Ondanks dat de jongen zwaarder van gewicht zijn in het Vogelduin, zijn zowel de foerageerafstanden als wellicht de grootte van het voedselterritorium kleiner op de Veluwe dan in het Vogelduin. De verwachting was dat beide kleiner moeten zijn in het Vogelduin, omdat het Vogelduin, volgens de hypothese, meer voedsel bevat. Door een hoge prooidichtheid zouden ouders kortere voedselvluchten moeten maken in het Vogelduin en dus een kleiner territorium moeten verdedigen dan op de (theoretisch) voedselarme Veluwe – en dat is niet het geval.

Een oplossing voor deze paradox heeft te maken met prooigrootte: grote prooien zullen altijd schaarser zijn dan kleine prooien, ook in het Vogelduin. Maar misschien zijn er dusdanig weinig grote prooien op de Ginkelse Heide, dat het niet loont om een enorm voedselterritorium te verdedigen. Het zou kunnen dat er wel veel kleine prooien zijn, waardoor ouders niet per se een groter territorium moeten aanhouden. Wanneer de te consumeren (plantaardige) biomassa van slechte kwaliteit is, doordat mineralen op de Veluwe uitspoelen door verzuring, zullen grotere prooien eerder verdwijnen dan kleine, omdat ze door hun langere generatieduur meer van de planten moeten eten, waardoor de kans toeneemt dat ze sterven vanwege de slechte kwaliteit daarvan. Mogelijk kunnen kleinere prooien het langer bolwerken in aangetaste gebieden als de Veluwe?

In hun kleine territorium zijn erg veel kleine prooien, genoeg om de jongen in leven te houden, maar oudervogels moeten wel harder werken om hun jongen op gewicht te krijgen en dus vaker voeren, in ieder geval wat de vlieginspanning naar en van het nest betreft. Gezien de lagere gewichten lukt hen dat niet altijd. Daarnaast: omdat ze harder moeten werken, hebben ze minder tijd om een territorium te verdedigen, en hoe groter een territorium, hoe meer omtrekkende meters er te verdedigen zijn. Dus misschien zijn de kleinere territoria en de kleinere foerageerafstanden op de Veluwe hier wel een uitvloeisel van, een roodborsttapuitenvariant van 'roeien met de riemen die je hebt'? Wat deze gedachten ondersteunt is de vaststelling dat bij enkele nesten kleine prooien werden aangevoerd: bij twee nesten werden kleine rouwvliegen gevoerd (kleine prooi, maar erg talrijk) en bij een ander nest werden veel adulte mieren gevoerd.

De hogere voerfrequentie bij roodborsttapuiten op de Veluwe tot midden mei kan louter en alleen een effect zijn van de kleine steekproefomvang, maar het kan ook wijzen op een patroon, dat het volwassen roodborsttapuiten meer moeite kost om voldoende voedsel voor hun jongen te vinden. Inderdaad worden bij enkele Veluwenesten kleinere prooien aangevoerd dan in het Vogelduin (op het oog, niet gemeten), met het Ederheidenest waar erg veel mieren werden gevoerd als mooi voorbeeld.

Misschien kan geconcludeerd worden dat de prooien op de Veluwe kleiner moeten zijn dan in het NHD, omdat oudervogels vaker moeten voeren, en desondanks hun jongen niet altijd goed op gewicht krijgen getuige de gemiddeld lichtere jongen op de heide. Lagere gewichten kunnen repercussies hebben voor de overleving na uitvliegen (Perrins 1965, Naef-Daenzer et al. 2001, Vitz & Rodewald 2011).

Tapuiten voeren elk jong ongeveer 5,1 keer per uur in het NHD, dus vaker dan roodborsttapuiten, omdat tapuiten 60% zwaarder worden (Van Oosten 2016). Dat roodborsttapuiten tot midden mei op de Veluwe gemiddeld even vaak voeren als tapuiten in het NHD is intrigerend en roept de vraag op in hoeverre er in deze tijd van het jaar voldoende geschikt voedsel is voor tapuiten op de Veluwe: als roodborsttapuiten al meer moeite moeten doen ondanks hun geringere gewicht, kan het voor tapuiten wel eens lastig worden. Mogelijk, slechts gebaseerd op gegevens van enkele nesten en conditiecijfers van slechts twee jaar, is er voor tapuiten op de Veluwe niet altijd voldoende voedsel in de periode vòòr de eileg tot uitkomst van de nestjongen. In het NHD lijkt geen sprake van dit soort voedselknelpunten.

Roodborsttapuiten foerageren op grofweg dezelfde manier als tapuiten dat doen. Ook de vegetatie waar de roodborsttapuiten foerageren is grotendeels hetzelfde als beschreven voor tapuiten in het Vogelduin (Van Oosten et al. 2014). Ondanks gedeeltelijke overeenkomsten in nestjongendieet (Van Oosten 2016, dit rapport) en ondanks een overeenkomende voorkeur voor korte vegetatie om prooien te vangen, verschilt de grootte van het voedselterritorium tussen tapuiten en roodborsttapuiten, vanwege de grotere voedselvraag van tapuiten. Letterlijk genomen passen er hierdoor minder territoria van tapuiten in het Vogelduin dan van roodborsttapuiten. In dit licht is het opvallend dat roodborsttapuiten momenteel grofweg even algemeen zijn in het studiegebied als tapuiten in het topjaar 2011. Zou er dus nog ruimte zijn voor meer roodborsttapuiten of zou er dan toch een voedselknelpunt zijn in het Vogelduin, beter geformuleerd: zou de dichtheid aan geschikte prooien in het Vogelduin tegenwoordig toch lager zijn dan in het recente verleden?

Uit de literatuur blijkt dat met name de legdatum, het gewicht van de jongen, het nestsucces en legselgrootte positief beïnvloed worden door een grotere beschikbaarheid van voedsel, maar dat eigrootte en uitkomstsucces over het algemeen geen relatie met voedsel vertonen (Ruffino et al. 2014). De mate waarin effecten worden gevonden in de verschillende studies hangt waarschijnlijk grotendeels samen met de mate van voedselbeperking: sommige effecten, zoals bijvoorbeeld legselgrootte, zullen pas duidelijk worden bij een uitgesproken voedseltekort, terwijl andere effecten waarschijnlijk eerder zullen optreden. In het veld zullen effecten van voedseltoename of -afname vanzelfsprekend minder duidelijk zijn dan tijdens voerexperimenten. De vaststelling dat de legselgrootte in het Vogelduin en op de Zuidwest-Veluwe niet verschillen is dan ook niet verbazingwekkend, en de legselgrootte is niet anders dan in de literatuur (5,0-5,6 ei per nest gedurende het broedseizoen, Bijlsma 1978, Fuller & Glue 1977, Flinks & Pfeiffer 1987, Scharlau 1968, Agatho 1961, Ziegler 1966).

Wat dit betreft is het opvallend dat rupsen minder worden gevoerd op de Veluwe dan in het Vogelduin. Vlinders zijn sterk achteruit gegaan in Nederland (bijvoorbeeld Van Strien et al. 2019) en hun achteruitgang wordt deels gewijd aan de abundante stikstof en oplopende N:P-verhoudingen in vegetatie, met name in voedselarme terreinen zoals heidevelden (Vogels 2013, Van den Burg & Vogels 2017). De belangrijke vraag is dus in hoeverre het 'tekort' aan rupsen in het dieet van de Veluwse roodborsttapuiten een toevalseffect is of dat het gebruikelijk is. Het frequente voorkomen van rupsen in het Vogelduin-dieet past zorgwekkend goed in het beeld van afnemende vlinders op heidevelden.

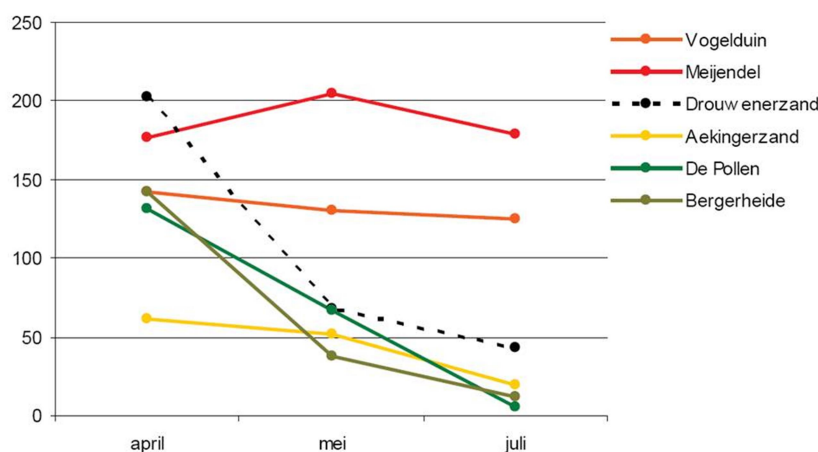
Mogelijk kan de kleine roodborsttapuit nog met vervangende prooien uit de voeten, terwijl de zwaardere tapuit alleen met grotere prooien voldoende voedsel kan vinden voor zijn jongen.

5.3 Relaties insectenabundantie en conditie

Ondanks dat de bemonsterde insectenmassa in het Vogelduin niet altijd veel groter was dan op de Veluwe, moet daar in feite toch sprake van zijn omdat jongen in het Vogelduin zwaarder waren. In deze lijn is het ook opvallend dat, hoewel oudervogels tot midden mei vaker voerden dan in het Vogelduin, jongen op de Veluwe toch lichter waren.

Een fundamenteel probleem is de directe vergelijking in het veld tussen voedselbeschikbaarheid en zaken als prooikeuze en de conditie van nestjongen. Het is uitermate lastig om aanbod en effect aan elkaar te relateren, omdat sommige prooien niet goed te bemonsteren zijn, vanwege de gebruikte methodiek, lage dichtheden (rupsen) of vanwege hun gedrag (langsvliegende kleine junikevers in het middenduin). Lage dichtheden wil overigens in dit geval niets anders zeggen dan dat ze per genomen monster nauwelijks worden aangetroffen, hoewel een roodborsttapuit ze vaak aanvoert omdat die veel grotere oppervlaktes bestrijkt dan kan worden bemonsterd. Het is dus, binnen de geïnvesteerde tijd van het huidige project, niet mogelijk gebleken om voedselaanbod adequaat te bepalen.

Interessant eerder onderzoek (Nijssen et al. 2011) rapporteert over de aantallen geleedpotigen in bodemplaggen in de kustduinen en binnenlandse heide- en stuifzandgebieden (60x60 cm, 7 cm dik; fig. 45): hieruit komt duidelijk naar voren dat de aantallen bodeminsecten niet afnemen gedurende het seizoen in de kalkrijke duinen, waaronder het Vogelduin, maar wél op de binnenlandse zandige heiden, waaronder De Pollen. Dus eventuele bodemprooien zullen gedurende het hele seizoen beschikbaar zijn in de duinen. Samen met de bordvalgegevens wijst dit erop dat er in ieder geval in de maanden mei en juni meer insecten zijn in het Vogelduin dan op heides, dus ten tijde van eerste legfels die over het algemeen een hogere eerstejaars-overleving kennen.



Figuur 45. De aantallen geleedpotigen in bodemplaggen in het Vogelduin (en Meijendel) nemen nauwelijks af in de loop van het seizoen vergeleken met geleedpotigen op binnenlandse dekzanden, waaronder De Pollen (uit: Nijssen et al. 2011, p. 201).

Het is daarnaast van belang te beseffen dat we niet weten welk deel van de aanwezige prooibiomassa wordt gebruikt voor het opvoeden van een nest jongen. Wanneer dat 10% zou zijn, ligt het voor de hand dat voedselknelpunten reëel kunnen zijn onder bepaalde omstandigheden. Wanneer dat slechts 0,1% zou zijn, dan kan de insectenabundantie sterk afnemen voordat we effecten meten op vogels. Wat dit laatste betreft is het zorgwekkend dat de jongen op de Veluwe gemiddeld een wat lager gewicht hebben. Mogelijk is er in het Vogelduin veel meer speling mogelijk dan op de Veluwe? In 2008 is in detail onderzocht hoe een voedselterritorium van een Vogelduin-tapuit in elkaar steekt (Van Oosten et al. 2014). Het bleek dat een voedselterritorium van een tapuit gemiddeld 1,1 hectare duingrasland is. In plaggen van 30x30 cm, om de bodemfauna te bemonsteren, kwamen in 2009 gemiddeld 1,25 kniptorlarven voor (Van Oosten et al. 2010), een veelgegeten prooi van tapuiten (Van Oosten et al. 2014). Per 1,1 hectare zouden dan bijna 153 000 kniptorlarven voorkomen, een aanzienlijk aantal. Uit eerder onderzoek bleek dat de aantallen kniptorlarven geen toe- of afname laten zien gedurende het seizoen (Van Oosten et al. 2008), mogelijk een effect van de meerjarige cyclus van deze groep. Hierdoor zal een tapuit in de loop van het broedseizoen beschikken over een groot aantal prooien, wanneer hij in zijn 1,1 hectare opzoek is naar voedsel, zeker omdat een tapuit ook nog andere prooien voert. Kortom, door de oogharen heen lijkt er een surplus aan voedsel in een (tapuiten)territorium aanwezig, in het Vogelduin.

5.4 Slotoverweging

Dit onderzoek heeft de kennis over insectenetende vogels in relatie tot hun voedsel in het NHD verdiept. Niet alleen door de broedbiologie binnen het NHD in detail te bestuderen, maar ook door vergelijking met de voedselarme Veluwe. De directe relatie tussen insectenaanbod en prestaties van insectenetters kon niet bepaald worden vanwege moeilijkheden om die insecten te bemonsteren die in het dieet voorkomen. Toch is erg aannemelijk gemaakt dat de insectenbiomassa voor roodborsttapuiten in het Vogelduin prima is, omdat er zelfs gedurende het hele broedseizoen geen veranderingen zijn in het gewicht van de nestjongen, de frequentie waarin gevoerd wordt en de foerageerafstanden van de ouders. Deze resultaten werpen vervolgvragen op: als voedsel niet beperkend is voor de aantallen roodborsttapuiten die nu in het Vogelduin voorkomen, komen er dan niet méér voor omdat voedsel wel beperkend is voor grotere aantallen broedvogels? En verklaart een hogere voedseldichtheid dan de wel grotere aantallen graspiepers in het Vogelduin? En ten slotte: voedsel en nestpredatie verklaren populatiegroei bij zangvogels – welke rol speelt nestpredatie in het Vogelduin?

6. Literatuur

- Agatho. 1961. De Roodborsttapuit *Saxicola torquata*, een onderzoek naar zijn leefwijze en broedbiologie. Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap Limburg 15, Maastricht.
- Bakker T.W.M., Klijn J.A. & Van Zadelhoff F.J. 1979. Duinen en duinvalleien: Een landschapsecologische Studie van het Nederlandse duingebied. Pudoc, Wageningen.
- Berg B. & Matzner E. 1997. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environmental Reviews* 5: 1-25.
- Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M., Bustamante M., Cinderby S., Davidson E., Dentener F., Emmett B., Erisman J. W., Fenn M., Gilliam F., Nordin A., Pardo L. & De Vries W. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20: 30-59.
- Bobbink, R., Bergsma, H., den Ouden, J., & Weijters, M. 2017. Na het zuur geen zoet? Bodemverzuring in droog zandlandschap blijvend probleem. *Landschap* 34: 60-69.
- Bond K.G.M. & Gittings T. 2008. Database of Irish Lepidoptera. 1 - Macrohabitats, microsites and traits of Noctuidae and butterflies. Irish Wildlife Manuals, No. 35. National Parks and Wildlife Service, Department of the Environment, Heritage and Local Government, Dublin, Ireland.
- Both C., Van Asch M., Bijlsma R.G. et al. 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations. *Journal of Animal Ecology* 78: 73-83.
- Brakman P.J. 1966. Lijst van Coleoptera uit Nederland en het omliggend gebied. Monographieën van de Nederlandsche Entomologische Vereeniging 2: ix, 1-219.
- Bund C.F. van de, 1986. Diersoorten als toets voor natuurwaarde van heide. *De Levende Natuur* 87: 14-23.
- Burg, A.B van den, 2017. Rammelende eieren en brekebenen bij de koolmees: verzuring terug bij af? *Vakblad Natuur, Bos en Landschap* juni 2017: 3-7.
- Burg, A.B. van den & J. Vogels, 2017. Zuur voor de fauna - Soorten bos en hei missen essentiële voedingsstoffen. *Landschap* 34: 71-79
- Bijlsma R. 1978. De reproductie-kapaciteit van de roodborsttapuit, *Saxicola torquata*. *Veldornithologisch Tijdschrift* 1: 126-135.
- Conrad K.F., Woiwod I.P., Parsons M., Fox R. & Warren M.S. 2004. Long-term population trends in widespread British moths. *Journal of Insect Conservation* 8: 119-136.
- Conrad K.F., Warren M.S., Fox R., Parsons M.S. & Woiwod I.P. 2006. Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biological Conservation* 132: 279-291.
- Coulson J. C. 1956. Mortality and Egg Production of the Meadow Pipit with Special Reference to Altitude. *Bird Study* 3: 119-132.
- Cuppen J.G.M. & Drost B. 2005. Entomofauna van Texel. *Entomologische Berichten* 65: 70-89.
- Danell K. & Ericson L. 1990. Dynamic Relations between the Antler Moth and Meadow Vegetation in Northern Sweden. *Ecology* 71: 1068-1077.
- Van Duinen G.A., Beusink P., Nijssen M. & Esselink H. 2004. Broed- en voedsel ecologie van de Grauwe Klauwier in intacte kustduinen – De Kleine Junikever als schakel in het voedselweb. Rapport Stichting Bargerveen, Nijmegen.

- Fenton F.A. 1926. Observations on the biology of *Melanotus communis* and *Melanotus pilosus*. Journal of Economic Entomology 19: 502-504.
- Flinks H. & Pfeiffer F. 1987. Butzeit, Gelegegrösse und Bruterfolg beim Schwarzkehlchen (*Saxicola torquata*). Charadrius 23: 128-140.
- Flinks H. & Pfeifer F. 1988. Einfluß des Nestlingsalters auf die Nahrungszusammensetzung nestjunger Schwarzkehlchen (*Saxicola torquata*). Journal für Ornithologie 129: 317-324.
- Flinks H., Helm B. & Rothery P. 2008. Plasticity of moult and breeding schedules in migratory European Stonechats *Saxicola rubicola*. Ibis 150: 687-697.
- Frankevoort W. & Hubatch H. 1966. Unsere Wiesenschmätzer. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Franzén M. & Johannesson M. 2007. Predicting extinction risk of butterflies and moths (Macrolepidoptera) from distribution patterns and species characteristics. Journal of Insect Conservation 11: 367-390.
- Fuller R.J. & Glue D.E. 1977. The Breeding Biology of the Stonechat and Whinchat, Bird Study 24: 215-228.
- Gailly, R., Cousseau, L., Paquet, JY., Titeux N & Dufrêne M. 2020. Flexible habitat use in a migratory songbird expanding across a human-modified landscape: is it adaptive? Oecologia 194: 75-86.
- Glutz von Blotzheim U.N. & Bauer K.M. 1988. Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Vol. 11. Aula, Wiesbaden.
- Graveland, J. & T. van Gijzen, 1994. Arthropods and seeds are not sufficient as calcium sources for shell formation and skeletal growth in passerines. Ardea 55: 299-314.
- Ter Haar D. 1904. Onze vlinders. Thieme, Zutphen.
- Hallmann, C.A., M. Sorg, E. Jongejans, H. Siepel, N. Hofland, H. Schwan, W. Stenmans, A. Müller, H. Sumser, T. Hörrén, D. Goulson & H. de Kroon, 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. PLoS ONE 12: e0185809.
- Hallmann, C.A., T. Zeegers, R. van Klink, R. Vermeulen, P. van Wielink, H. Spijkers, J. van Deijk, W. van Steenis & E. Jongejans, 2020. Declining abundance of beetles, moths and caddisflies in the Netherlands. Insect Conservation and Diversity 13: 127-139.
- Hötker, H. 1988. Lifetime Reproductive Output of Male and Female Meadow Pipits *Anthus pratensis*. Journal of Animal Ecology 57: 109-117.
- Kleukers, R.M.J.C., E.J. van Nieukerken, B. Odé, L.P.M. Willemse & W.K.R.E. van Wingerden 1997. De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). Nederlandse Fauna 1: 1-416.
- Krupa, M. 2004. Food of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* nestlings: differences related to the age of nestlings and sex of feeding parents. Acta Ornithologica 39: 45-51.
- Lack D. 1948. The significance of clutch size. Part 3. Some interspecific comparisons. Ibis 90: 25-45.
- Martin T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. Annual Review of Ecology and Systematics 18: 453-487.
- Maziarz, M. & T. Wesołowski, 2010. Timing of breeding and nestling diet of Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in relation to changing food supply. Bird Study 57: 540-552.
- Milne A. 1964. Biology and ecology of the garden chafer, *Phyllopertha horticola* (L.). IX.—Spatial distribution. Bulletin of Entomological Research 54: 761-795.

Naef-Daenzer B, Widmer F, Nuber M. 2001. Differential postfledging survival of Great and Coal Tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70: 730–738.

Nijssen, M., M.J.P.M. Riksen, L.B. Sparrius, R.J. Bijlsma, R. de Waal, P.D. Jungerius, R. Ketner-Oostra, A.M. Kooijman, A.L. Kuiters, A. van den Burg, H.F. van Dobben, C. van Turnhout & C. van Swaay, 2011. Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van stuifzanden. OBN stuifzandonderzoek 2006-2010. Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie, rapport nr. 2011/OBN144-DZ, Den Haag.

Nijssen M, Wouters B, Vogels J, Kooijman A, Van Oosten H, Van Turnhout C, Wallis de Vries M, Dekker J, Janssen I. 2014. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in droge duingraslanden. Eindrapportage 2009-2013. Rapport OBN/2014.

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

Van Oosten HH, Versluijs R, Klaassen O, Van Turnhout C, Van den Burg AB. 2010. Knelpunten voor duinfauna: relaties met aantasting en beheer van duingraslanden. Rapport DKI nr. 2010/dk129-O, Ede.

Van Oosten, H., A. Kooijman, C. van Turnhout, J. Dekker, A. van den Burg & M. Nijssen, 2012. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in de duinen. Eindrapportage 1e fase 2009-2011. DKI-ELI rapport.

Van Oosten H.H, van den Burg A.B., Versluijs R. & Siepel H. 2014. Habitat selection of brood-rearing Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* and their invertebrate prey. *Ardea* 102: 61–69.

Van Oosten, H.H. & Van den Burg A.B. 2015. Limitaties voor insectivore vogels in het duinvoedselweb – vooronderzoek 2015. Rapport Oenanthe Ecologie & Stichting BioSFeer.

Van Oosten H.H. 2016. Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands. *Ardea* 104: 199–212.

Van Oosten H. & Van den Burg B. 2016. Beknopt overzicht stressoren voor duingraslandavifauna. Oenanthe Ecologie, Wageningen / Stichting Biosfeer, Otterlo.

Van Oosten H. 2018. De Tapuit. Uitgeverij Atlas Contact, Amsterdam / Antwerpen.

Van Oosten H.H. 2020. Insecten als spil voor zangvogeldiversiteit van open droge duinen, tussenrapportage 2020. Oenanthe Ecologie, Wageningen.

Van Oosten H.H. 2021a. Effecten van voedseltekort op de broedbiologie van insectenetende zangvogels. Oenanthe Ecologie, Wageningen.

Van Oosten H.H. 2021b. Een veldverkenning naar knelpunten voor insecteneters van heide en stuifzand op de Veluwe in 2020-2021. Rapport Oenanthe Ecologie, Wageningen.

Perrins C.M. 1965. Population Fluctuations and Clutch-Size in the Great Tit, *Parus major* L. *Journal of Animal Ecology* 34: 601–647.

De Prins W. O. 1998. Systematic Catalogue of the Lepidoptera of Belgium - Studiedocumenten van het K.B.I.N. 92: 1-236.

Ramsay, S.L. & D.C. Houston, 2003. Amino acid composition of some woodland arthropods and its implications for breeding tits and other passerines. *Ibis* 145: 227–232.

Ritcher P.O. 1958. Biology of Scarabaeidae. *Annual Review of Entomology* 3: 311–334.

Royama, T. 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the Great Tit (*Parus major* L.). *Journal of Animal Ecology* 39: 619–668.

Ruffino L., Salo P., Koivisto E., Banks P.B. & Korpimäki E. 2014. Reproductive responses of birds to experimental food supplementation: a meta-analysis. *Frontiers in Zoology* 11: 80.

Scharlau W. 1968. Das Schwarzkehlchen (*Saxicola torquata*) im Rheinland. *Charadrius* 4: 151-166.

Seel D.C. & Walton K.C. 1979. Numbers of Meadow Pipits *Anthus pratensis* on mountain farm grassland in North Wales in the breeding season. *Ibis* 121: 147-164.

Strien A.J. van, C.A.M. van Swaay, W.T.F.H. van Strien-van Liempt, M.J.M. Poot & M.F. WallisDeVries, 2019. Over a century of data reveal more than 80% decline in butterflies in the Netherlands. *Biological Conservation* 234: 116-122.

Sullivan K.A. 1990. Daily time allocation among adult and immature yellow-eyed juncos over the breeding season. *Animal Behaviour* 39: 380-387.

Thijssse J.P. Het Vogeljaar, zevende druk 1972. A.G. Schoonderbeek, Laren.

Veenstra et al. 2014, website eco-on-site.nl.

Verhulst S. & J.-Å. Nilsson 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 363: 399-410.

Visser M.E., Van Noordwijk A.J., Tinbergen J.M. & Lessells C.M. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* 265: 1867-1870.

Vitz A.C. & Rodewald A.D. 2011. Influence of condition and habitat use on survival of post-fledging songbirds. *Condor* 113: 400–411.

Vogels, J.J., W.C.E.P. Verberk, L.P.M. Lamers & H. Siepel, 2017. Can changes in soil biochemistry and plant stoichiometry explain loss of animal diversity of heathlands? *Biological Conservation* 212: 432-447.

Voogd J. 2019. Het nachtvinderboek. Macronachtvlinders van Nederland en België, inclusief rupsen. KNNV Uitgeverij.

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

Waring P. & Townsend M. 2015 Nachtvinders De nieuwe veldgids voor Nederland en België. Kosmos Uitgevers.

Wigman A.B. 1917. Vogellevens in Nederland. J.M. Meulenhoff, Amsterdam.

Van Wingerden W.K.R.E., Musters J.C.M. & Maaskamp F.I.M. 1991. The influence of temperature on the duration of egg development in West European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* 87: 417-423.

Wouters B, Van Oosten H. 2013. Kink in de (voedsel)keten van duingraslanden? *De Levende Natuur* 114: 232-237.

Ziegler G. 1966. Beobachtungen an Schwarzkehlchen, *Saxicola torquata rubicola*, im nördlichen Teil des Kreises Minden/Westf. *Journal für Ornithologie* 107: 187-200.

Bijlage 1. Broedbiologie graspieper

In het eerste onderzoeksjaar (2019) is ook de broedbiologie van de graspieper onder de loep gelegd, en dan met name het dieet dat hij aan zijn nestjongen voert (Vogelduin en Wimmenumduinen). Omdat de graspieper in de jaren 2020 en 2021 geen grote rol meer heeft gespeeld, maar ik de gegevens niet verloren wil laten gaan (ofschoon beschreven in de tussenrapportagen over 2019), heb ik de verkregen informatie over graspiepers in deze bijlage gezet.

Graspiepers leggen gemiddeld ongeveer 3,7 eieren per nest (tabel B1), ruim 1,5 ei minder dan roodborsttapuiten. 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 (Van Oosten 2016). Het Mayfield-nestsucces was 0,274 in het Vogelduin, voor Wimmenum waren de aantallen nesten te laag om dit te berekenen.

Tabel B1. Legselgrootte per soort per terrein. Vogelduin 28 nesten, Wimmenum 5.

	Vogelduin	Wimmenum
Graspieper	3,8 ± 0,7	3,6 ± 1,1

Voedselonderzoek

Om een eerste idee te verkrijgen over verschillen in dieetkeuze tussen de terreinen zijn voerende oudervogels bij het nest gefilmd (tabel B2). 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.

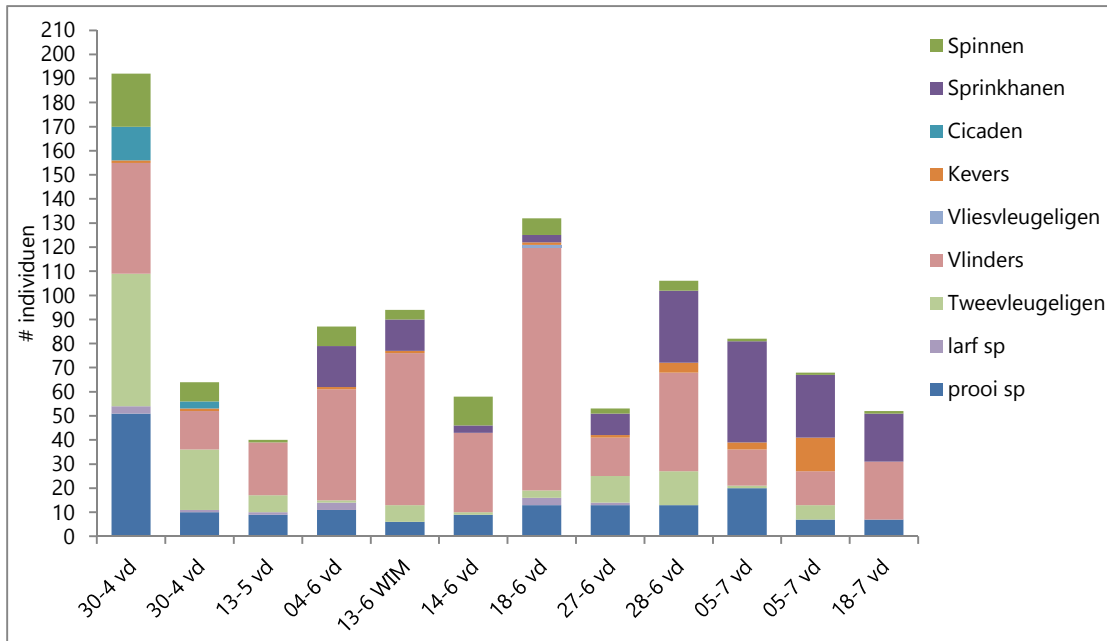
Tabel B2. Aantallen gefilmde nesten per terrein voor graspiepers. Ook is het totaal aantal voedingen gegeven waarmee het dieet is onderzocht.

	Vogelduin	Wimmenum	totaal # nesten	totaal # voedingen (V / W)
Graspieper	11	2	13	480 (439 / 41)

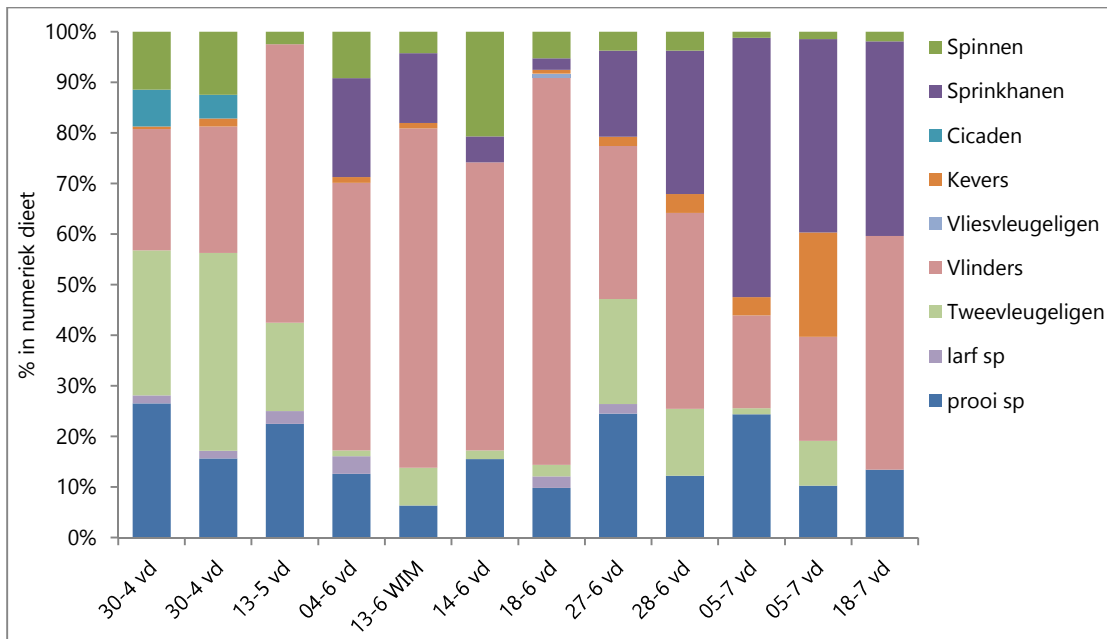
Uit figuur B1 blijkt dat de prooi-keuze bij graspiepers varieert met het seizoen. Zo worden eind april relatief veel tweevleugeligen gevoerd en wat minder vlinders (met name rupsen), vergeleken met nesten tot ver in juni. In juni worden veel minder tweevleugeligen gevoerd en meer rupsen, en vanaf eind 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 (er broeden daar vrijwel geen graspiepers in het middenduin); filmactiviteiten bij een tweede nest werden gefnuikt doordat grazende paarden de camera molesteerden. De jongen in het nest in Wimmenum lijken geen ander dieet gevoerd te krijgen dan die in het Vogelduin.

Opvallend is het relatief grote aandeel kevers op 5 juli: dit zijn kleine junikevers waarvan niet bekend was dat die door graspiepers worden gevoerd (zie bijvoorbeeld Van Oosten 2016), wel door roodborsttapuiten, tapuiten en grauwe klauwieren.

In figuur B2 staan de relatieve aandelen van de prooigroepen, om een helderder beeld te krijgen van het verloop van prooikeuze in de tijd.



Figuur B1. Dieet (in aantallen gevoerde individuele prooien) van nestjongen van graspiepers, gesorteerd op datum. Slechts 1 nest is gefilmd bij Wimmenum ('WIM', 13/6/19), de overige nesten in het Vogelduin ('vd'). Prooikeuze varieert in de loop van het broedseizoen.



Figuur B2. Het dieet van graspiepers in percentages om de verschillende aandelen bij prooien wat helderder te maken.



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

Bijlage 2. Waarom zijn roodborsttapuiten minder algemeen dan graspiepers?

Uit een eerdere analyse (Van Oosten 2020; data Vogelduin 2016, '17 en '19) bleek dat het Mayfield-nestsucces van roodborsttapuiten ruim 40% hoger is dan van graspiepers in het NHD: 0,33 (0,27-0,39) respectievelijk 0,23 (0,18-0,29; $\chi^2=11,4$, $p=0,00073$). Het is intrigerend dat ondanks het hogere nestsucces en de grotere legsels van roodborsttapuiten (5,4 tegen 3,8 ei bij graspiepers, Van Oosten 2016), het aantal territoria van graspiepers in het Vogelduin ($n=32$) toch hoger is dan van roodborsttapuiten ($n=14$, fig. B3; Veenstra et al. 2014). Van Oosten (2015) schatte in 2015 voor grofweg hetzelfde studiegebied 50 paar graspiepers en 25 paar roodborsttapuit. Per saldo vliegen er per begonnen nest meer roodborsttapuiten uit dan graspiepers. Toch is de graspieper algemener ofwel: hij bereikt hogere dichtheden in de duinen dan de roodborsttapuit.

Een verklaring hiervoor kan zijn dat de overleving van jonge en volwassen graspiepers (veel) hoger is dan bij roodborsttapuiten. Maar, getuige de (schaarse) cijfers uit de literatuur lijkt hier niet nadrukkelijk sprake van te zijn (tabel B3). De 1^e-jaarsoverleving lijkt nagenoeg identiek te zijn voor beide soorten en ik denk dat dat voor adultenoverleving ook geldt maar de variatie is groot. Gailly et al. (2020) splitsen overleving bij roodborsttapuiten per geslacht en geven voor mannetjes, in verschillende habitats, een overleving tussen 0,42 en 0,50. Al met al lijkt het mij onwaarschijnlijk dat de overleving tussen graspiepers en roodborsttapuiten dermate verschilt dat het de verschillende aantallen broedvogels in het Vogelduin kan verklaren, ofschoon de overlevingcijfers daar anders kunnen zijn.

Een andere verklaring voor de vaststelling dat graspiepers bijna twee keer zo algemeen zijn in het Vogelduin kan te maken hebben met het dieet. Hier is kans toe, omdat hun dieet verschilt in het Vogelduin (Van Oosten 2016). Zou het voedsel van roodborsttapuiten in veel lagere dichtheden voorkomen dan dat van graspiepers, waardoor de dichtheid van roodborsttapuiten lager is dan van graspiepers? Hierdoor is de draagkracht van het terrein eerder bereikt voor roodborsttapuiten en worden deze dus gedwongen te disperseren naar andere locaties. Een alternatieve verklaring is dat er minder geschikt habitat is voor roodborsttapuiten dan voor graspiepers. Helaas is dit nooit gekwantificeerd, maar mogelijk is er meer habitat voor graspiepers. Of dat de grotere aantallen verklaart blijft zeer de vraag – het zou interessant zijn om de hoeveelheid habitat in te schatten aan de hand van luchtfoto's en/of in het veld.

Kortom, ondanks grotere legsels, ondanks een hoger nestsucces en met dezelfde overleving zijn de aantallen roodborsttaputen in het Vogelduin minder dan de helft van de aantallen graspiepers. Het is, los van eventuele verschillen in habitatoppervlakte, niet onwaarschijnlijk dat aantallen prooidieren hier een belangrijke verklarende rol bij spelen. Voer voor de toekomst!

Tabel B3. Jaarlijkse overleving voor graspiepers en roodborsttapuiten, uitgesplitst naar 1^e kalenderjaar en volwassen vogels. De getallen tussen haakjes bij Gailly et al. 2020 vormen het 95%-betrouwbaarheidsinterval.

overleving	1e kj	volwassen	bron
graspieper	0,24	0,42 - 0,43	Coulson 1956
	-	0,46	Seel & Walton 1979
	0,28	-	Hötter 1988
roodborsttapuit	-	0,36 - 0,41	Frankevoort & Hubatsch 1966
	-	0,31	Schneider in: Glutz von Blotzheim 1988
	0,28 ± 0,4	0,39 ± 0,6	Flinks et al. 2008
	0,19 (0,098-0,862)	0,36-0,47 (0,290-0,532)	Gailly et al. 2020



Figuur B3. Territoria van graspiepers (links) en roodborsttapuiten (rechts) in Vogelduin. Graspiepers (32 territoria) zijn algemener dan roodborsttapuiten (14 territoria). Data uit 2014, broedvogelkartering 'Broedvogels Noordhollands Duinreservaat 1982-2014, Veenstra et al. 2014, website eco-on-site.nl.

Bijlage 3. Overzicht dieet roodborsttapuiten 2019-2021, in aantal prooien.

Nestnaam		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Filmdatum		24-04-19	24-04-	7-05-19	22-05-	13-06-	19-06-	2-07-	9-07-	16-07-	24-04-	14-05-	15-07-	11-05-21	11-05-21	2-07-21	25-06-
Leeftijd juvs		8	10	8	10	6	12	12	8	12	8	12	12	8	7	8	7
Orde	Familie	Soort															
	schelp	2	3		1		1			5				1	1		5
	Aranea	10	7	9	32	2	4	3	7	8	28	2	1	35	48	5	5
	Isopoda		1		2	1			1		5	2	1	1	1		16
	Dioplopora	1								2					5		12
	Glomerida										1	1					
	Haplotaenia	1								2							
	Orthoptera			1	16	23	12	22	44	2						3	3
	Acrididae																
	Oe. coerulescens												26				
													24				
													3				
Heteroptera										1							
Coleoptera		2	2		18	4	10	30	25	19	53	5	32	32	17	32	60
	Alleculidae									1				4/0	4/0		0/2
	Carabidae	1															
	Chrysomelidae							1									
	Coccinellidae		1														
	Curculionidae										5			5	2		
	Elateridae	1	1			1				6	18	2		3	5	0	1
	Melanotus larf												1	17	6	3	2
	Scarabeidae				16	3	10	29	25	3			30			29	54
	Phyll. horticola				16	3											27
	Anomala dubia						3	29	25	3			30			29	13
	Staphylinidae										19	3					
Hymenoptera		15			1	1	1		2	2		2					3
	Apidae										4	2					
Lepidoptera		36	45	40	72	28	29	9	12	115	54	106	24	47	59	18	43
	Erebidae	1	5									3					
	Geometridae				2		1		1	1	1						
	Lasiocampidae		2											1	1		
	Noctuidae	10	12	35	16	11	13	1	9	2	20	68		27	28	9	34
	cf Apamaea										1		4	6			
	C. graminis/Tholera													6			
	aardruys													9	21	8	30
	Au. gamma ad																
	Pyrallidae						1			3							
	Nymphalidae	1		1	1		2	1		1	1	10					1
	Arctynnis niobe											7					
	Issoria lathonia																1
Diptera		1	2	1	7	1	2		1	19	11			2	4	11	6
	Asilidae				6	1	2		1	3	2	7	2	1	1	4	4
	Pam. germanicus												2				
	Calliphoridae		1														
	Tipulidae	1									7						
	cf Tachinidae																
	Therevidae									1				1	1		1
	Syrphidae									7	1					1	
Onbekende larf		3	2				3				4				1		
Onbekende		11	4		16	2	7	1	3	10	29	7	6	4	5		3

Oenanthe Ecologie

Ooststeeg 144
6708 AZ Wageningen

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

KvK 62497138

