

Een veldverkenning naar insecteneters en insecten van heide en stuifzand op de Veluwe in 2020-2023



In opdracht van Provincie Gelderland

Een veldverkenning naar insecteneters en insecten van heide en stuifzand op de Veluwe in 2020-2023

Herman van Oosten

Foto voorkant: prachtige man roodborsttapuit bij zijn nest op de Ginkse Heide, klaar om twee spinnen aan zijn jongen te voeren (28 april 2021).

Wijze van citeren

Van Oosten H.H. 2023. Een veldverkenning naar insecteneters en insecten van heide en stuifzand op de Veluwe in 2020-2023. Rapport 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.

Inhoud

Dankwoord	4
Samenvatting	5
Inleiding	9
1.1 Doel	9
1.2 Onderzoeksvragen	9
1.3 Aanpak 2022-2023	10
Monitoren nestkasten voor tapuiten	11
Broedbiologie van roodborsttapuiten op de Zuidwest-Veluwe en vergelijking met het NHD	12
3.1 Legselgrootte	12
3.2 Nestsucces	13
3.3 Dieet nestjongen	14
3.4 Seizoensverschillen in dieet, voerfrequentie en conditie nestjongen	17
3.5 Foerageerlocaties en -afstanden	19
Verkenning broedbiologie veldleeuwerik op de ZW-Veluwe	22
4.1 Dieet nestjongen	22
4.2 Gewicht, voerfrequentie en huidskleur	23
4.3 Foerageerafstanden	24
Betekenis voor tapuiten	29
Insectenbemonsteringen en relatie voorkomen insecteneters en insecten	31
6.1 Transecttellingen	31
6.2 Bordvallen	32
6.3 Bemonstering rijkere plekken: 'vogellocaties'	32
Beantwoording onderzoeksvragen	34
Mogelijke vervolgstappen	37
Literatuur	38
Bijlage 1. Voedselterritoria	41

Dankwoord

De Provincie Gelderland was opdrachtgever voor dit project op de Veluwe en PWN voor het onderzoek in het Noordhollands Duinreservaat, waarvoor hartelijk dank (Bas Klaver en Hubert Kivit). Daarnaast dank ik hartelijk de terreinbeheerders voor de toegang tot hun terreinen: Han ten Seldam, Frank Teunissen en Ellen ter Stege (Natuurmonumenten), Leontien Krul en Jakob Leidekker (Nationaal Park Hoge Veluwe), Clara Wilken en Robert-Jan Dunselman (Geldersch Landschap en Kastelen).

Samenvatting

Verzuring en vermessing, tegenwoordig vooral door stikstof, hebben grote effecten op de natuur, met name die van voedselarme gronden. Uiteindelijk heeft de excessieve hoeveelheid stikstof een groot negatief effect op de biodiversiteit en misschien wel met name op de dragers van een ecosysteem: de geleedpotigen. Het is waarschijnlijk dat hun aantallen en diversiteit zijn afgenomen door verzuring en vermessing, hetzij door kalkgebrek (bv huisjesslakken, pissebedden), hetzij door afnemende plantkwaliteit (bv rupsen). Ook vergrassing van heidevelden en veranderingen in microklimaat leiden waarschijnlijk tot een verslechtering in prooiaantallen of prooikwaliteit (samengevat in Nijssen et al. 2019). Het is de vraag in hoeverre insectenetende vogels het slechter doen op voedselarme gronden, zoals heiden en stuifzanden, dan in sterker gebufferde landschappen, zoals de kalkrijke duinen. Echter, de stap van bodemverarming, verslechterde plantkwaliteit en afname van insecten naar populatieontwikkelingen bij de meer zichtbare componenten van de Veluwe soortenrijkdom, de vogels, is nog nauwelijks onderzocht. Zo weten we niet waarom drie insecteneters nagenoeg zijn uitgestorven als broedvogel: klapekster, duinpieper en de tapuit, want hun eisen, hun broedbiologie, is nooit onderzocht ten tijde van min of meer florerende populaties. Nu wrekt zich dit gebrek aan studies, omdat niet goed bekend is wat soorten nodig hebben in hun landschap. Dit maakt herstel van populaties een onzekere zaak, terwijl de Provincie Gelderland verantwoordelijk is voor het behalen van de natuur- en biodiversiteitsdoelstellingen in N2000-gebied de Veluwe. Gelukkig varen we niet geheel blind en zijn er studies van anderen, zij het uit andere terreinen dan de Veluwe (bijvoorbeeld de kustduinen) of uit het buitenland.

Het huidige onderzoek draait om de tapuit, de doelsoort. Om herstelmaatregelen te kunnen faciliteren in het 'Herstelprogramma Heide en stuifzanden Veluwe', is het noodzakelijk om inzicht te krijgen in de kennisleemten aangaande tapuiten op de Veluwe. De tapuit staat voor een groep (kritische) insectenetende vogelsoorten in het heide en stuifzandlandschap. We willen met deze studie inzicht krijgen in de voedselkeuzes van de tapuit en/of roodborsttapuit op de Veluwe. Daarnaast willen we zicht op het verschil in insectenpopulatie in de armere en rijkere delen van het heidelandschap, als (mede)sturende factor die het voorkomen van insecteneters kan bepalen. Dit om eventuele effecten van de herstelmaatregelen of indicaties daarvoor in beeld te brengen die gaan over het betrekken van rijkere delen in het heidelandschap (zoals akkers of schaapskooien/kralen) op insecten.

Uit een eerdere studie (Van Oosten 2019) blijkt dat de oppervlakte habitat op de Veluwe waarschijnlijk geen knelpunt vormt voor tapuiten en dat er in de onderzochte terreinen ook voldoende nestgelegenheid is in de vorm van holen, ingerotte boomstronken en takkenhopen. Dat geldt ook voor referentiegebied het Vogelduin, in het kalkrijke Noordhollands Duinreservaat (NHD) bij Castricum, waar tientallen tot honderden konijnenholen waren, maar waar tapuiten toch in de nestkasten gingen broeden. Daarom zijn in 2020 ook op de Veluwe **nestkasten** ingegraven voor tapuiten op een aantal locaties. Helaas hebben in de onderzoeksperiode (2020-2023) geen tapuiten gebroed in de Veluwse nestkasten, hoewel doortrekkers er graag gebruik van maakten als toevluchtsoord bij overvliegende sperwers of smellekens. Omdat terreinoppervlakte en nestgelegenheid niet overal de grootste knelpunten zijn voor tapuiten, is de kwaliteit van de terreinen waarschijnlijk ondermaats. Is er voldoende voedsel voor de vogels? Om deze vraag te beantwoorden is de broedbiologie van de nauwverwante **roodborsttapuit** (15 gram) onderzocht op de Zuidwest-Veluwe, bij gebrek aan tapuiten (25 gram): hoe redt deze soort zich in het tapuitenlandschap, waarom is hij nog wel betrekkelijk algemeen en zijn er verschillen in broedbiologische parameters tussen de zure heidevelden en het kalkrijke NHD? Ook is een begin gemaakt met studie van het dieet en

foerageergedrag van **veldleeuweriken**. Deze zware soort (nestjongen ongeveer 26 gram, volwassen vogels 30+ gram) komt soms algemeen voor op heidevelden, terwijl hij net als (roodborst)tapuiten ook insecten eet. Door deze soorten te bestuderen en te spiegelen krijgen we een beeld van de problematiek van insectenetters op de Veluwe die deels op dezelfde manier leven.

Roodborsttapuit: Veluwe en NHD

De **legsels** is op de Veluwe kleiner dan in het NHD, mogelijk een gevolg van voedselschaarste (kwantiteit of kwaliteit). Dat legsels kleiner zijn komt doordat vrouwtjes vooral vijflegsels produceren op de Veluwe en in het NHD zeslegsels. Jongen van 10 dagen en ouder **wegen op de Veluwe minder dan in het NHD**, wat kan wijzen op een gebrekkige voedselvoorziening, zeker omdat de **voerfrequentie** op de Veluwe niet lager is dan in het NHD: een jong krijgt even vaak gevoerd, maar is toch lichter. Het lichaamsgewicht van de jongen correleert bij zangvogels met de overlevingskans tot het volgend broedseizoen en zal een rol spelen bij de populatiegroei. De **foerageerafstand** (afstand van het nest waarop het voer voor de nestjongen wordt gezocht) verschilt niet tussen Veluwe en NHD. Nestjongen krijgen op de Veluwe een **ander dieet dan in het NHD**: ze krijgen meer spinnen en sprinkhanen gevoerd, maar minder rupsen. Mogelijk 'vervangen' spinnen de zachte rupsen als makkelijk verteerbare prooi (chitinearm) en dat roept de vraag op of dit een gevolg is van de vlinderachteruitgang op hei. In meer detail bekeken **verandert het dieet in de loop van het seizoen** op de Veluwe: het aandeel gevoerde spinnen neemt af en het aandeel sprinkhanen toe. Omdat de voerfrequentie niet veranderd in de loop van het seizoen, ligt het voor de hand dat de **lager-dan-gemiddelde lichaamsgewichten van de jongen eind mei tot begin juli** door veranderingen in het dieet veroorzaakt worden.

Veldleeuwerik

Het **dieet** van nestjongen verschilt van dat van jonge roodborsttapuiten: roodborsttapuiten voeren vaker spinnen, sprinkhanen en kevers, terwijl veldleeuweriken meer vlinders (grotendeels rupsen) en 'snavels vol' voeren (meerdere kleinere prooien bij elkaar). Een jonge veldleeuwerik wordt (minstens) 11.3 gram zwaarder dan een jonge roodborsttapuit, maar hij vliegt een dag of 5 eerder uit. Dus de ouders moeten veel meer voer moeten aanslepen dan roodborsttapuiten om hun jongen op gewicht te krijgen, maar dat doen ze niet: de **voerfrequentie** is ongeveer hetzelfde. Mogelijk voeren de ouders grotere prooigewichten aan, maar omdat vogels ongeveer 70% van het voer omzetten in lichaamsmassa, moeten de ouders erg veel voer aanvoeren, terwijl een hoge voerfrequentie ertoe kan leiden dat een nest door een dagactieve predator wordt gevonden. De **zwarte huid** van jonge veldleeuweriken zorgt ervoor dat de energetische kosten voor thermoregulatie kleiner zijn dan wanneer ze een roze huid zouden hebben zoals roodborsttapuiten. Mogelijk verklaart de donkere huid deels waarom ouders niet vaker voeren dan roodborsttapuiten, aangezien thermoregulatie veel energie kost. Ten slotte vinden veldleeuweriken hun voedsel niet altijd in de nabijheid van het nest, maar regelmatig **foerageren ze honderden meters er vandaan, tot een kilometer**. Hierdoor zijn leeuweriken in staat om voedselrijke plekken in het wijdere heidelandschap te benutten, en ze maken dus op een veel ruimere schaal van het heidelandschap gebruik dan roodborsttapuiten.

Betekenis voor tapuiten op de Veluwe

Los van zijn broeden in holen, is een tapuit in feite een grote roodborsttapuit wat zijn voedsel生态学 betreft (gegevens NHD): de foerageerafstanden verschillen niet, de manier van foerageren komt deels overeen en ook het nestjongendieet is niet erg verschillend. Als de kleine roodborsttapuit op de

Veluwe al lichter is en kleinere legsels produceert dan in het kalkrijke NHD, dan zal een tapuit, die ongeveer 60% meer voedsel nodig heeft, waarschijnlijk grotere problemen ondervinden en zal zijn voorkomen beperkt zijn tot plekken met veel voedsel en daarnaast een geschikte broedlocatie. Mogelijk is de combinatie van vegetatiestructuur, nestgelegenheid en voldoende voedsel dusdanig schaars op de Veluwe, dat tapuiten geen levensvatbare populaties kunnen vormen. **De gedachte dat tapuiten lijden onder voedselgebrek op de Veluwe is plausibeler geworden**, ook omdat jonge **tapuiten opgroeien in een tijd van het jaar waarin jonge roodborsttapuiten een lager gewicht hebben** (tapuiten leggen drie weken later eieren dan roodborsttapuiten). Daarnaast zijn tapuiten waarschijnlijk minder geneigd ver te vliegen voor hun jongenvoedsel dan veldleeuweriken; hierdoor zijn ze afhankelijk van het beschikbare voedsel in de relatieve nabijheid van het nest, zoals roodborsttapuiten.

Insectenaanbod

Sprinkhanen zijn vooral in juni-juli aanwezig; in mei zijn nauwelijks sprinkhanen geteld. De **aantallen sprinkhanen** variëren sterk tussen jaren, waarbij de hoeveelheid neerslag een grote rol zal spelen vanwege plantengroei, waardoor er meer voedsel aanwezig is. Hoe grotere aantallen in jaar x zich vertalen naar ook grotere aantallen in jaar x+1 is niet bekend. Het drooggewicht van de **bordvalvangsten** varieert ook tussen jaren en tussen gebieden, zonder duidelijk seizoenspatroon. Een gedetailleerdere vergelijking moet met voorzichtigheid worden gemaakt, omdat deze manier van bemonsteren (vliegende insecten) gevoelig is voor weersomstandigheden: bij iets meer wind of wat lagere temperaturen zullen insecten minder actief zijn en dus minder gevangen worden.

In juli 2023 zijn verkennend insecten bemonsterd vanuit een vogelperspectief op rijkere delen van het heidelandschap: op het **akkercomplex bij Oud-Reemst**, op de aangrenzende Oudreemsterhei en op het **'veld-zuidoost'** (zuidoost van de Oudreemsterlaan). Dat leverde interessante informatie op: hoewel het drooggewicht van de bordvalvangsten erg hoog was op de akker, werden er geen foeragerende veldleeuweriken waargenomen, maar wel in de aangrenzende hei. Echter, sprinkhanen, die veel gegeten worden door veldleeuweriken in juli, waren juist nagenoeg afwezig op de akkers, een plausibele verklaring voor de afwezigheid van leeuweriken. Eind mei vlogen leeuweriken tot 500 meter om te foerageren op deze akkers, maar daarna niet meer: blijkbaar waren de emelten verdwenen en waren er geen vervangende interessante prooien. Op het 'veld-zuidoost' zijn ook sprinkhanen geteld, omdat veldleeuweriken regelmatig vanaf de Puthei naar dit veld vliegen om naar voedsel te zoeken (tot 1000 meter). Sprinkhanen bleken hier bijzonder talrijk te zijn en waarschijnlijk zijn ze ook makkelijker te vangen voor veldleeuweriken: het veld is erg open, met ijl niet al te hoog gras begroeid en daarmee toegankelijker dan struikhei. In hoeverre veldleeuweriken eerder in het broedseizoen ook gebruik maken van dit veld is niet bekend, evenmin welke prooien ze er weghalen.

De **aantrekkelijkheid van terreinen voor insecteneters is dus niet eenvoudig af te leiden uit massa of aantallen van insecten**; het gaat erom te weten wat voor prooien worden gegeten in welke tijd van het jaar, en in welke aantallen die prooien voorkomen. Hiernaast is ook de vangbaarheid van prooien van belang. Hierdoor zal een insectenrijk maar slecht toegankelijk perceel minder aantrekkelijk zijn dan een voedselarmer maar toegankelijk perceel. Om het belang van rijkere delen van het heidelandschap voor insecteneters te bepalen is het goed om als eerste stap naar de vogels te kijken: wanneer eten ze wat en waar doen ze dat? Met die kennis kunnen vervolgens geleedpotigen worden bemonsterd in die percelen en andere percelen, om een beeld te krijgen van de voedselabundantie (los van de voedselbereikbaarheid, nogmaals).

Uit dit onderzoek blijkt dat gewicht van nestjongen en legselgrootte van roodborsttapuiten op de ZW-Veluwe kleiner zijn dan in het gebufferde NHD. Het ligt voor de hand dat voedselschaarste (kwantiteit en/of kwaliteit) hiervoor een verklaring vormt. De veel zwaardere veldleeuwerik haalt zijn prooien deels van verder weg gelegen terreinen en kan zo zijn jongen doen opgroeien, maar in hoeverre bijvoorbeeld heideakkers van levensbelang zijn voor heide-veldleeuweriken is nog niet bekend, want nog onvoldoende onderzocht. Roodborsttapuiten en veldleeuweriken gebruiken het heidelandschap, en de rijkere plekken daarin, op verschillende wijzen, waaruit blijkt dat onderzoek aan heidevogels om detailstudies vraagt.

Inleiding

De biodiversiteit van dekzandecosystemen staat onder grote druk door onder andere vóórtduurende antropogene verzuring van de slecht gebufferde bodems, aanvankelijk door neerslag van zwaveloxiden en vervolgens van stikstofverbindingen (Bobbink et al. 2017). Een gevolg hiervan is dat mineralen, benodigd voor de vegetatie, op de Veluwe voor een belangrijk deel zijn uitgespoeld. In kalkrijke bodems met een hoge pH, zoals delen van de kustduinen, is de uitspoeling van mineralen geringer door de voorsnóg sterke buffercapaciteit (Ulrich 1981). Door uitspoeling van mineralen krijgen herbivore insecten voedsel van slechte kwaliteit binnen, waardoor ze kleiner blijven of sterven en afnemen (Vogels et al. 2017). Uiteindelijk kunnen voedselknelpunten voor insectenetters ontstaan, en dan vooral op dekzanden en niet zozeer in meer gebufferde ecosystemen.

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

Uit een eerdere studie (Van Oosten 2019) komt naar voren dat habitat en nestgelegenheid niet in alle terreinen een knelpunt vormt voor tapuiten, ook in vergelijking met het kalkrijke NHD bij Castricum waar (tot zeer recent) nog wel tapuiten broeden (zie bv Van Oosten 2018). Omdat roodborsttapuiten ongeveer 16 gram wegen en tapuiten 25 gram ontstond de gedachte dat roodborsttapuiten minder snel dan tapuiten te lijden hebben wanneer insecten afnemen: ze kunnen immers met minder insecten toe.

1.1 Doel

Om de juiste herstelmaatregelen te kunnen faciliteren voor tapuiten in het 'Herstelprogramma Heide en stuifzanden Veluwe', is het noodzakelijk om inzicht te krijgen in de kennisleemten aangaande tapuiten op de Veluwe. De tapuit staat voor een groep (kritische) insectenetende vogelsoorten in het heide en stuifzandlandschap. We willen met deze studie inzicht krijgen in de voedselkeuzes van de tapuit en/of roodborsttapuit op de Veluwe. Daarnaast willen we zicht op het verschil in insectenpopulatie in de armere en rijkere delen van het heidelandschap, als (mede)sturende factor die het voorkomen van insectenetters kan bepalen. Dit om eventuele effecten van de herstelmaatregelen of indicaties daarvoor in beeld te brengen die gaan over het betrekken van rijkere delen in het heidelandschap (zoals akkers of schaapskooien/kralen) op de insecten.

1.2 Onderzoeksvragen

1. Hoe redt de roodborsttapuit zich in het tapuitenlandschap op de Veluwe qua voedsel?
2. Waarom is de roodborsttapuit nog redelijk algemeen in het tapuitenlandschap op de Veluwe?

3. Hoe redt de roodborsttapuit zich op de Veluwe in vergelijking met het Vogelduin, waar ook tapuit voorkomt?
4. Wat kunnen we van bovenstaande vragen leren voor herstel voor de tapuit?
5. Wat is het verschil in insectenpopulatie tussen rijkere delen van het heidelandschap en armere delen?
6. Wat kunnen van bovenstaande vraag leren voor maatregelen die ingaan op het toevoegen van rijkere delen aan het heidelandschap?

1.3 Aanpak 2022-2023

De volgende activiteiten zijn ontplooid in 2022-2023:

1. Monitoring van 20 tapuitnestkasten in De Pollen, Otterlose Zand en Mosselse Zand (broedsucces) in de periode april-juni in 2022 en 2023.
2. Ontrafeling van dieet van roodborsttapuit, als model voor de tapuit, door filmopnames bij de nesten te maken. De vraag is hoe deze soort gebruik maken van het ecosysteem, en hoe deze zich verhouden tot de gegevens uit het kalkrijke Vogelduin (waar in 2019-2021 ook diëten van roodborsttapuiten werden bestudeerd).
3. Verkennend onderzoek aan veldleeuweriken, zoals bij roodborsttapuiten onder punt 2.
4. Voedselonderzoek in de gebieden rondom de nestkasten van tapuit in beide jaren. Bemonstering van geleedpotigen in de terreinen met de nestkasten (De Pollen, Otterlose Zand, Mosselse Zand). Transecttellingen voor lopende spinnen, kevers en sprinkhanen en bordvallen voor vliegende vliesvleugeligen, kevers en tweevleugeligen.
Door deze bemonsteringen drie keer per terrein gedurende het hele seizoen uit te voeren wordt een goed beeld verkregen van seizoenseffecten op de entomofauna, de beschikbaarheid van prooien voor insectivoren en eventuele verschillen tussen de gebieden.
5. Verkennend voedselonderzoek in de rijkere delen van het heidelandschap (akkercomplex Oud-Reemst, bijvoorbeeld). Bemonstering op dezelfde wijze als onder 4 met transecttellingen en bordvallen.

In dit verslag ga ik vooral in op de broedbiologie van roodborsttapuiten op de Zuidwest-Veluwe. Deze soort vormt de kern van het verhaal. De andere soorten (tapuit, veldleeuwerik) en locaties (kalkrijke Vogelduin) dienen als vergelijkingsmateriaal om zo beter te begrijpen hoe verschillende vogels gebruik maken van het heidelandschap en of eigenschappen van de vogels een rol spelen bij de abundantieverschillen op de Veluwe. Details zijn belangrijk voor een goed begrip van het voorkomen van soorten met ogenschijnlijk overeenkomende ecologische eigenschappen binnen een landschap.

Monitoren nestkasten voor tapuiten

Gedurende het voorjaar tot midden juni zijn de nestkasten wekelijks gecontroleerd op de aanwezigheid van nestelende tapuiten. Uiteraard is ook gelet op tapuiten die eventueel buiten de nestkasten in de terreinen zouden kunnen broeden. De nestkasten werden snel ontdekt door doortrekkende tapuiten: regelmatig werden in alle drie de terreinen doortrekkers bij en rond de nestkasten waargenomen. Ook werd waargenomen dat doortrekkers de kasten binnengingen bij gevaar. Zo dook begin mei een mannetje een nestkast in op het Oud-Reemsterzand bij nadering van een jagend smelleken. Dit alles laat zien dat de kasten snel worden gevonden en toegankelijk zijn voor tapuiten. Helaas werden in 2021-2023 geen broedende tapuiten in de nestkasten, noch daarbuiten, vastgesteld in de onderzochte terreinen. De nestkasten die in februari 2018 in het Vogelduin bij Castricum werden ingegraven werden pas een jaar later, in 2019, in gebruik genomen. Deze vaststelling geeft enige hoop voor de nabije toekomst.

Een spannende waarneming is die van een 2^e kj man tapuit op 8 juli 2021 tussen de nestkasten op Oud-Reemst: spannend, omdat tapuiten waarschijnlijk in de zomer al potentiële nestplekken voor het volgende jaar inspecteren. Helaas heeft dit in 2022 en 2023 niet geleid tot een territorium.



Links. Uitwerpselen van tapuiten boven de ingang van een tapuitennestkast op het Oud-Reemsterzand. Ook binnenin de nestkast lag een poepje (29 april 2020). **Rechts:** gekleurringde man en vrouw tapuit bij hun nestkast, mei 2019 Vogelduin.

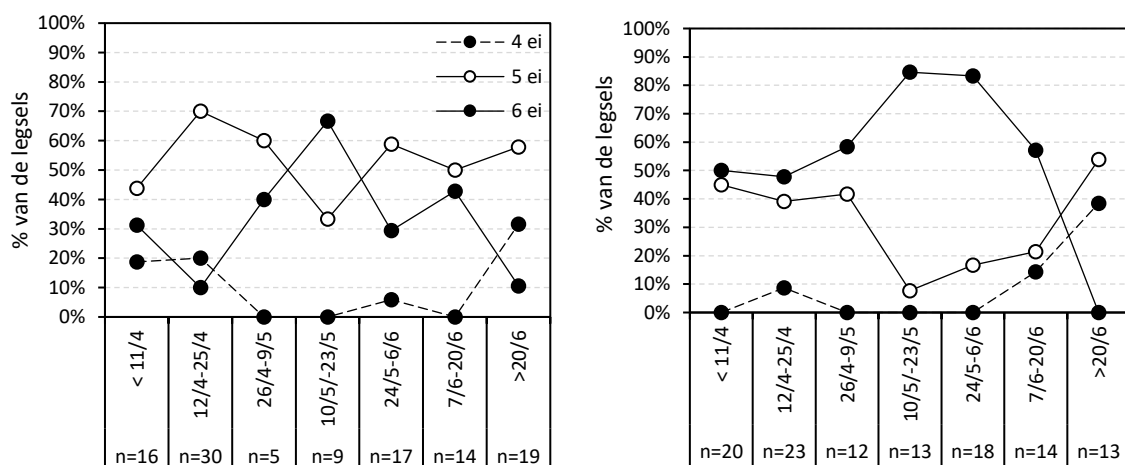
Broedbiologie van roodborsttapuiten op de Zuidwest-Veluwe en vergelijking met het NHD

Bij gebrek aan tapuiten op de Veluwe is in de periode 2020-2023 de broedbiologie van roodborsttapuiten op de Zuidwest-Veluwe onderzocht en in 2015 en 2019-2021 ook in de kalkrijke duinen van het Noordhollands Duinreservaat (NHD). In deze duinen broedden tot 2021 nog succesvol tapuiten, en omdat er ook roodborsttapuiten broeden is dit deel van het NHD, het Vogelduin, gebruikt als referentiegebied. Hebben we aanwijzingen dat roodborsttapuiten het slechter doen op de nutriëntarme Veluwe dan in het kalkrijke duin, analoog aan de tapuitensituatie?

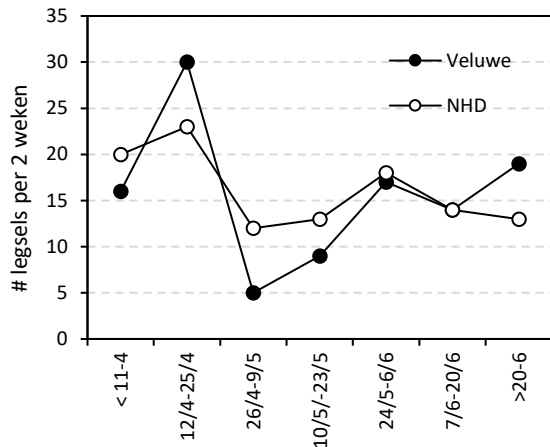
3.1 Legselgrootte

De gemiddelde legselgrootte op de Veluwe (5.1 ± 0.7 eieren, 110 legsels) is kleiner dan die in het NHD (5.5 ± 0.8 eieren, 124 legsels; $F_{1,219}=7.11$, $P=0.008$). Legsels verschillen niet in grootte tussen jaren ($F_{5,223}=0.88$, $P=0.50$), noch staat het ene gebied meer bloot aan jaareffecten dan het andere gebied (de interactie gebied*jaar is niet significant; $F_{5,224}=0.18$, $P=0.67$). Figuur 1 laat zien hoe de gemiddeld kleinere legsels op de Veluwe ontstaan: in het NHD worden frequenter zeslegsels dan vijflegsels geproduceerd, op de Veluwe is dit andersom ($\chi^2=19.02$, $P<0.0001$). Omdat legselgrootte af kan hangen van moment in het seizoen, is het goed te weten dat het aantal gestarte legsels per twee weken niet wezenlijk verschilt tussen de gebieden (figuur 2).

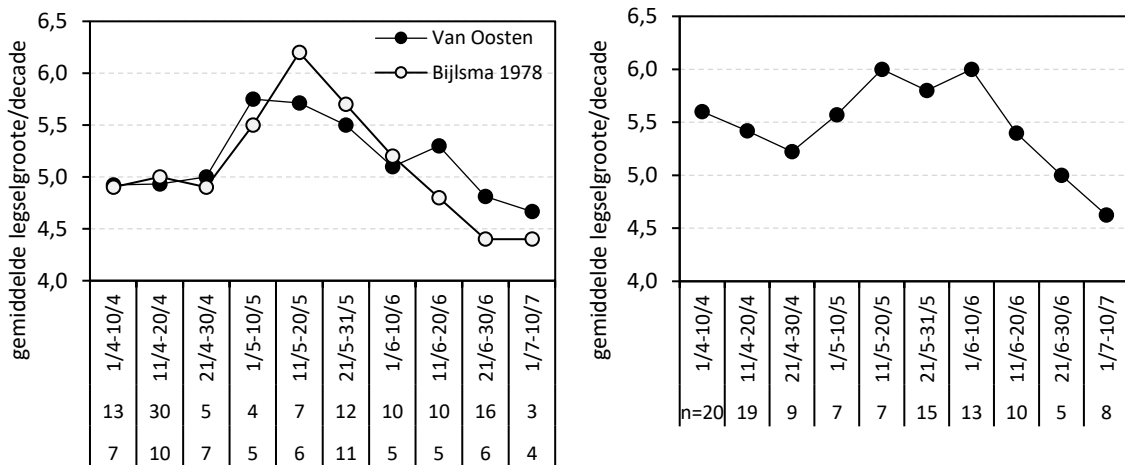
Door de piek in zeslegsels piekt de gemiddelde legselgrootte ook midden mei, met wat kleinere legsels voor en na mei (figuur 3). Bijlsma (1978) bestudeerde roodborsttapuiten, ook op de Ginkelse Hei, zij het nagenoeg een halve eeuw geleden (1974-1978): hij vond een sterkere piek midden mei, waarbij de gemiddelde legselgrootte ongeveer 6.2 eieren/nest was. Dat is hoger dan de 5.7-5.8 die ik nu vind en van dezelfde grootte als tegenwoordig het verschil tussen NHD en Veluwe. Zou legselgrootte zijn afgenomen sinds de jaren 70 en waarom zou dat zo zijn?



Figuur 1. Links. Veluwe 2020-2023 gemiddeld 5,1 (110 legsels; 29/3-4/7). **Rechts.** NHD 2019-2021 gemiddeld 5,5 (113 legsels; 28/3-7/7).



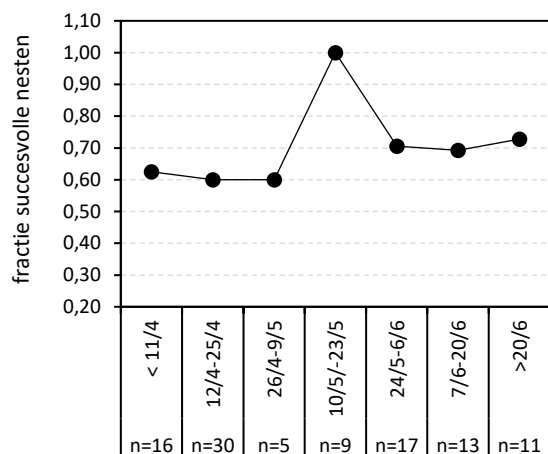
Figuur 2. Het aantal gestarte legsels per twee weken verschilt niet sterk tussen beide gebieden: het patroon is hetzelfde.



Figuur 3. Links. Veluwe 2020-2023 gemiddelde legselgrootte per decade (110 legsels), ter vergelijking met Bijsma 1978 (66 legsels; steekproefgrootte: bovenste # legsels Van Oosten, onderste Bijsma). De legselgrootte piekt in de eerste (twee) decades van mei. In het NHD (**rechts**) piekt de legselgrootte wat later in mei, gevolgd door een afname vanaf midden juni.

3.2 Nestsucces

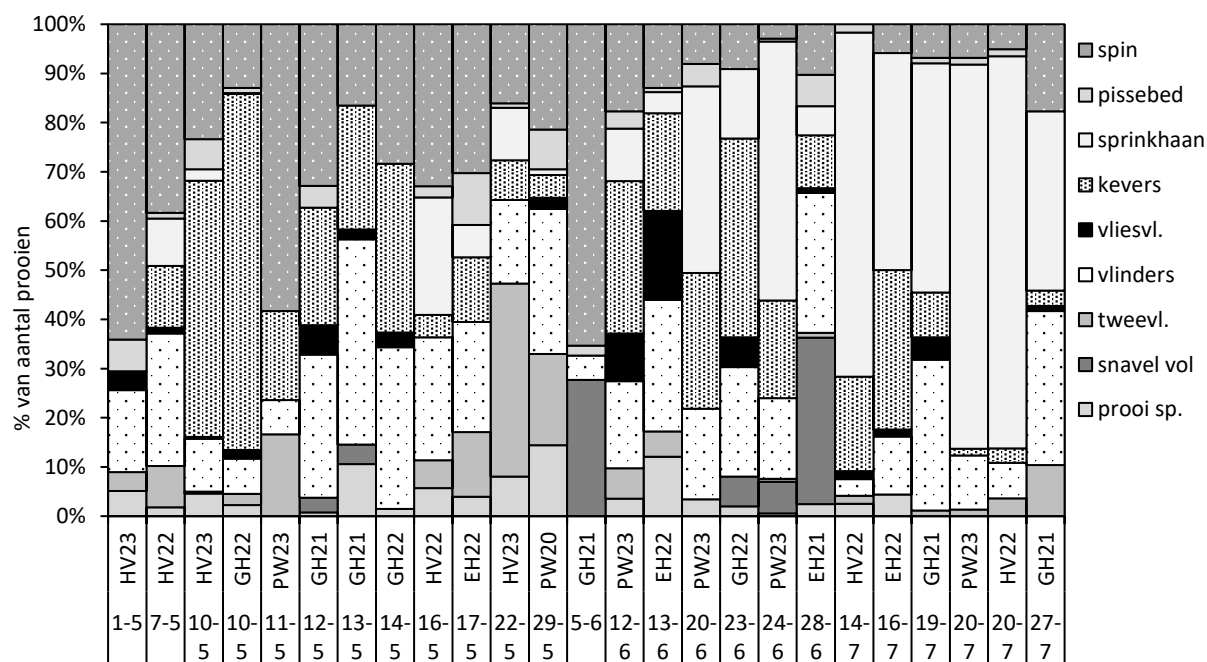
De jongen op de Veluwe hebben een minstens zo grote kans (0.68, $n=101$ nesten met bekende afloop) uit te vliegen als in het NHD (0.56, $n=108$; $\chi^2=2.93$, $P=0.087$): het nestsucces speelt dus geen zwakkere/sterkere rol bij de populatieontwikkeling op de Veluwe vergeleken met het NHD. Omdat nestpredatie de belangrijkste factor van nestverlies is, is er geen aanwijzing dat nestpredatie verschilt tussen de gebieden. De mate van nestpredatie door het seizoen heen lijkt wel wat te verschillen tussen de gebieden: op de Veluwe lijkt de fractie succesvolle nesten niet veel te variëren door het seizoen heen (0-40%; figuur 4 links), los van de opvallende afwezigheid tussen 10 mei en 23 mei. In het NHD schommelt de fractie succesvolle nesten meer, tussen de 23 en 62% (figuur 4 rechts).



Figuur 4. Links. Nestsucces Veluwe per twee weken in relatie tot datum eerste ei (2020-2023, 101 nesten met bekende afloop, gemiddeld 0.68). **Rechts.** Nestsucces Vogelduin per twee weken in relatie tot datum eerste ei (2019-2021, 108 nesten met bekende afloop, gemiddeld 0.56).

3.3 Dieet nestjongen

Het dieet van jonge roodborsttapuiten op de Veluwe (30 nesten, gemiddeld 109 ± 48 prooien per nest; figuur 5) bestaat uit geleedpotigen, met name spinnen, kevers (imago's en larven), vlinders (met name rupsen) en, later in het seizoen, uit sprinkhanen. De precieze samenstelling varieert tussen jaren, tussen nesten en tussen gebieden. Zo worden rond het Deelse Zand op de Hoge Veluwe geregeld lentevuurspinnen en veldkrekels gevoerd, maar (vrijwel) niet op de andere locaties omdat deze soorten daar niet of nauwelijks voorkomen. Op de Ginkelse Hei werden rond midden mei veel snuitkevers gevoerd van waarschijnlijk het geslacht *Phyllobius*, die daar massaal rondvlogen en berkenblad aten.



Figuur 5. Overzicht dieet van Veluwse roodborsttapuiten in 2020-2023, gebaseerd op 30 nesten, op datum gerangschikt. Nesten van dezelfde datum en in hetzelfde gebied zijn samengevoegd, resulterend in 25 staafjes. Horizontale as: HV=Hoge Veluwe, GH=Ginkelse Hei, PW=Planken Wambuis, EH=Ederheide. Plus jaartal. Onderaan staat dag-maand.

Tabel 1. Vergelijking van de vier prooigroepen die $\geq 5\%$ van het numerieke dieet uitmaken op de Veluwe (samen 85% van alle prooien) en in het NHD (84%).

$\geq 5\%$ numeriek	Veluwe 2020-2023 (n=30 nesten)	NHD 2019-2021 (n=16 nesten)
spinnen	23	12
sprinkhanen	21	9
kevers	22	20
vlinders	19	43

Het dieet van de nestjongen op basis van belangrijke prooigroepen ($\geq 5\%$ van het numerieke dieet, hier: spinnen, sprinkhanen, kevers en vlinders; tabel 1), gesommeerd over het hele seizoen, verschilt wat percentages prooien betreft tussen de Veluwe en het NHD ($\chi^2=17.0$, $P=0.0007$). Vliesvleugeligen, en dan gaat het vooral over mieren, zitten niet in deze analyse vanwege het grote aantal dat bij enkele nesten in vastgesteld; (gevleugelde) mieren worden soms met vele tegelijk aangevoerd, waardoor tellen lastig is. Ik heb ervoor gekozen om elke snavel vol mieren als één prooi te laten tellen, maar gemiddeld komen 'snavels vol' niet met 5% of meer voor in het dieet. Zie Van Oosten (2022) voor meer informatie over mieren in het dieet van roodborsttapuiten op de Veluwe.

Hieronder stip ik een aantal opvallende zaken aan met betrekking tot dieetverschillen tussen de Veluwe en het NHD, en enkele facetten die op de Veluwe betrekking hebben:

3.3.1 Spinnen

Op de Veluwe werden bijna twee keer zoveel spinnen gevoerd als in het NHD: bijna een kwart van de gevoerde prooien bestaat uit spinnen, met als uitschieter 70% bij een nest op de Ginkelse Heide (5 juni 2021, leeftijd 10 dagen), waar het ging om gewone doolhofspinnen (determinatie J. Vogels). Spinnen zijn van belang voor jongen vanwege hoge concentraties van het aminozuur taurine (Ramsay & Houston 2003), benodigd voor het 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: b.v. Royama 1970, fluiter: Maiarz & Wesołowski 2010, fitis: Krupa 2004). Tegen de verwachting in vond ik op de Veluwe geen verband tussen leeftijd van de nestjongen en het percentage gevoerde spinnen bij jonge roodborsttapuiten ($r=0.27$, $P=0.15$).

Het valt op dat spinnen op de Veluwe veel gevoerd worden en rupsen weinig: beide zijn het zachte prooien en het zou me niets verbazen wanneer spinnen veel gevoerd worden bij een gebrek aan rupsen en dat dat een reden is voor de grote aantallen spinnen in het dieet op de Veluwe, los van de taurine-inname. Zoals we zagen in figuur 5 hierboven en nog duidelijker zullen zien hieronder neemt het aandeel gevoerde spinnen beduidend af gedurende het seizoen, terwijl het aandeel rupsen niet veranderd (stabiel laag).

Een bijkomende verklaring voor de opvallende aantallen gevoerde spinnen is dat zijn een relatief hoog calciumgehalte hebben, hoewel veel lager dan in miljoenpoten en pissebedden (Graveland 1993). Mogelijk worden spinnen vanwege hun calciumgehalte gedurende de totale jongenperiode gevoerd op de Veluwe, naast enkele gevoerde pissebedden en miljoenpoten.

Tussen 1 en 22 mei worden, vrijwel alleen op de Hoge Veluwe, de mooie en soms massieve lentevuurspinnen gevoerd. Soms slechts enkele individuen, maar soms in aanzienlijke aantallen, zoals op 1 mei 2023 op de Pollen waar 17 van de 78 prooien deze spin betroffen (22%) en 7 mei 2022 bij een nest langs de Wildbaanweg waar 26 lentevuurspinnen werden gevoerd (van de 102 prooien, 25%).

Buiten de Hoge Veluwe is slechts één keer een lentevuurspin als prooi waargenomen, en wel op 11 mei 2023 op de Puthei (Planken Wambuis).

3.3.2 Sprinkhanen

Vanaf juni worden sprinkhanen aan de jongen gevoerd op de Veluwe en ook in het Vogelduin, veelal veldsprinkhanen. Blijkbaar zijn ze dan groot genoeg om een interessante prooi te vormen, vergeleken met de kleinere instars eerder in het seizoen. Het percentage sprinkhanen in het dieet op de Veluwe is gemiddeld hoger dan in het Vogelduin. Hoewel ze veel gevoerd worden, bevatten sprinkhanen relatief weinig water, waardoor jongen in de hitte van juli mogelijk minder water binnenkrijgen dan eerder in het seizoen.

Een aparte vermelding verdienen de veldkrekels die regelmatig worden gevoerd op de Hoge Veluwe tussen 7 en 22 mei: tot 11% van de gevoerde prooien bestond uit deze krekels, en ongetwijfeld een hoger percentage van het totaal gevoerde gewicht. Soms werden hele krekels gevoerd, vaker nog alleen abdomens waardoor ze wat makkelijker te verorberen waren voor de nestjongen. Een ideale prooi voor grotere insecteneters als klauwierachtigen.

3.3.3 Kevers

Het aandeel kevers in het dieet was nagenoeg hetzelfde op de Veluwe en in het NHD gedurende 2020-2023, en ook verschilde het stadium van de kevers niet: er werden per locatie relatief evenveel imago's en larven gevoerd (17% van de kevers was larf op de Veluwe, tegen 22% in het NHD; $\chi^2=0.82$, $P=0.36$). In 2020-2021 was het aandeel larven op de Veluwe veel lager dan in het NHD: 4% tegen 22%; in 2023 werden bij enkele nesten veel larvale kniptorren gevoerd (bij drie nesten op de Hoge Veluwe gemiddeld 43%), waardoor het gemiddelde percentage 2020-2023 omhoogging -een aanwijzing dat een studie nooit lang genoeg is.

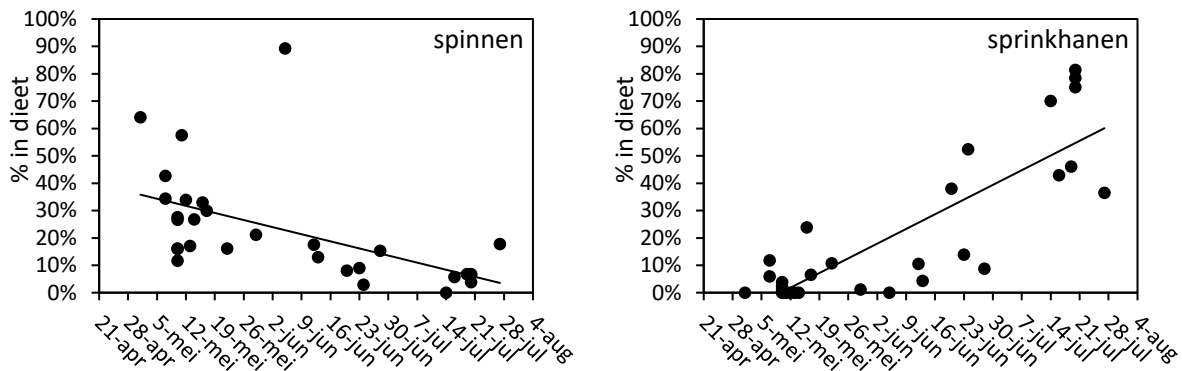
Op de Ginkelse heide werden regelmatig *Phyllobius*-snuitkevers gevoerd; in het Vogelduin worden slechts sporadisch snuitkevers gevoerd (*Philopedon plagiatus*). Later in het seizoen werden soms junikevers (*Amphimallon solstitiale*) gevoerd, zoals 20 exemplaren op 24 juni 2023 op de Puthei (van 172 prooien, 12%) en ook enkele kleine junikevers (*Anomala dubia*).

3.3.4 Vlinders

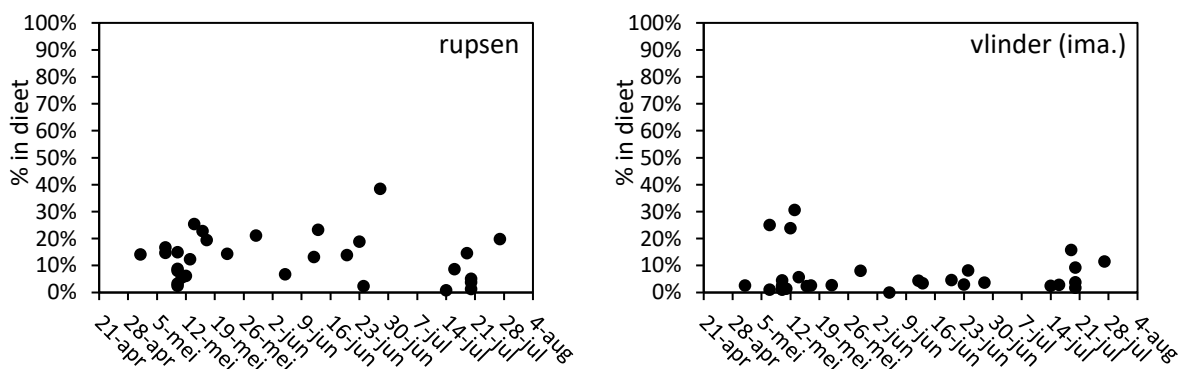
'Vlinders+rupsen' worden op de Veluwe minder vaak worden gevoerd dan in het NHD: $19\pm 11\%$ tegen $43\pm 21\%$ van het totale aantal gevoerde prooien. Niet alleen het aandeel vlinders in het dieet was kleiner, ook de verhouding tussen rups en imago was anders op de Veluwe: rupsen werden ten opzichte van vlinders relatief minder gevoerd dan in het NHD: 35% respectievelijk 93% rupsen ($\chi^2=73.0$, $P<0.0001$), terwijl rupsen een voedselrijke prooi zijn die door veel zangvogels aan hun jongen worden gevoerd. Vlinders op de Veluwe waren meest roodbont heide-uiltjes en (heide)spanners, regelmatig ook de flinke rupsen van nachtpauwogen. Spanners waren gedurende het seizoen overdag in grote aantallen zichtbaar. In het Vogelduin krijgen jongen veelal de vaak grote rupsen van Uiltjes gevoerd.

3.4 Seizoensverschillen in dieet, voerfrequentie en conditie nestjongen

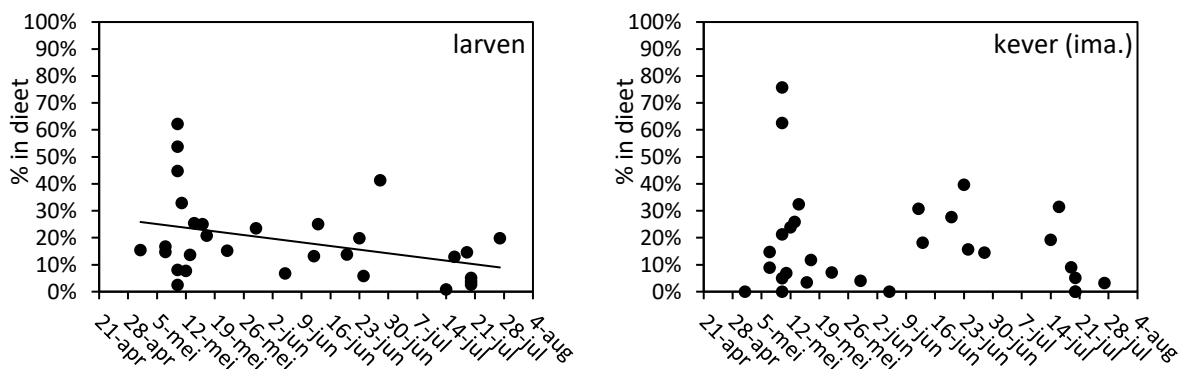
De Veluwse diëten veranderen deels in de loop van het seizoen. Zo neemt het aandeel gevoerde spinnen af en het aandeel sprinkhanen toe, maar het aandeel gevoerde rupsen of kevers verandert niet in de tijd. Het hoge percentage keverlarven rond midden mei heeft betrekking op larvale kniptorren die in 2023 bij enkele nesten werden gevoerd en het hoge percentage kevers rond 10 mei heeft betrekking op massaal gevoerde snuitkevers, waarschijnlijk van het geslacht *Phyllobius*.



Figuur 6. Links. Het percentage spinnen in het numerieke dieet neemt af in de loop van het seizoen ($r = -0.54$, $P = 0.0021$), en het percentage sprinkhanen neemt toe (**rechts**; $r = 0.83$, $P < 0.00001$).

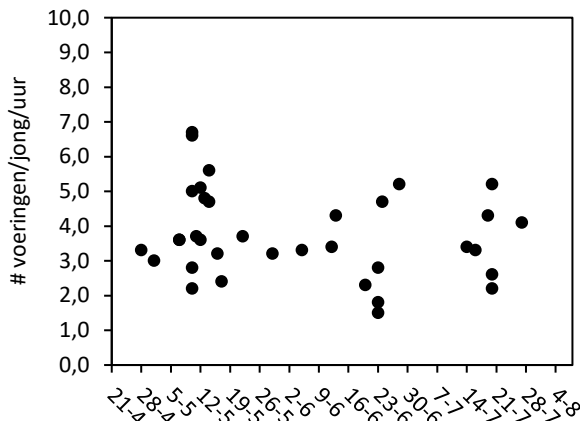


Figuur 7. Links. Het percentage rupsen (gemiddeld $13 \pm 9\%$ per nest; $r = -0.09$, $P = 0.64$) verandert niet in de loop van het seizoen en dat geldt ook voor het percentage vlinders (**rechts**; $6 \pm 8\%$; $r = -0.096$, $p = 0.61$).



Figuur 8. Links. Het percentage larven (rupsen plus met name keverlarven) neemt wat af in het seizoen ($r = -0.37$, $P = 0.045$), maar het percentage kevers verandert niet significant (**rechts**; $17 \pm 18\%$; $r = -0.19$, $P = 0.32$).

Een roodborsttapuit op de Veluwe voert een jong even vaak als in het NHD: gemiddeld 3.7 keer per uur (2020-2023) tegen 3.6 (2019-2021) in het NHD ($U=1320.5$, $P=0.30$), maar noch datum (figuur 9; $F_{1,34}=0.065$, $P=0.80$), noch leeftijd van de jongen ($F_{8,35}=1.02$, $P=0.44$) heeft effect op de voerfrequentie van jonge roodborsttapuiten in het NHD plus de Veluwe.



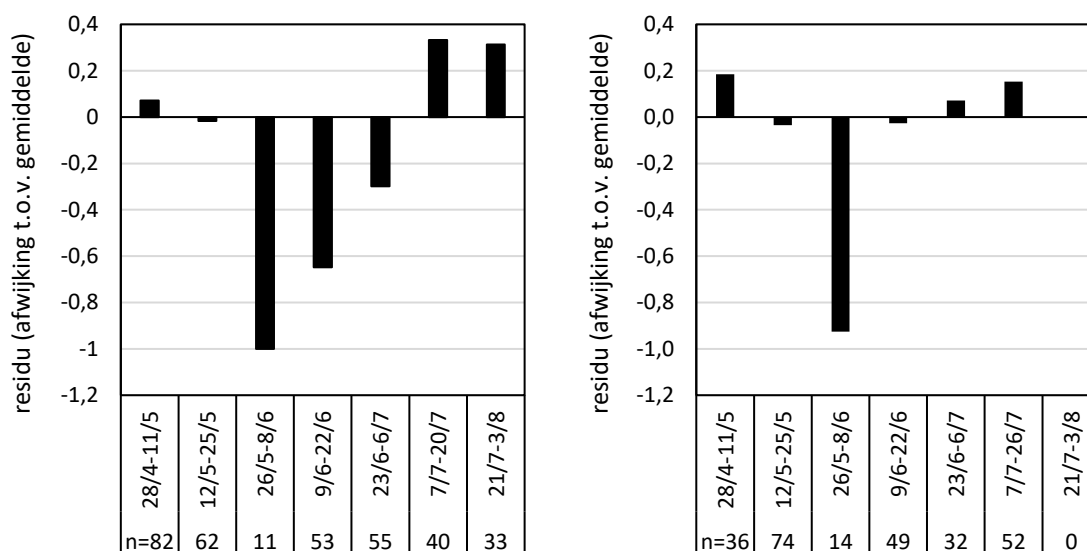
Figuur 9. Het aantal voeringen per jong per uur verandert niet in de loop van het seizoen.

Hoewel de voerfrequentie niet verandert, zien we dat, naast gedeeltelijke veranderingen in het dieet, de lichaamsconditie van de nestjongen wel verandert in de loop van het seizoen, gemeten als afwijkingen ten opzichte van het gemiddelde gewicht van alle jongen. Op de Veluwe (figuur 10 links) is de conditie is (iets boven) gemiddeld tot eind mei, onder gemiddeld vanaf eind mei tot begin juli, en weer boven gemiddeld vanaf begin juli. Ondanks dat jongen even vaak voer krijgen, lukt het ouders niet om hun jongen tussen eind mei en begin juli even zwaar te doen worden als eerder en later in het jaar. Dit kan erop wijzen dat prooien wisselen in kwaliteit (gehalten macro- en micronutriënten). Overigens betekent deze slechte conditie rond juni niet dat jongen sterven in het nest, wel dat ze met een lager gewicht uitvliegen.

De jonge roodborsttapuiten in het NHD (figuur 10 rechts) hebben een meer gelijkmatig gewicht door het seizoen heen, met veelal relatief kleine afwijkingen van de gemiddelde conditie. Toch lijkt het patroon door de oogcharen wel op dat van de Veluwe, maar minder uitgesproken: positieve afwijkingen aan het begin en einde van het seizoen en negatieve in het midden (de opvallende negatieve uitschieter eind mei, begin juni, hoewel gebaseerd op slechts 14 jongen, valt samen met een dieptepunt in de Veluwse nestjongenconditie -dit vraagt om meer te meten jongen). Waarschijnlijk is het aanwezige voedsel in de duinen gelijkmatiger abundant door het seizoen heen en/of van gelijkmatige kwaliteit, vergeleken met het voedsel op de Veluwe.

Gemiddeld over het seizoen zijn jongen op de Veluwe lichter dan in de kalkrijke duinen van het NHD: 14.7 ± 3.3 gram tegen 15.5 ± 2.8 g (linear mixed model met 'jaar' en 'gebied' als factors en 'nest' als random factor, $F_{1,366}=9.52$, $P=0.002$). Gewichten variëren tussen jaren, wat voor de hand ligt omdat de voedselsituatie het ene jaar anders is dan het andere door bijvoorbeeld meer of minder neerslag (jaareffect, $F_{5,261}=3.0$ $P=0.012$), maar het jaareffect is niet specifiek voor een van beide gebieden (de interactie 'gebied*jaar' is niet significant, $F_{2,339}=0.163$, $P=0.85$).

De vleugellengte verschilt niet tussen de gebieden ($F_{1,270}=0.020$, $P=0.89$) en dat is fijn, want dat betekent dat ik niet door toeval vaker oude jongen heb gemeten in de duinen en meer jonge jongen op de Veluwe -dus de leeftijd van de jongen verschilt niet tussen de gebieden. Vleugellengte varieert wel tussen jaren ($F_{5,348}=2.853$, $P=0.015$), zonder gebiedspecifiek te zijn ($F_{2,456}=1.47$, $P=0.23$).



Figuur 10. Links. Gemiddelde afwijking van de gemiddelde conditie bij 336 jonge roodborsttapuiten (eenmalig gemeten in de gegeven periode, vleugel ≥ 35 mm) per twee weken op de ZW-Veluwe (2020-2023). Meetdatum en steekproefgrootte (aantal gemeten jongen) op de horizontale as. **Rechts.** Gemiddelde afwijking van de gemiddelde conditie bij 257 jonge roodborsttapuiten (eenmalig gemeten in de gegeven periode, vleugel ≥ 35 mm) per twee weken in het Vogelduin (2015, 2019-2021). Meetdatum en steekproefgrootte (aantal gemeten jongen) op de horizontale as.

3.5 Foerageerlocaties en -afstanden

Ten slotte was ik benieuwd waar roodborsttapuiten foerageren en hoe ver van hun nest ze dat doen, dus in hoeverre ze gebruik maken van het landschap om het nest heen. Om aan deze nieuwsgierigheid tegemoet te komen heb ik op de Veluwe bij 8 nesten (gemiddeld 65 ± 14 punten per nest) en in het NHD bij 9 nesten (gemiddeld 84 ± 22 punten per nest) foeragerende vrouwtjes gevolgd en om de minuut genoteerd waar ze zich bevond, hetzij op een vooraf uitgeprinte GoogleEarth-kaart, hetzij digitaal.

In de bijlage staan de kaarten met foerageerlocaties (Veluwe): zoals verwacht voor een vogel die op heidevelden broedt werd regelmatig ook op de struikheipercelen gefoerageerd, hoewel niet altijd duidelijk was of daadwerkelijk tussen heidepollen naar voedsel werd gezocht, of op iets grassiger vegetatie. Daarnaast valt op dat vaak langs de dienstwegen en (fiets)paden wordt gefoerageerd (zie foto hieronder), dus op de kort begroeide delen (en dat geldt ook voor het zweefvliegveld op de Ginkelse Hei): vogels posten hier op paaltjes, hogere heistruiken of bramen en duiken op de prooien of rennen, als tapuiten, over de korte vegetatie opzoek naar prooi. Het is de vraag waarom de vogels op deze korte vegetatie foerageren, zeker wanneer het maar om een smalle strook gaat, zoals de berm langs een fietspad. Het kan dat er meer prooien voorkomen, maar het is waarschijnlijker dat prooien er vooral veel bereikbaarder zijn: dit is voor tapuiten in het NHD onderzocht en daar bleken meer insecten voor te komen in de hoger begroeide ('vergraste') terreindelen dan in de vegetatie lager dan 5cm waar tapuiten wel op foerageerden (Van Oosten et al. 2014). Mogelijk verspreiden insecten zicht regelmatig vanuit de hogere vegetatie de lagere vegetatie open worden ze zo beter vangbaar voor insecteneters als tapuit en roodborsttapuit.

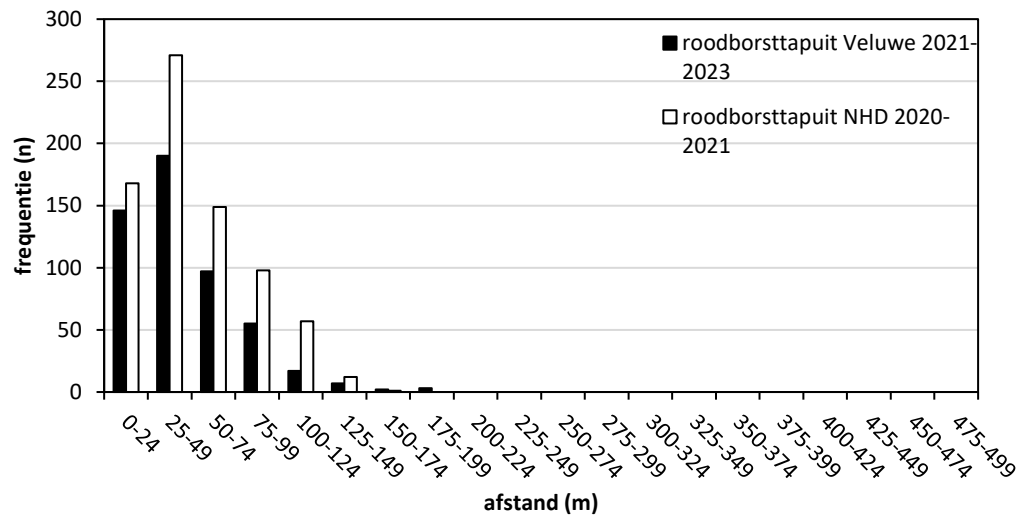
Een punt dat specifiek voor de Veluwe van belang is, is het kalkgehalte van fietspaden. Met afstromend regenwater zal basenrijk materiaal in de bermen belanden, waardoor de verzuring daar veel minder zal zijn dan elders in het heidelandschap, met mogelijk positieve gevolgen voor plantkwaliteit in een zone om het fietspad heen.



Fietspad op de Puthei (19 juli 2023): roodborsttapuiten zoeken regelmatig naar voedsel in de smalle berm. Hier staan veel meer bloeiende composieten dan elders op de hei.

De gemiddelde afstand waarop roodborsttapuiten hun voedsel voor de jongen zoeken verschilt niet tussen de ZW-Veluwe ($36 \pm 26\text{m}$, 95% BI 28-45m) en het NHD ($44 \pm 31\text{m}$, 95% BI 36-55m; linear mixed model met 'territorium' als random factor, $F=1.68$, $P=0.21$). In beide gebieden wordt dichtbij het nest gevoerageerd (figuur 11): 65% van de ingetekende foerageerlocaties bevond zich binnen 50m van het nest en 84% binnen 75 meter.

Het is interessant dat in beide gebieden op even grote afstand van het nest naar voedsel wordt gezocht, omdat we weten dat jongen op de Veluwe lichter zijn dan in het NHD: blijkbaar loont het op de Veluwe niet om verder te vliegen voor eventuele betere prooien. Ik vermoed dat, binnen de uiterste actieradius van roodborsttapuiten, er eenvoudigweg geen betere foerageerplekken zijn, en dat het dus niet heel veel uitmaakt of het dier dichtbij of verder weg van het nest voedsel zoekt. Dit betekent dat de nestplaatskeuze van groot belang is bij roodborsttapuiten.

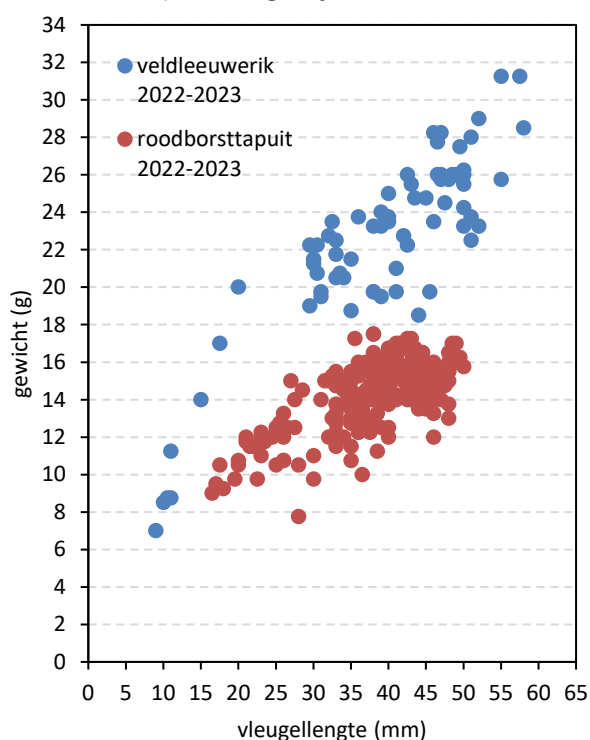


Figuur 11. Op de horizontale as is de afstand tot het nest gegeven in blokjes van 25 meter en op de verticale as de frequentie waarmee een vrouwtje in de verschillende afstand-blokjes voedsel zocht, voor de Veluwe en het NHD.

Kortom, roodborsttapuiten op de Veluwe leggen minder eieren per legsel en jongen vliegen met een lager gewicht uit dan hun soortgenoten in het NHD, hoewel de nestjongen even vaak gevoerd worden en ze even ver van het nest voedsel zoeken. Daarnaast is er een opvallend seizoenseffect op de lichaamsconditie van jongen op de Veluwe: jongen die tussen eind mei-begin juli uitvliegen hebben een slechtere conditie dan jongen die in voor eind mei en na begin juli opgroeien. Roodborsttapuiten foerageren niet alleen tussen de struikhei, maar, wanneer de vliegafstand het toestaat, vooral in korter begroeide delen zoals bermen van (fiets)paden, schapenweiden en anderszins. Een verklaring hiervoor is dat prooien op/in deze korte vegetatie beter toegankelijk en zichtbaarder zijn dan in aangrenzende dichtere en hogere vegetatie. Al met al suggereren de gegevens dat prooiaanbod en/of prooikwaliteit gemiddeld lager is op de Veluwe en ook varieert in de loop van het seizoen, en dat roodborsttapuiten daar fysieke gevolgen van ondervinden, zonder van de honger om te komen. Mogelijk is voedsel niet alleen beperkend voor de conditie van de nestjongen, maar ook voor vrouwtjes, getuige de kleinere legfels. Maar hoe kan het dan dat roodborsttapuiten van een gram of 15 beperkt lijken te worden in hun groei en hun legselgrootte, maar dat evenzeer insectenetende veldleeuweriken van een gram of 30 soms talrijk voorkomen in dezelfde terreinen?

Verkenning broedbiologie veldleeuwerik op de ZW-Veluwe

Tijdens de omzwervingen in 2020-2023 op de hei vlogen regelmatig veldleeuweriken langs met prooien in hun snavels. Dit wekte mijn interesse, omdat ik de indruk had dat ze niet in de directe omgeving van hun nest naar voedsel zochten, zoals roodborsttapuiten dat doen, omdat ze soms talrijk zijn, zoals op de Ginkelse Heide, én omdat de insectivore veldleeuweriken bijna twee keer zo zwaar zijn als roodborsttapuiten (figuur 12) en minstens zo zwaar zijn als tapuiten en van die laatste soort vermoeden we dat voedsel een knelpunt kan zijn op de Veluwe. De vraag is dus hoe het kan dat deze leeuweriken nog zo algemeen kunnen voorkomen ondanks hun grote insectenbehoefte en welke tactieken ze gebruiken om aan hun behoefte te voldoen. Hoe verschillen veldleeuweriken en (roodborst)tapuiten eigenlijk in hun doen en laten op de hei?



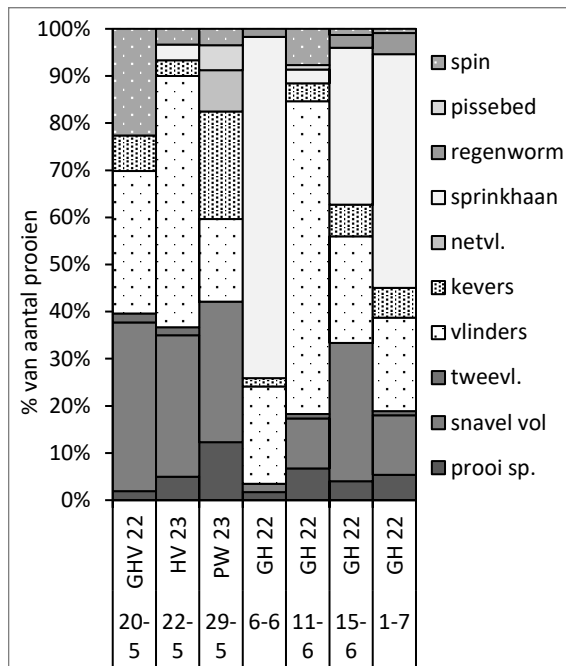
Jonge veldleeuweriken, Hoge Veluwe 22 mei 2023.

Figuur 12. Gewicht als functie van vleugellengte van veldleeuweriken en roodborsttapuiten op de Veluwe. Veldleeuweriken lopen het nest uit rond dag 9-10, maar hun gewichtstoename vlakt nog niet af.

4.1 Dieet nestjongen

Bij zeven nesten heb ik filmopnames gemaakt om een indruk te krijgen van het gevoerde dieet (tussen 20 mei en 1 juli; figuur 13). Vervolgens heb het dit dieet vergeleken met dat van roodborsttapuiten, met de kanttekening dat ik bij roodborsttapuiten alleen nesten heb gebruikt vanaf 20 mei, dus samenvallend met de leeuweriknesten. De relatieve bijdrage van de frequenter gevoerde prooigroepen (gemiddeld $\geq 5\%$ in dieet bij een van beide soorten) verschilt tussen de vogelsoorten (tabel 2; $\chi^2=16.1$, $P=0.013$). Roodborsttapuiten voeren vaker spinnen, sprinkhanen en kevers, terwijl veldleeuweriken meer vlinders (grotendeels rupsen) en 'snavels vol' voeren. Dit laatste wil zeggen dat er meerdere kleinere, niet goed te determineren of te tellen prooien bij elkaar worden gevoerd, zoals graspiepers dat ook vaak doen en (roodborst)tapuiten vrijwel nooit, tenzij er mieren worden gevoerd. Hoewel het aantal gefilmde nesten van leeuweriken klein is en deze gegevens niet meer dan een verkenning vormen, is het opvallend dat de leeuweriken meer rupsen voeren. Daarnaast voeren ze dus vaker veel

(kleine) prooien tegelijk aan. De vraag is waarom roodborsttapuiten niet vaker rupsen voeren, zoals veldleeuweriken en zoals roodborsttapuiten in het NHD.



Tabel 2. Gemiddeld dieet van roodborsttapuit na 20 mei en veldleeuwerik op de ZW-Veluwe.

≥5% numeriek	roodborsttapuit (n=16 nesten)	veldleeuwerik (n=7 nesten)
spinnen	15 ± 21	6 ± 8
sprinkhanen	36 ± 29	23 ± 29
kevers	15 ± 13	7 ± 7
vlinders	19 ± 11	33 ± 19
tweevl.	6 ± 10	1 ± 1
snavel vol	4 ± 12	21 ± 13

Figuur 13. Dieet van veldleeuwerik in 2022-2023, op datum gerangschikt.

4.2 Gewicht, voerfrequentie en huidskleur

Gemiddeld over het seizoen legt een veldleeuwerik 3.5 ± 0.6 eieren ($n=36$ nesten 2020-2023 Veluwe). Als een jong 26 gram weegt rond uitlopen, dan weegt een gemiddeld broedsel $3.5 \text{ jong} \times 26 \text{ g} = 91$ gram. Een broedsel roodborsttapuiten van $5.1 \text{ jong} \times 14.7 \text{ g} = 75$ gram. Veldleeuweriken moeten dus meer voedsel aanbrengen, omdat hun broedsel zwaarder is. En dat moeten ze eens te meer wanneer je bedenkt dat jonge roodborsttapuiten op dag 14 het nest verlaten en jonge veldleeuweriken op ongeveer dag 10. Dus leeuweriken moeten 16 gram meer jong kweken (11.3 g/juv) in een 4 dagen kortere nestperiode. Hoe kan dat? Voeren ze zoveel vaker? Zoals we eerder zagen wordt een jonge roodborsttapuit 3.7 ± 1.3 keer per uur gevoerd op de Veluwe. Tegen mijn verwachting in wordt een jonge veldleeuwerik niet vaker gevoerd dan een jonge roodborsttapuit, namelijk 3.9 ± 0.5 keer per uur, zij het gebaseerd op slechts 7 nesten. Waarschijnlijk is die 3.9 keer per uur ook bij grotere steekproef ongeveer de uitkomst, getuige de 3.4 ± 1.6 keer per uur die Püttmanns *et al.* (2021) vonden bij een onderzoek in Duitsland en 3.1 keer per uur in Groningen (berekend uit Kuiper *et al.* 2013, 2015). In plaats van vaker te voeren dan een roodborsttapuit om meer gewicht op te doen in minder tijd, voert een veldleeuwerik juist ongeveer even vaak.

De meest voor de hand liggende oplossing voor deze paradox (niet meer voeren, wel meer gewicht) is dat veldleeuweriken per voering dusdanig meer prooimassa aanbrengen dat hun jongen toch op gewicht komen. Gezien de 'snavels vol' en de rupsen die regelmatig worden gevoerd zou deze verklaring goed een deel van de oplossing kunnen zijn. Daarnaast is het opvallend dat jonge veldleeuweriken een donkere huid hebben, in tegenstelling tot jonge roodborsttapuiten (en tapuiten en graspiepers), zoals te zien op onderstaande foto's. Jonge koekoeken hebben ook een zwarte huid en het is interessant dat een jonge koekoek in het nest van graspiepers zwaarder wordt dan het hele broedsel graspiepers met evenveel voeringen (Van Oosten 2023). Naast prooigrootte wordt de donkere huid een rol toegedicht: deze absorbeert straling van de zon sterker dan een lichte huid,

waardoor een jonge koekoek minder energie (voedsel) nodig heeft om op temperatuur te blijven. In feite is dit analoog aan reptielen en insecten die op hogere breedten een donkerder kleur hebben dan op lagere breedten, om meer zonlicht te absorberen en, ondanks de lagere omgevingstemperaturen, toch actief te zijn (Stuart-Fox *et al.* 2017). Het is onbekend in welke mate absorptie van zonnestraling de energiebehoefte verkleint, maar mogelijk in niet geringe mate (~40%, Ohmart & Lasiewski 1971). Endothermie, het vermogen van een dier om zichzelf op temperatuur te houden, ontstaat in de loop van het nestjongenstadium en valt vaak samen met een afvlakking van de tot dan toe sterke groei van het jonge dier (Olson 1992, Węgrzyn 2013). Daarnaast laat Węgrzyn (2013) zien dat het begin van endothermie bij jonge zwartkoppen samenvalt met een tot 100% hogere voerfrequentie, een aanwijzing dat endothermie veel energie vraagt. Ook bij jonge aalscholvers zijn de kosten voor thermoregulatie onderzocht: zij blijken tot 38% van hun totale metabole energie te gebruiken om op temperatuur te blijven (Dunn 1976).

Gezien de hoge energetische kosten van thermoregulatie en het gegeven dat een hoge voerfrequentie wordt gekoppeld aan een hoge mate van nestpredatie (Skutch 1949, Martin *et al.* 2000, Eggers *et al.* 2005, Massaro *et al.* 2008), is het geen gekke gedachte dat een donkere huid adaptief is, omdat het de energetische kosten (aanzienlijk) verlaagt, daarmee ook het benodigd aantal voeringen en dus ook de kans op nestpredatie (door bijvoorbeeld torenvalken die vaak biddend boven de hei staan).

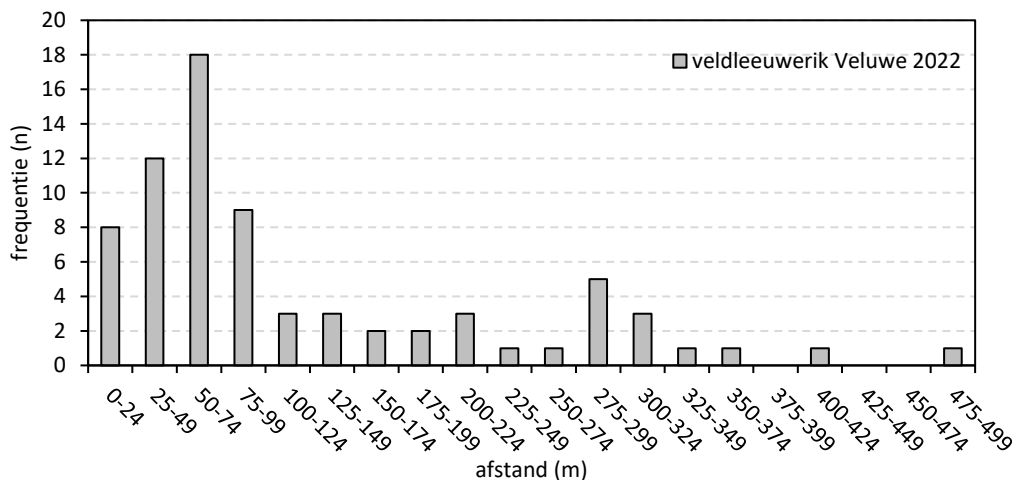


Een enkele dagen oude veldleeuwerik (**links**) heeft een donkere huid, als een jonge koekoek, terwijl de roodborsttapuit (**rechts**) een roze huid heeft.

4.3 Foerageerafstanden

Welk deel elk van bovengenoemde hypothesen de paradox 'groter gewicht maar niet vaker voeren' verklaart is onduidelijk. Voedsel speelt vast een rol, maar het lijkt niet waarschijnlijk dat ze dat alleen in de nabijheid van het nest verzamelen, omdat er voor de veel kleinere roodborsttapuit geen eten in overvloed is, getuige de lagere gewichten van de nestjongen vergeleken met het NHD. Waarschijnlijk zoeken ze hun voedsel ook verder weg, omdat ik regelmatig langs vliegende leeuweriken zag met voer in hun snavel. Hoe ver vliegen ze?

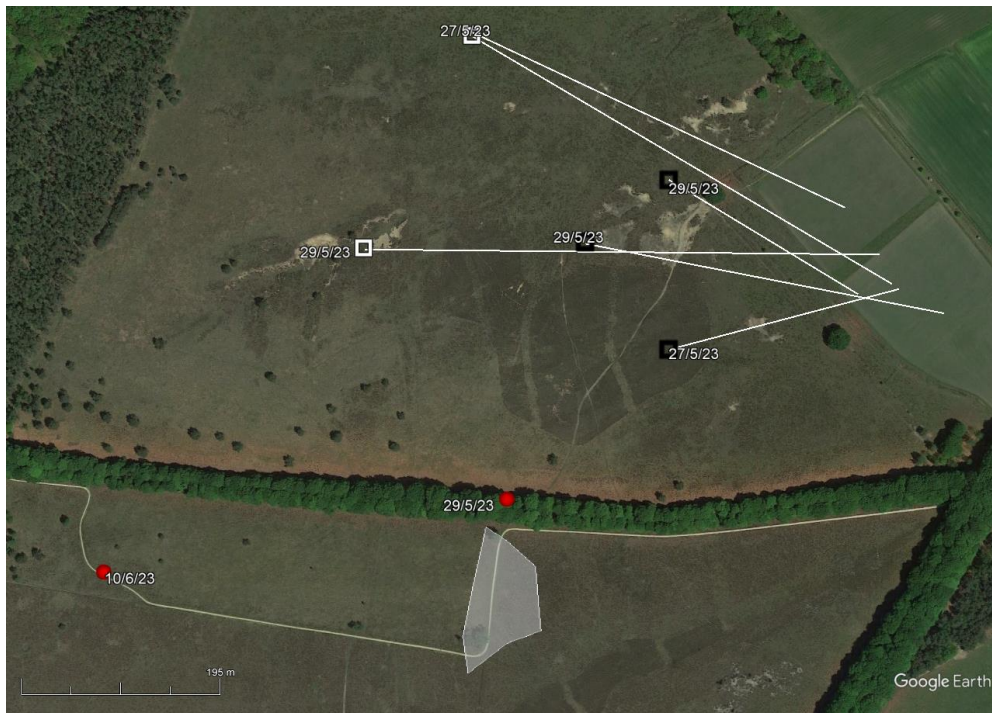
In 2022 heb ik bij 3 nesten in totaal 74 keer een foeragerende leeuwerik ingetekend (figuur 14), waarbij opvalt dat er regelmatig veel verder van het nest naar voedsel wordt gezocht dan bij roodborsttapuiten, tot 495 meter van het nest.



Figuur 14. Gekarteerde voedselvluchten van veldleeuweriken op de Ginkelse Hei in 2022 (n=3 nesten, in totaal 74 vluchten).

In 2023 heb ik me tijdens het kernwerk aan roodborsttapuiten weer gericht op voedselvluchten van veldleeuweriken, deze keer in de zuidoosthoek van de Planken Wambuis. Hier ligt het akkercomplex van Oud-Reemst naast de Oudreemsterhei, beide aan de noordkant van de Nieuwreemsterlaan. Direct ten zuiden van de NRL ligt de Puthei, die in het zuidoosten wordt begrensd door de Oudreemsterlaan. Ten oosten van de ORL ligt, in mijn terminologie, het 'Veld Zuidoost'. Mijn aandacht ging in eerste instantie uit naar de eventuele wisselwerking tussen het akkercomplex en de aangrenzende hei, niet in de laatste plaats omdat heide-akkers als middel worden gezien om het gehele heidelandschap functioneler/intacter te maken wat soortenrijkdom en abundantie betreft.

Op de hei en aan de rand van de akkers heb ik regelmatig gepost om eventuele voedselvluchten van leeuweriken waar te nemen, om vervolgens de afstand te bepalen tussen foerageerplek en plek van het nest. In mei bleken veldleeuweriken van in ieder geval 6 nesten regelmatig (maar niet gekwantificeerd) naar de akkers te vliegen, om vervolgens met een emelt of rups terug te vliegen naar hun nesten. Op figuur 15 staan enkele voedselvluchten van 5 nesten ingetekend, waarbij leeuweriken tot ruim 500 meter vlogen tussen nest en akker. In de figuur staat ook de polygoon van een voedselzoekterritorium van roodborsttapuiten (waarbij de uiterste hoekpunten met elkaar verbonden zijn), om een beter beeld te geven van de afstanden die leeuweriken kunnen vliegen vergeleken met roodborsttapuiten. In tabel 3 staan de afstanden die gevlogen werden tussen hei en de akkers. Opmerkelijk was dat later in het broedseizoen, vanaf ongeveer begin juni, geen voedselvluchten tussen hei en akkers werden waargenomen: waren er geen geschikte prooien meer of waren er op de hei evenveel geschikte prooien, waardoor veldleeuweriken afzagen van de energetisch dure vluchten?

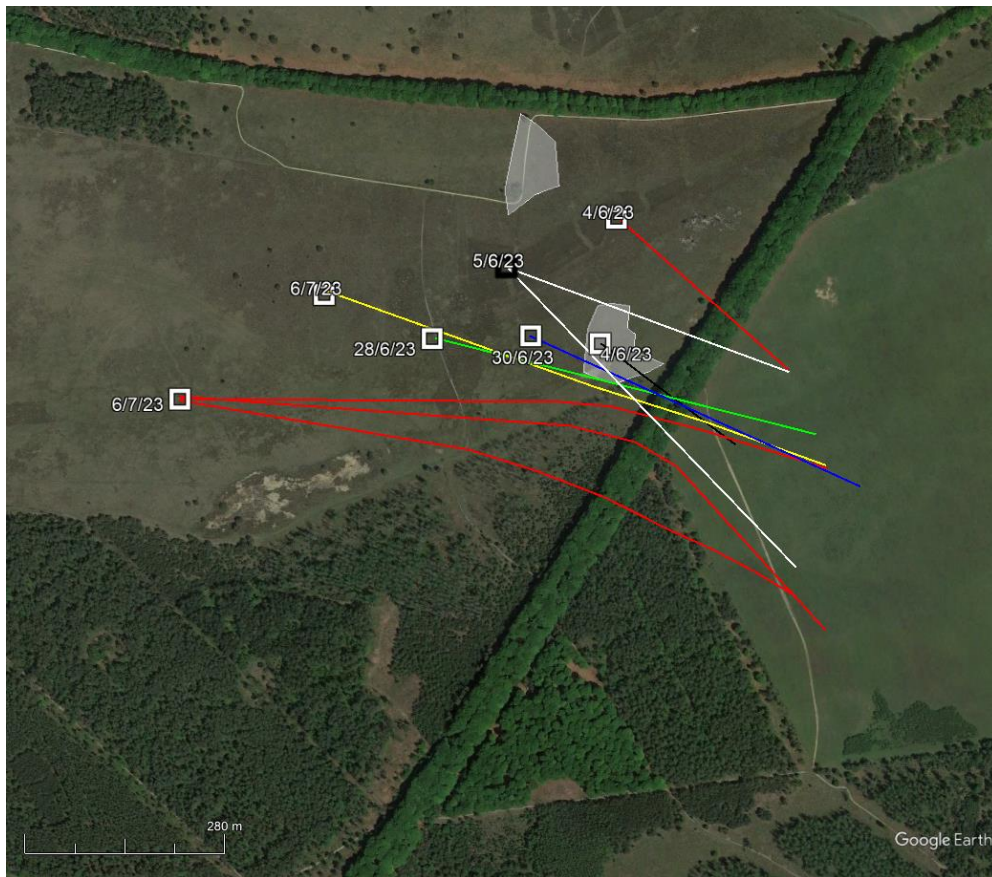


Figuur 15. Voedselvuchten van nestlocaties naar akkers Oud-Reemst. Rode locaties betreffen veldleeuweriken die richting akkers vlogen, gezien vanaf de Puthei, maar waarvan onbekend is of die broedden. De doorzichtige polygoon betreft een voedselterritorium van een roodborsttapuit, weergegeven als een minimum convex polygoon, d.w.z.: de uiterste hoekpunten zijn met elkaar verbonden.

Tabel 3. Overzicht van een aantal voedselvuchten tussen de Oudreemsterhei & O.R.-akkers.

ORH -> akkers	Datum	Afstand (m)
nest 1	27-5-2023	411
		481
nest 2	29-5-2023	218
nest 3	29-5-2023	509
nest 4	29-5-2023	361
nest 5	27-5-2023	231

Vanwege het gebrek aan voedselvuchten bij de akkers heb ik me vanaf begin juni geconcentreerd op de Puthei en haar leeuweriken. Ook hier zag ik voedselvuchten, en wel van leeuweriken die broedden in de hei en foerageerden op het Veld-Zuidoost (figuur 16, met twee voedselzoekterritoria van roodborsttapuiten voor het beeld). Regelmatig, maar niet gekwantificeerd, staken leeuweriken de hoge beuken van de Oudreemsterlaan over om te foerageren op het veld. In tabel 4 staan enkele gemeten afstanden van 7 nesten. De foerageerlocaties op het veld waren vaak laag en ijl begroeid, wat zanderig met muizenoor, dus zeer toegankelijk voor grondfoeragerende veldleeuweriken. Uiteraard vlogen leeuweriken uit met name het oostelijk deel van de Puthei naar het veld, maar ook van westelijker nesten werden pendelaars ingetekend, die tot ruim een kilometer vlogen met hun prooi. Helaas werd deze vogel met prooi door een boomvalk gepakt terwijl ik hem volgde naar het nog te vinden nest!



Figuur 16. Voedselvuchten tussen nesten op de Puthei en het veld ten oosten van de Oudreemsterlaan. De maximale voedselvlucht was ongeveer 1 kilometer. Ter illustratie zijn ook twee voedselterritoria van roodborsttapuiten weergegeven (de doorzichtige polygonen; zie opmerking bij voorgaande figuur).

Tabel 4. Overzicht van een aantal voedselvuchten tussen de Puthei & het veld ten oosten van de Oudreemsterlaan.

Puthei -> veld		
nest1	4-6-2023	212
nest2	5-6-2023	421
		538
nest3	4-6-2023	237
nest4	30-6-2023	511
nest5	28-6-2023	553
nest6	6-7-2023	745
nest7	6-7-2023	918
		920
		1023

Hoewel gebaseerd op een relatief klein aantal nesten, is het wel duidelijk dat veldleeuweriken veel verder willen vliegen om voedsel voor hun nestjongen te vinden dan roodborsttapuiten. Overigens pendelden ook graspiepers met voer tussen het veld en hun nesten op de Puthei (in ieder geval 3 nesten, want weinig aandacht aan geschonken), een soort die ook vaak in hoge dichtheid op heidevelden voorkomt. In hoeverre verre voedselvuchten van leeuweriken frequent voorkomen per nest is niet bekend, maar ik zag per nest zeker een stuk of vijf vluchten voordat ik het nest vond (of probeerde te vinden), dus het zijn geen incidenten. Naast deze verre vluchten werden ook

voedselvluchten op de hei waargenomen, voor de goede orde. Andere onderzoekers vinden ook flinke maximale vliegafstanden bij hun veldleeuweriken (voor zover vermeld naast de veelal vermelde gemiddelde vluchtlengte): 95% van alle voedselvluchten binnen 272 m van het nest (Kuiper *et al.* 2015); 9% van 270 vluchten boven 150 meter met de verste 390 meter (Donald *et al.* 2001), 95% van de vluchten binnen 224 meter, 'boven de 300 m sporadisch, met een maximum 595 m' (Jeromin 2002), tot 320 m (Edwards *et al.* 2001); tot 600 m (Daunicht 1998 *in* Jeromin 2002). De vluchten die ik bij enkele nesten op de Puthei heb verzameld doen hier niet voor onder!

Een logische en, vanuit beheer oogpunt ook belangrijke, vervolgvraag is in hoeverre (tijdelijk) geprefereerde foerageergebieden als de akkers en het veld noodzakelijk zijn voor het voorkomen van veldleeuweriken op de Oudreemsterhei en de Puthei. Foeragerende leeuweriken op de Puthei werden met name opgejaagd/waargenomen op de grassige plekkjes die daar te vinden zijn. In het uiterste geval is de struikhei zelf alleen van belang voor het nest en niet voor de voedselvoorziening. Nu we weten dat leeuweriken ver kunnen vliegen voor hun jongenvoedsel, is het voor een beter begrip goed om dieet en foerageertechniek in meer detail te gaan onderzoeken: welke prooien vangen ze met name op die verre plekken, waar foerageren ze op de hei, hoe frequent vliegen ouders ver?

Door ook naar veldleeuweriken te kijken, op dezelfde wijze als naar roodborsttapuiten, weten we nu dat de keuze voor de exacte broedplek voor roodborsttapuiten veel belangrijker is dan voor leeuweriken, omdat de roodborsttapuiten hun voedsel allemaal dicht bij nest verzamelen -en voedsel moet er dan wel zijn, want vluchten van honderden meters heb ik noch op de Veluwe, noch in het Vogelduin waargenomen. De keuze van de broedlocatie van leeuweriken, wat voedsel betreft, steekt veel minder nauw, omdat ze tot op honderden meters van hun nest naar voedsel zoeken. Hierdoor zijn waarschijnlijk altijd wel optimale prooien vinden. Roodborsttapuiten moeten het maar zien te rooien met de prooien die ze min of meer toevallig dicht bij het nest vinden.



Veldleeuwerik bij nest, net de jongen gevoerd (Puthei, 22 mei 2023).

Betekenis voor tapuiten

In hoeverre kunnen we met de resultaten die voortvloeien uit de roodborsttapuiten en veldleeuweriken studie het niet-voorkomen van tapuiten op de Veluwe begrijpen? Door de achteruitgang van het konijn op de Veluwe eind jaren zeventig (Bijlsma 2004) zal het aantal potentiële broedholten voor tapuiten (ze broeden immers graag in oude konijnenholten) en de geschikte korte vegetatie over grote oppervlaktes zijn afgenomen, waardoor de populatie vermoedelijk versplinterd raakte. Toch moeten er rond 1990 nog honderden paren op de Veluwe gebroed hebben die vervolgens sterk zijn afgenomen, zoals beschreven in Van Oosten 2019. Desalniettemin zijn er ook nu nog terreinen op de Veluwe waar zowel de nestgelegenheid als de vegetatiestructuur prima lijken te zijn en niet anders dan de locatie in het NHD waar (tijdens de studie) nog tapuiten broedden. Het is waarschijnlijk dat additionele factoren, naast nestgelegenheid en vegetatiestructuur, een rol spelen bij het verdwijnen op de Veluwe, waarbij voedselbeschikbaarheid mogelijk van belang is (Van Oosten 2022).

De ecologie van tapuiten verschilt op een aantal manieren van roodborsttapuiten (en veldleeuweriken):

- 1) tapuiten broeden in hollen, waardoor de nesten minder blootstaan aan gevleugelde predatoren (torenavallen, kraaiachtigen) en hun voerfrequentie zal de nestinhoud niet in gevaar brengen: een jonge tapuit wordt 5.1 ± 0.8 keer per uur wordt gevoerd, dus vaker dan de zwaardere veldleeuweriken, en ook vaker dan roodborsttapuiten in het NHD (Van Oosten 2016) en Veluwe (3.7 ± 1.3 ; $U=934.5$, $P=0.019$; tabel 5);
- 2) tapuiten zijn ongeveer 60% zwaarder dan roodborsttapuiten, waardoor ze meer voedsel nodig hebben;
- 3) tapuiten beginnen in het NHD gemiddeld 19 dagen later met de eileg (Van Oosten 2016), waardoor de jongen uitvliegen op het moment dat jonge roodborsttapuiten op de Veluwe een lager dan gemiddeld gewicht hebben (de gemiddelde datum waarop deze tapuiten 10 dagen oud zijn is 4 juni, met als uitersten 14/5 en 20/6).
- 4) tapuiten leggen vaak een succesvol legsel per jaar, terwijl roodborsttapuiten drie succesvolle legsels kunnen volbrengen. Hierdoor zal een populatie tapuiten kwetsbaarder zijn bij een hoge mate van nestpredatie.

Er zijn ook overeenkomsten tussen tapuiten en roodborsttapuiten:

- 1) De legselgrootte van (roodborst)tapuiten verschilt niet sterk, 5.1-5.5 eieren per legsel;
- 2) tapuiten foerageren niet verder van hun nest dan roodborsttapuiten in het NHD, ondanks hun grotere voedselvraag (57 ± 44 m, 95% BI 42-76 m respectievelijk 44 ± 31 m, 95% BI 34-57 m; linear mixed model met 'territorium' als random factor, $F=5.17$, $P=0.24$), ondanks het verschil in lichaamsgrootte. Dit suggereert dat er op 'roodborsttapuit-afstand' van het nest ook voor tapuiten voldoende voedsel te vinden is in het NHD, ondanks dat ze vaker voeren.

Tabel 5. Gemiddelde waarden voor gewicht nestjongen, legselgrootte en voerfrequentie van roodborsttapuit (Veluwe, NHD), tapuit (NHD) en veldleeuwerik (Veluwe).

gemiddelden	rbt VL	rbt NHD	tapuit NHD	veld VL
gewicht	14.7	15.5	24.6	26
legselgrootte	5.1	5.5	5.2	3.7
voerfrequentie	3.7	3.6	5.1	3.9

Los van zijn broeden in hollen, is een tapuit in feite een grote roodborsttapuit wat zijn voedsel­ecologie betreft: de foerage­afstanden zijn niet verschillend, de manier van foerageren komt deels overeen en ook het nestjongendieet is niet bijster anders (Van Oosten 2016). Als de kleine roodborsttapuit op de Veluwe al lichter is en kleinere legsels produceert dan in het kalkrijke NHD, dan zal een tapuit, die ongeveer 60% meer voedsel nodig heeft dan een roodborsttapuit (Van Oosten 2016, 2018) waarschijnlijk grotere problemen ondervinden en zal zijn voorkomen beperkt zijn tot plekken met veel voedsel en daarnaast: een geschikte broedlocatie. Mogelijk is de combinatie van vegetatiestructuur, nestgelegenheid en voldoende voedsel dusdanig schaars op de Veluwe, dat tapuiten geen levensvatbare populaties kunnen vormen. De gedachte dat tapuiten lijden onder voedselgebrek op de Veluwe (Van Oosten 2022) is al met al plausibeler geworden, óók omdat we indicaties hebben dat jonge tapuiten opgroeien in een tijd van het jaar dat jonge roodborsttapuiten een gemiddeld lager gewicht hebben.



Zingende man tapuit boven het Vogelduin – zal dit in de nabije toekomst ook weer op de Veluwe te zien zijn?
Vogelduin, 27 mei 2020.

Insectenbemonsteringen en relatie voorkomen insecteneters en insecten

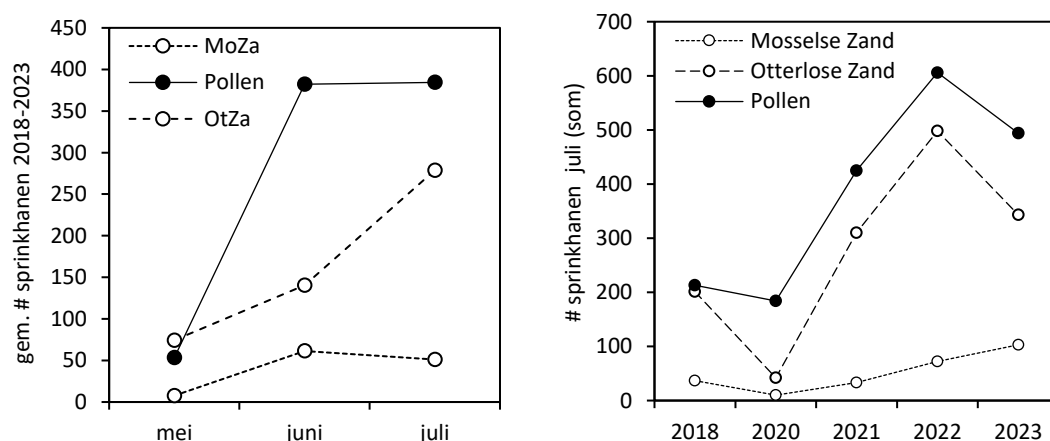
Sinds 2018 worden elk jaar, afgezien van 2019, insecten bemonsterd op dezelfde locaties op de Veluwe (Mosselse Zand, Otterlose Zand, Pollen), met bordvallen en via transecttellingen. In 2019-2021 zijn ook bemonsteringen op dezelfde manier uitgevoerd in het NHD: die zijn besproken in een eerder rapport (Van Oosten 2021) en komen hier niet aan de orde.

6.1 Transecttellingen

Een enkele spin, kever of vlinder daargelaten, werden vooral sprinkhanen geteld tijdens de transecttellingen. Zoals goed naar voren komt uit figuur 17 (links), zijn sprinkhanen vooral in de zomer aanwezig: in mei zijn nauwelijks sprinkhanen geteld, in tegenstelling tot in juni en in juli. In mei zullen sprinkhanen deels 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.

De aantallen sprinkhanen variëren sterk tussen jaren (figuur 17 rechts), waarbij de hoeveelheid neerslag een grote rol zal spelen: het voorjaar en zomer van 2021 bijvoorbeeld 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: MoZa 3.3x hoger, OtZa 7.4x en Pollen 2.3x hoger. Het is opmerkelijk dat de aantallen sprinkhanen op de Pollen en het Otterlose Zand zoveel hoger zijn dan in het Vogelduin (zie Van Oosten 2021).

Ook in 2022 en 2023 waren de aantallen sprinkhanen hoger dan in 2018 en 2020, waarbij opvalt dat de aantallen op beide terreinen op de Hoge Veluwe (Pollen en Otterlose Zand) synchroon lopen, terwijl het Mosselse Zand zowel veel lagere aantallen als een andere aantalsontwikkeling door de jaren heen laat zien. Wat van beide fenomenen de oorzaak is, is volstrekt onduidelijk; waarschijnlijk is het Mosselse Zand nog wat schraler en kariger begroeid dan het toch ook schrale Otterlose Zand, maar of de relatief geringe verschillen in vegetatiebedekking de grote verschillen in aantallen sprinkhanen helemaal verklaart, durf ik niet te zeggen.



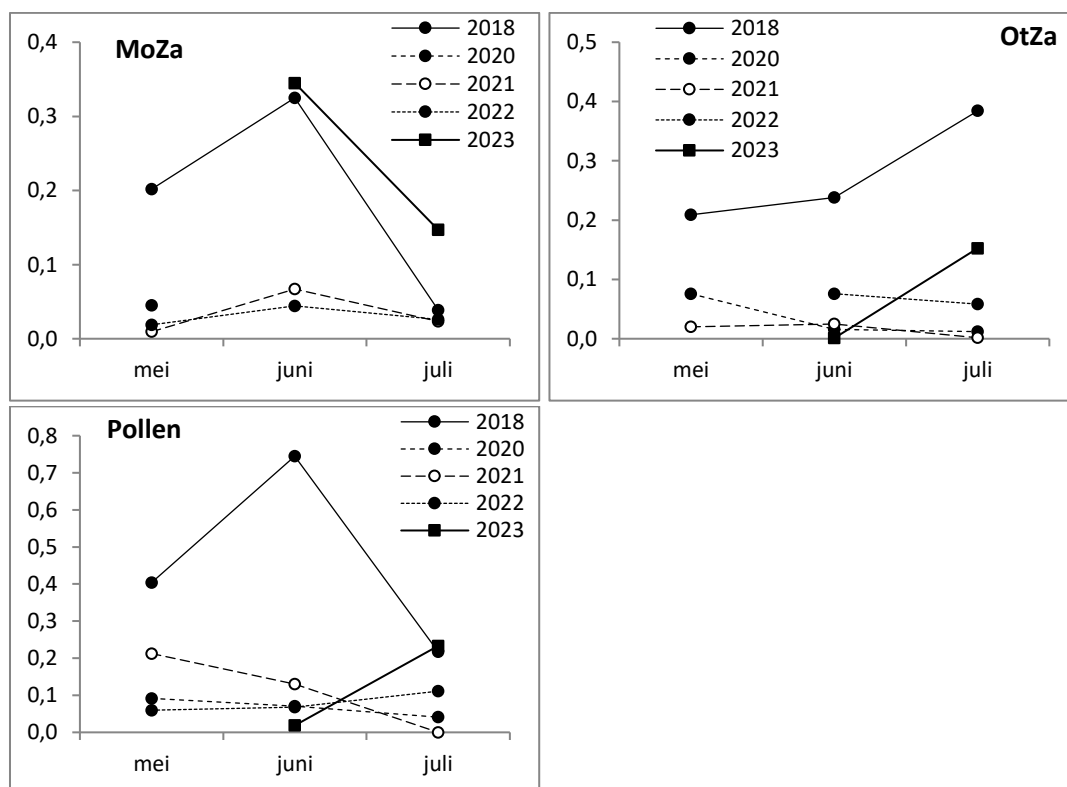
Figuur 17. Links. Sprinkhanen zijn vooral in de zomer aanwezig: in mei zijn nauwelijks sprinkhanen geteld.

Rechts. De aantallen variëren sterk tussen jaren, met een opvallende parallele ontwikkeling op het Otterlose Zand en de Pollen.

6.2 Bordvallen

De in 2018 begonnen bordvalvangsten zijn ook in 2022-2023 voortgezet, als het weer dat toeliet. Soms konden de bemonsteringen niet plaatsvinden omdat de vliegactiviteit van insecten laag was door wind en bewolking, bijvoorbeeld. In dit rapport ga ik in op de drooggewichten per vangst (figuur 18); in een eerder rapport (2020-2021, Van Oosten 2021) worden ook de aantallen per orde beschreven.

Op het Mosselse Zand waren de vangstgewichten in 2023 minstens even hoog als in 2018, terwijl de andere jaren lagere gewichten laten zien (met de kanttekening dat in 2020 na mei niet bemonsterd is). Op het Otterlose Zand zijn de gewichten in 2018 erg hoog, hoewel juli 2023 ook beduidend hoger is dan de andere jaren, en ook op de Pollen staat 2018 bovenaan, hoewel juli 2023 hier ook hoge gewichten laat zien. Er lijkt niet duidelijk sprake te zijn van een seizoenspatroon, hoewel de junigewichten op het Mosselse Zand hoger zijn dan in mei en juli. Op het Otterlose Zand is het patroon minder eenduidig, los van 2018 en 2023, en op de Pollen is de jaarvariatie het sterkst. De hoge aantallen sprinkhanen in 2021-2023 gaan niet samen met hoge bordvalvangsten; mogelijk hebben de met bordvallen bemonsterde insecten een complexere levenswijze, waardoor ze afhankelijk zijn van meer factoren dan sprinkhanen (bv ook de aanwezigheid van bloeiende planten voor voedsel). Bovendien zijn bordvalvangsten gevoelig voor de weersomstandigheden, zoals temperatuur en windsterkte.



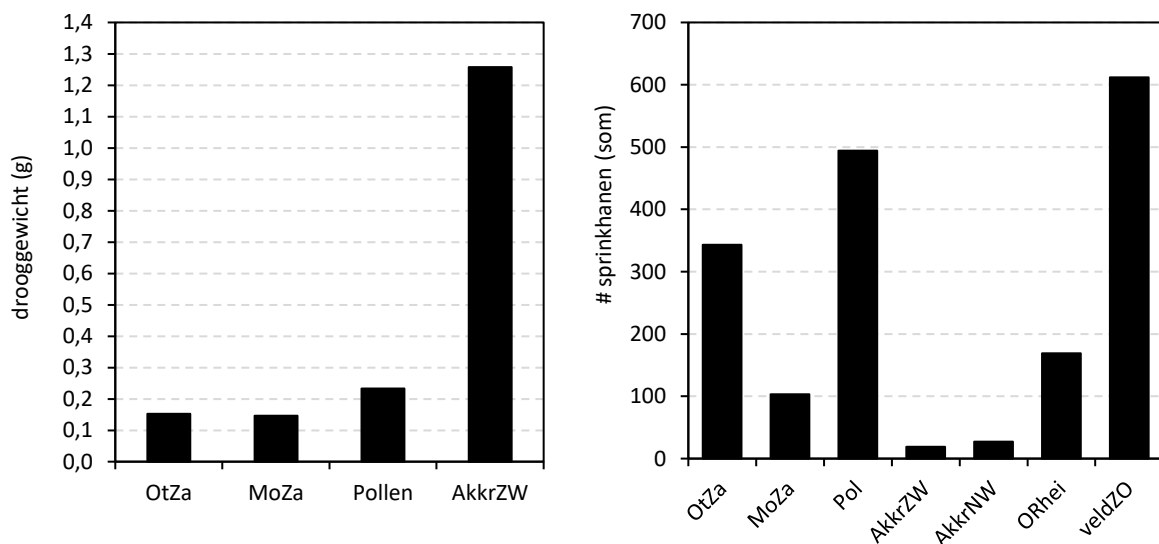
Figuur 18. De bordvaldrooggewichten voor de onderzoeksjaren, uitgesplitst per locatie.

6.3 Bemonstering rijkere plekken: 'vogellocaties'

In juli 2023 zijn ook verkennend insecten bemonsterd buiten de drie sinds 2018 bemonsterde gebieden: op de zuidwestelijke akker van het akkercomplex bij Oud-Reerst met bordvallen. Op de

zuidwestelijke en noordwestelijke akkers, op de aangrenzende Oudreemsterhei en op het 'veld-zuidoost' zijn sprinkhanen geteld. Dat leverde interessante informatie op: hoewel het drooggewicht van de met bordvallen bemonsterde geleedpotigen vijf keer hoger was dan op de Pollen (figuur 19 links), werden er geen foeragerende veldleeuweriken waargenomen op de akker, maar wel in de aangrenzende hei. Echter, sprinkhanen, die veel gegeten worden door veldleeuweriken, waren erg schaars op de akkers, vergeleken met de nabijgelegen Oudreemsterhei en met de andere locaties (figuur 19 rechts: AkkerZW en AkkrNW) -misschien verklaart dat wel waarom leeuweriken absent waren de akkers.

Op het veld aan de zuidoostkant van de Nieuwsreemsterlaan heb ik ook sprinkhanen geteld, omdat veldleeuweriken regelmatig vanaf de Puthei deze laan oversteken om op het veld naar voedsel voor hun jongen te zoeken. Sprinkhanen bleken hier bijzonder talrijk te zijn, vergeleken met de andere terreinen: er werden 3.6 keer zoveel sprinkhanen geteld als in de aangrenzende hei (en ook meer dan op alle andere locaties), die waarschijnlijk ook makkelijker te vangen zijn voor rondlopende veldleeuweriken: het veld is erg open, met ijl niet al te hoog gras begroeid en daarmee toegankelijker dan struikhei (voor een steppesoort als de veldleeuwerik). In hoeverre veldleeuweriken eerder in het broedseizoen ook gebruik maken van dit veld is niet bekend, evenmin als de prooien die ze er weghalen (transport van sprinkhanen is waargenomen, evenals van rupsen of emelten).



Figuur 19 Links. Het drooggewicht van de bordvalvangsten in juli 2023 is het hoogst op de zuidwestelijke akker van het akkercomplex van Oud-Reemst, maar het aantal sprinkhanen (**rechts**) was juist erg laag op de akkers en het hoogst op het 'veld-ZO' (OtZa=Otterlose Zand, MoZa=Mosselse Zand, Pol=Pollen, AkkerZW & AkkrNW=akkercomplex Oud-Reemst, ORhei=Oudreemsterhei, veldZO=veld ten zuidoosten van Oudreemsterlaan).

Beantwoording onderzoeksvragen

Hieronder worden de in paragraaf 1.2 gestelde onderzoeksvragen beantwoord.

- 1. Hoe redt de roodborsttapuit zich in het tapuitenlandschap op de Veluwe qua voedsel?**
- 2. Waarom is de roodborsttapuit nog redelijk algemeen in het tapuitenlandschap op de Veluwe?**
- 3. Hoe redt de roodborsttapuit zich op de Veluwe in vergelijking met het Vogelduin, waar ook tapuit voorkomt?**

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 op de Veluwe (en het NHD). Uit het onderzoek blijkt dat de gewichten van nestjongen veranderen in de loop van het broedseizoen, maar niet dat ouders een toenemende inspanning doen om de jongen in goede conditie te doen uitvliegen: de voerfrequentie verandert niet. Mogelijk wijst dit erop dat de aanwezige insectenbiomassa, al dan niet in combinatie met de kwaliteit van de beschikbare prooien (bijvoorbeeld eiwitgehalte) een dusdanige dip kent in het broedseizoen dat oudervogels niet vaker voeren omdat dat ten koste kan gaan van hun eigen lichaamsconditie (en de kans op een tweede of derde nest). Toch leiden de lagere gewichten niet tot verhongering in het nest: verhongerde jongen zijn niet aangetroffen. Wel kunnen lagere uitvlieggewichten leiden tot een lagere overleving tot het volgende jaar, waardoor de populatie langzamer groeit/kwetsbaarder is dan in meer gebufferde ecosystemen, zoals kalkrijke duinen.

Op de Veluwe is de legselgrootte kleiner en zijn de nestjongen lichter van gewicht dan in het NHD, en het ligt voor de hand dat voedsel hier een sturende rol bij heeft: blijkbaar is er op de Veluwe minder voedsel dan in het NHD. Vermoedelijk is er over grote oppervlaktes een lagere dichtheid aan prooien, omdat zowel de afstand waarop oudervogels het voer zoeken, als de voerfrequentie niet verschilt tussen de Veluwe en het NHD: het loont niet om wat verder te vliegen, omdat er toch geen betere prooien zijn -binnen de vliegmarginen van een roodborsttapuit. Vaker voeren kan blijkbaar ook niet: misschien lijden de oudervogels zelf onder een hogere voerfrequentie?

Het is nog de vraag in welke dichtheden prooien die voorkomen. Voor nu is het opvallend dat rupsen veel minder gevoerd worden dan in het NHD en dit past in de vaststelling dat vlinders afnemen (Van Strien et al. 2019), ook door de abundante stikstof en oplopende N:P-verhoudingen in vegetatie, met name in voedselarme terreinen zoals heidevelden (Vogels 2017). Het is van belang te beseffen dat we niet weten welk deel van de aanwezige prooi-biomassa 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 NHD meer speling mogelijk dan op de Veluwe en leven roodborsttapuiten op de hei lokaal op de rand van het mogelijke, geholpen door hun lage gewichten en dito voedselvraag. Indien een roodborsttapuit een

paar gram zwaarder zou zijn geweest en dus meer voedsel nodig zou hebben, zou het de vraag zijn of de soort het in levensvatbare populaties kan bolwerken. In feite is deze soort er natuurlijk: de tapuit.

4. Wat kunnen we van bovenstaande vragen leren voor herstel voor de tapuit?

Op de Veluwe komen geen populaties broedende tapuiten meer voor (Van Oosten 2019) en hervestiging is geen eenvoudige zaak, omdat de resterende Nederlandse populaties sterk plaatstrouw zijn (Van Oosten et al. 2015, 2016). Desalniettemin worden soms nog solitaire mannetjes gemeld, al dan niet zingend (zoals april-juni 2019 op de Pollen (Sierdsema & Vogel 2020), en op 8 juli 2021 rond nestkasten aldaar; eigen waarneming), dus er is altijd hoop.

Grootschalig ongeschikt raken van habitat door verdwijnen van konijnen (Bijlsma 2004) eind jaren zeventig en vergrassing vanaf begin jaren tachtig heeft de tapuit geen goed gedaan. Toch zijn er nog geschikt-lijkende terreinen en omdat er nog locaties zijn met zowel een gunstige vegetatiestructuur als nestgelegenheid, moet de beheeraandacht niet alleen uitgaan naar habitatstructuurherstel (=meer stuifzand, dat enkele jaren later weer volstaat met zeeën van jonge grove dennen, tot groot genoeg van kneuen die hun nesten maken in deze dennen, zoals op de Planken Wambuis). Of nestpredatie een grote rol heeft gespeeld bij het verdwijnen van de Veluwe tapuit is onbekend: roodborsttapuiten, die uiteraard op een heel andere manier nestelen dan tapuiten (in het open in plaats van in een hol), kennen een prima nestsucces op de Veluwe, minstens zo hoog als in het NHD (waar ten tijde van de studie nog tapuiten voorkwamen). Gezien de vaststelling in deze studie dat de 40% lichtere roodborsttapuit kleinere legsels produceert, jongen lichter van gewicht doet uitvliegen en jongen van een laag gewicht in het nest heeft in de tijd dat tapuiten ook jongen zouden hebben, is het plausibel te veronderstellen dat voedselabundantie en/of voedselkwaliteit een belangrijke rol speelt bij het verdwijnen van de tapuiten die overbleven na habitatverslechtering.

Herstelmaatregelen die snel succesvol zijn, zijn momenteel niet te treffen bij gebrek aan tapuiten en de penibele situatie waarin de soort zich in Nederland bevindt. Het zou goed om achteruitgaande soorten in een veel eerder stadium te bestuderen, zodat er nog kans is op aanslaande maatregelen.

Dit gesomber ten spijt: de roodborsttapuit leert ons dat er iets mis is met het voedselaanbod op de Zuidwest-Veluwe (althans, vergeleken met het NHD), en dat dat voor wat zwaardere vogels als de tapuit nu een knelpunt kan zijn, wanneer deze vogels niet zoals veldleeuweriken geneigd zijn tot een kilometer te willen vliegen om voedsel voor hun jongen te halen! Het is dus van belang om de voedselaanbodkant te verbeteren, *gedurende het hele seizoen* (veldleeuweriken gebruikten de akkers van Oud-Reemst niet in juni-juli, alleen daarvoor), en de bereikbaarheid van het voedsel ook niet te vergeten voor grondfoeragerende vogels als tapuiten. Graaf nestkasten in bij die terreinen, een kleine moeite.

5. Wat is het verschil in insectenpopulatie tussen rijkere delen van het heidelandschap en armere delen?

Het blijkt dat 'rijke delen' een lastig begrip is, zeker door de ogen van insecteneters, en afhangt van prooifenologie, de manier van bemonsteren, prooikeuze en tijd van het seizoen. Eind mei bleken veldleeuweriken tot in ieder geval 500 meter te vliegen om te kunnen foerageren op de akkers van Oud-Reemst, vermoedelijk op ondergrondse emelten. Omdat ze ondergronds zitten, zouden ze niet met bordvallen worden bemonsterd, en ook niet worden geteld op transecttellingen noch gevangen met slagnetten. Het is zeer de vraag of de leeuweriken bij gebrek aan emelten op de akkers hadden

gefoerageerd, en vanaf juni deden ze dat ook niet of nauwelijks meer (in 2023). Toch werd het hoogste drooggewicht van alle bordvalvangsten op die akkers vastgesteld, in juli 2023. Blijkbaar zijn de toen gevangen geleedpotigen zonder waarde voor leeuweriken, omdat in die tijd veel sprinkhanen worden gevangen -en die waren juist uitermate schaars op de akkers!

Kortom, de aantrekkelijkheid van terreinen voor insecteneters is niet eenvoudig af te leiden uit massa of aantallen van insecten; het gaat erom te weten wat voor prooien worden gegeten in welke tijd van het jaar, en in welke aantallen die prooien voorkomen. Los van aantallen is het ook van belang dat prooien vangbaar zijn: de hoeveelheid tijd die het kost een prooi te vangen is van groot belang. Hierdoor zal een insectenrijk maar slecht toegankelijk perceel minder aantrekkelijk zijn voor insectivoren dan een voedselarmer maar zeer toegankelijk perceel. Om de effectiviteit of het belang van rijkere delen van de heidelandschap voor insecteneters te bepalen is het goed om als eerste stap naar de vogels te kijken: wanneer eten ze wat en waar doen ze dat? Met die kennis kunnen vervolgens geleedpotigen worden bemonsterd in die percelen en andere percelen, om een beeld te krijgen van de voedselabundantie (los van de voedselbereikbaarheid, nogmaals).

Een intrigerende vraag is in hoeverre veldleeuweriken (in aantal) op heidevelden kunnen voorkomen wanneer er geen voedselrijkere plekken binnen vliegafstand liggen. Uiteraard wordt ook op de heide zelf gefoerageerd, en ik vermoed in de wat grassiger plekjes die her en der in de Puthei voorkomen, dus veldleeuweriken zullen niet helemaal afhankelijk zijn van terreinen buiten de hei, maar mogelijk worden de broedaantallen wel beïnvloed door nabijgelegen voedselrijke bronnen. Voer voor verder onderzoek, kortom.

Dat de nog zwaardere veldleeuweriken nog wel voorkomen op de Veluwe, en talrijk kunnen zijn, heeft misschien met name te maken met hun mogelijkheid tot lange voedselvluchten, waardoor veraf gelegen of verspreid voorkomende voedselbronnen benut kunnen worden, hun wijd verspreid voorkomende nestvegetatie, een donkere huid waardoor voerfrequentie relatief laag is (en dus nestpredatie niet nog meer nesten doet sneuvelen) en de productie van meerdere legsels per jaar.

6. Wat kunnen we van bovenstaande vraag leren voor maatregelen die ingaan op het toevoegen van rijkere delen aan het heidelandschap?

Ik denk dat het van belang is om te beseffen dat niet alleen voedselabundantie bepaalt of een terrein deel 'rijk' is. Het lijkt me dat, uit een insecteneters oogpunt, het minstens zo relevant is of een vogel op een bepaalde plaats voedsel zoekt: in een kort begraasde schapenkraal of berm van een fietspad zijn prooien misschien niet meer of minder algemeen, maar ze zijn daar wel veel bereikbaarder voor de insecteneter, veel zichtbaarder, door de lage vegetatie. Laag begroeide oppervlaktes in een heidelandschap hebben absoluut hun waarde, zeker wanneer ze licht bemest worden door hetzij overnachtende schapen, hetzij opgebrachte stalmest of wanneer ze blootstaan aan inspoelende bufferend materiaal, zoals bermen van fietspaden. Kortbegraasde half-natuurlijke vegetaties zijn vrijwel verdwenen uit het heidelandschap door afname van het potstalsysteem (schapen) en verdwijnen van het konijn, terwijl voor vogels die op de grond hun voedsel zoeken, toegankelijkheid van de vegetatie vaak veel belangrijker is dan prooi-abundantie (Atkinson et al. 2005, Vandenbergh et al. 2009, Van Oosten et al. 2014).

Akkers, zoals die bij Oud-Reemst, blijken ook hun waarde te hebben voor veldleeuweriken die op de aangrenzende hei broeden, in 2023 in ieder geval tot eind mei, dus tijdens de eerste legsels. In hoeverre akkers door deels andere teelt/aanleg van een kleinschalige permanente grasmat ook gedurende de rest van het broedseizoen interessant kunnen zijn voor insecteneters, is het onderzoeken waard.

Mogelijke vervolgstappen

Naar aanleiding van deze studie stel ik de volgende vervolgstappen voor om de relaties tussen insecteneters, landschap en insecten beter te begrijpen.

1. Intensiveren onderzoek veldleeuweriken in relatie tot rijkere delen van het heidelandschap: welke insecten worden daar gevangen, seizoenspatronen, frequentie verre vluchten, legselgrootte door seizoen heen (veel referentiemateriaal in literatuur) => belang van rijke delen.
2. Tegelijkertijd ook op zelfde wijze graspiepers onder de loep leggen: deze pendelen ook tussen nest in hei – rijker deel, maar omdat ze veel lichter zijn dan veldleeuweriken geeft een vergelijking een goed idee van de noodzaak tot het maken van verre vluchten. Deze soort voert ook vaak 'snavels vol', net als veldleeuweriken => belang van rijke delen.
3. Dieetonderzoek tapuiten en roodborsttapuiten laatste binnenlandse populatie in het NP Drents-Friese Wold: prooi keuze, voerfrequentie, foerageerafstanden => soortherstelprogramma-soort
4. Voortzetten monitoren tapuitennestkasten => soortherstelprogramma-soort
5. Voortzetten sprinkhaantellingen => begrip ontwikkelingen herbivore insecten.

Literatuur

- Atkinson P., Fuller R., Vickery J., Conway G., Tallowin J., Smith R., Haysom K., Ings T., Asteraki E. & Brown V. 2005. Influence of agricultural management, sward structure and food resources on grassland field use by birds in lowland England. *Journal of Applied Ecology* 42: 932–942.
- Bijlsma R.G. 1978. De reproductie-kapaciteit van de Roodborsttapuit *Saxicola torquata*. *Veldornithologisch Tijdschrift* 1: 126-135.
- Bijlsma R.G. 2004. Long-term population trends of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on Pleistocene sands in the central and northern Netherlands. *Lutra* 47: 3-20.
- Bobbink R., H. Bergsma, J. den Ouden & M. Weijters 2017. Na het zuur geen zoet? Bodemverzuring in droog zandlandschap blijvend probleem. *Landschap* 34: 60-69.
- Daunicht W.D. 1998. Zum Einfluss der Feinstruktur in der Vegetation auf die Habitatwahl, Habitatnutzung, Siedlungsdichte und Populationsdynamik von Feldlerchen (*Alauda arvensis*) in großparzelligem Ackerland. Inauguraldissertation, Universität Bern.
- Donald P.F., L.B. Muirhead, D.L. Buckingham, A.D. Evans, W.B. Kirby & D.J. Gruar 2001. Body condition, growth rates and diet of Skylark *Alauda arvensis* nestlings on lowland farmland. *Ibis* 143: 658-669.
- Dunn E.H. 1976. Development of endothermy and existence energy expenditure in nestling double-crested cormorants. *Condor* 78: 350–356.
- Edwards P.J., S.I.A. Schmitt, T. Jenner, J. Cracknell & C.J. Everett 2001. Research into the value of field margins for skylarks *Alauda arvensis*. In: P.F. Donald & J.A. Vickery (eds), *The ecology and conservation of skylarks Alauda arvensis*, p. 203-07. RSPB, Sandy.
- Eggers S., M. Griesser & J. Ekman 2005. Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian jay *Perisoreus infaustus*. *Behavioral Ecology* 16: 309–315.
- Flinks H. & F. Pfeifer 1988. Einfluß des Nestlingsalters auf die Nahrungszusammensetzung nestjunger Schwarzkehlchen (*Saxicola torquata*). *Journal für Ornithologie* 129: 317-324.
- Graveland J. 1993, Verzuring, kalkgebrek en problemen bij de eichaalvorming bij vogels in de Nederlandse bossen. Rapport Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek, Heteren.
- Jeromin K. 2002. Zur Ernährungsökologie der Feldlerche (*Alauda arvensis* L. 1758) in der Reproduktionsphase. Proefschrift, Christian-Albrechts-Universität, Kiel.
- Klomp H. 1970. The Determination of Clutch-Size in Birds: a Review. *Ardea* 55: 1-124.
- 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.

Kuiper M.W., H.J. Ottens, L. Cenin, A.P. Schaffers, J. van Ruijven, B.J. Koks, F. Berendse & G.R. de Snoo 2013. Field margins as foraging habitat for skylarks (*Alauda arvensis*) in the breeding season. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 170: 10-15.

Kuiper, M.W., H.J. Ottens, J. van Ruijven, B.J. Koks, G.R. de Snoo & F. Berendse 2015. Effects of breeding habitat and field margins on the reproductive performance of Skylarks (*Alauda arvensis*) on intensive farmland. *Journal of Ornithology* 156: 557-568.

Martin T.E., Scott J. & C. Menge 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest sites and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267: 2287-2293.

Massaro M., A. Starling-Windhof, J.V. Briskie & T.E. Martin 2008. Introduced mammalian predators induce adaptive shifts in parental behaviour in an endemic New Zealand bird. *PLoS One* 3: e2331.

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.

Nijssen M., R. Versluijs, L. van den Bremer & H. Sierdsema 2019. Soortenherstelprogramma beheerplan Natura 2000 Veluwe: Ecologisch profiel en analyse knelpunten vogelsoorten. Sovon-rapport 2019/76. Stichting Bargerveen & Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

Ohmart R.D. & Lasiewski R.C. 1971. Roadrunners: energy conservation by hypothermia and absorption of sunlight. *Science* 172: 67-69.

Olson J.M. 1992. Growth, the development of endothermy, and the allocation of energy in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) during the nestling period. *Physiological Zoology* 65: 124-152.

Perrins C.M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the great tit, *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 34: 601-647.

Vandenberghe C., Prior G., Littlewood N.A., Brooker R. & Pakeman R. 2009. Influence of livestock grazing on meadow pipit foraging behaviour in upland grassland. *Basic and Applied Ecology* 10: 662-670.

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. 2016. Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands. *Ardea* 104: 199-212.

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

Van Oosten H. 2019. Gelderse tapuiten, een zwanenzang. *De Levende Natuur* 120: 200-205.

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

Van Oosten H. 2022. Lijden (roodborst) tapuiten op de Veluwe onder insectenafname? De Levende Natuur 123: 86-91.

Van Oosten H.H. 2023. Food provisioning and body mass of nestling Meadow Pipits and Cuckoos. Ardea 111: 443-449.

Püttmanns M., L. Böttges, T. Filla, F. Lehmann, A.S. Martens, F. Siegel, A. Sippel, M. von Bassi, N. Balkenhol, M. Waltert & E. Gottschalk 2022. Habitat use and foraging parameters of breeding Skylarks indicate no seasonal decrease in food availability in heterogeneous farmland. Ecology and Evolution 12: e8461.

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.

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.

Sierdsema H. & R. Vogel 2020. Ontwikkelingen van broedvogels in het Nationale Park De Hoge Veluwe. Sovon-rapport 2020/02. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

Skutch A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? Ibis 91: 430-455.

Stuart-Fox D., E. Newton & S. Clusella-Trullas 2017. Thermal consequences of colour and near-infrared reflectance. Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B 372: 20160345.

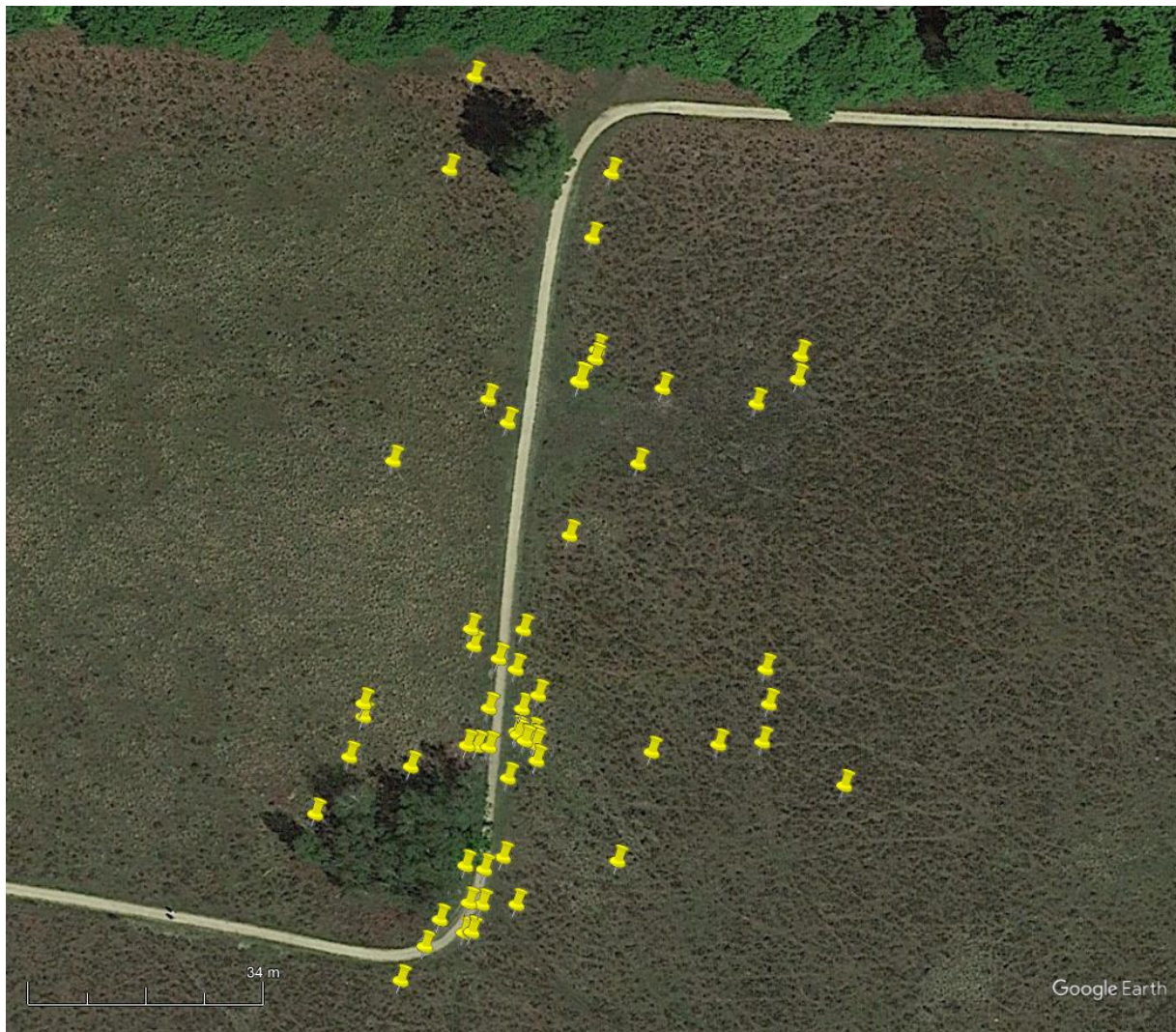
Ulrich B. 1981. Ökologische Gruppierung von Böden nach ihrem chemischen Bodenzustand. Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde 144: 289-305.

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 363: 399-410.

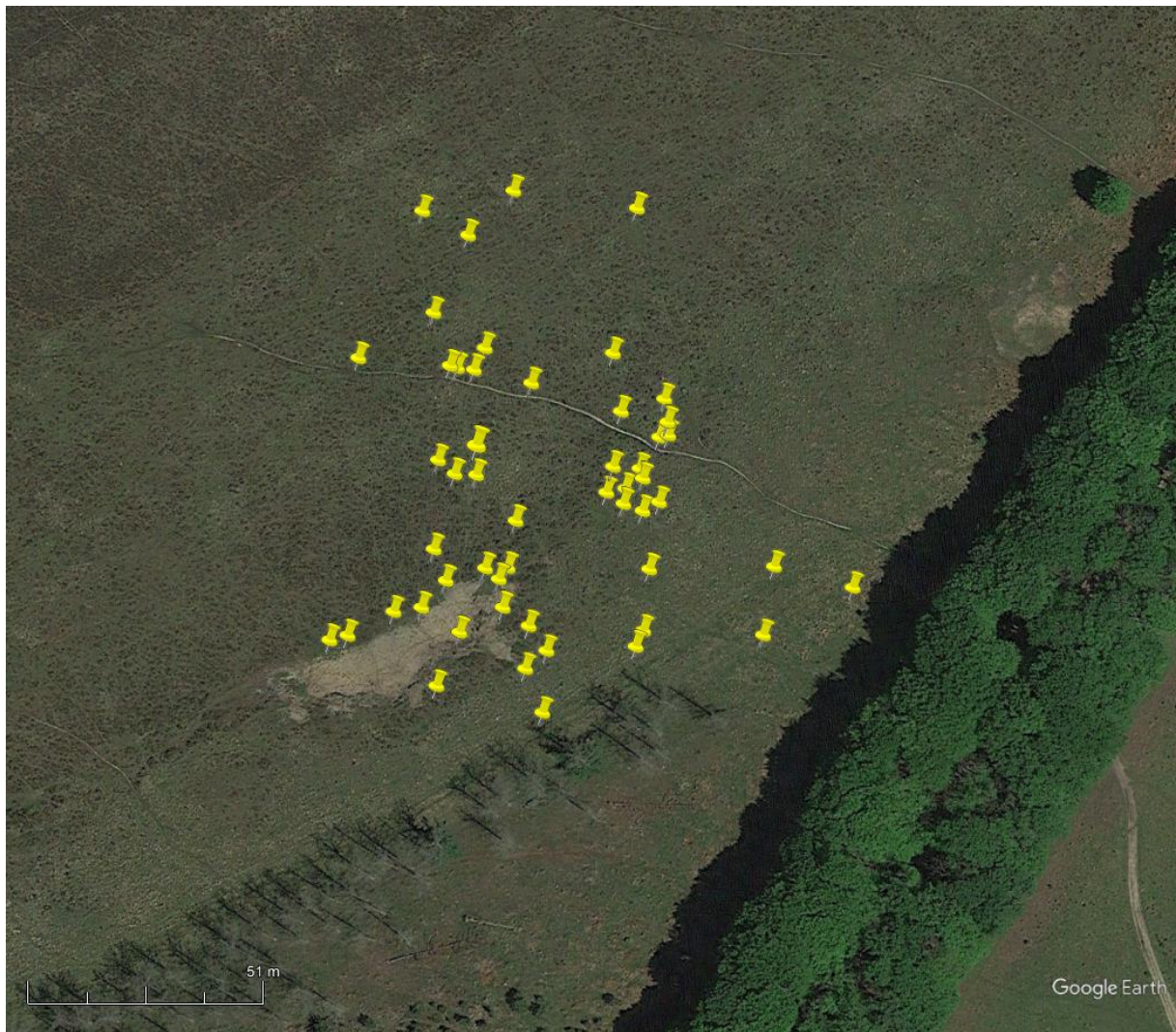
Vogels J.J., W.C.E.P. Verberk, L.P.M. Lamers & H. Siepel 2017. Can changes in soil biochemistry and plant stoichiometry explain loss of animal diversity of heathlands? Biological Conservation 212: 432-447.

Węgrzyn E. 2013. Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation. Journal of Avian Biology 44: 383-389.

Bijlage 1. Voedselterritoria



Berkenbocht.2, 24 juni 2023. Veel foerageerlocaties liggen in de berm van het fietspad.



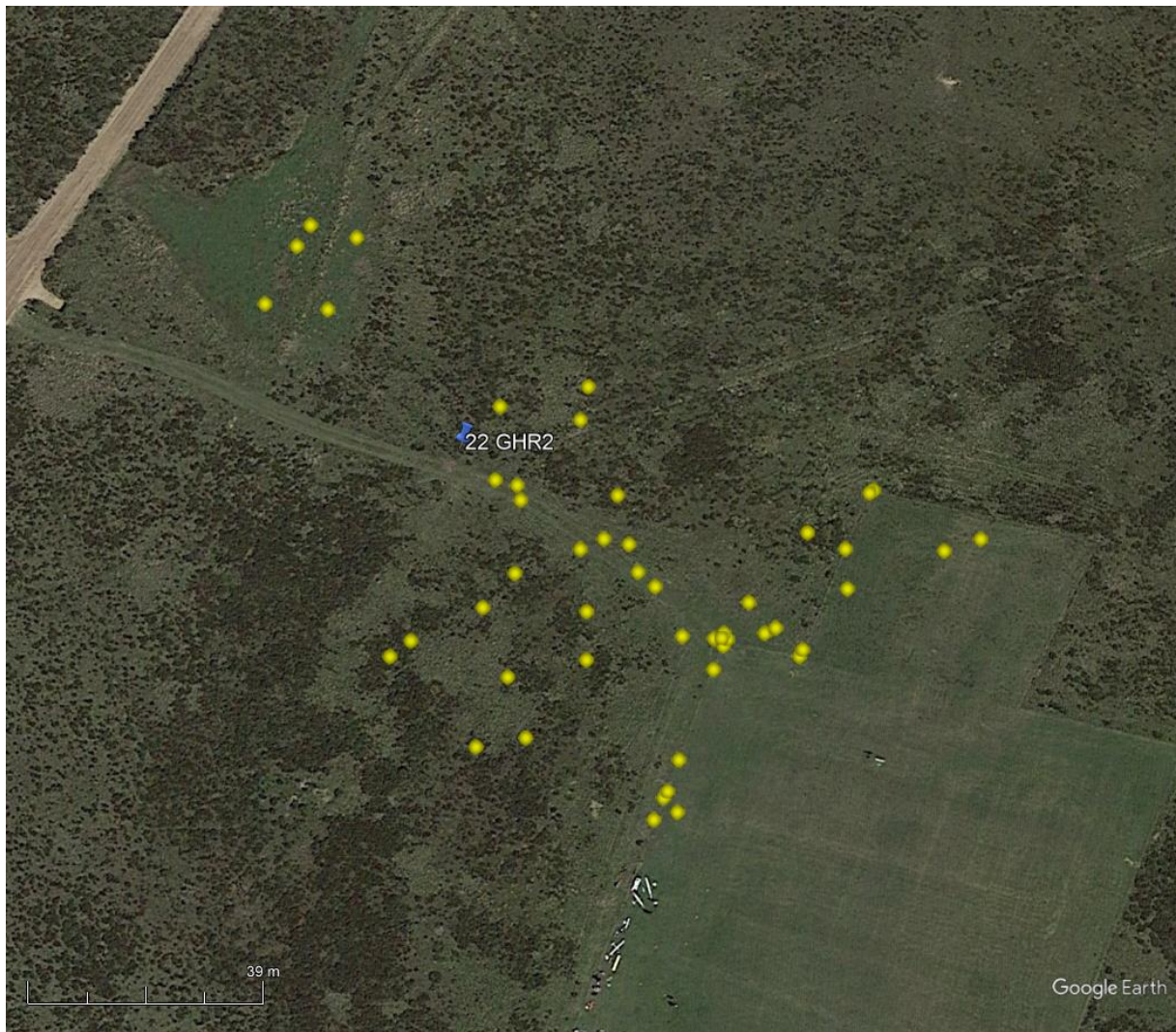
Oostelijke Zandkuil. Hier werd afwisselend op de hei gefoerageerd, langs de randen van de stuifkuil, langs het veepad en bovenop het plateau, tussen zandkuil en stervende larixen, waar de vegetatie korter was.



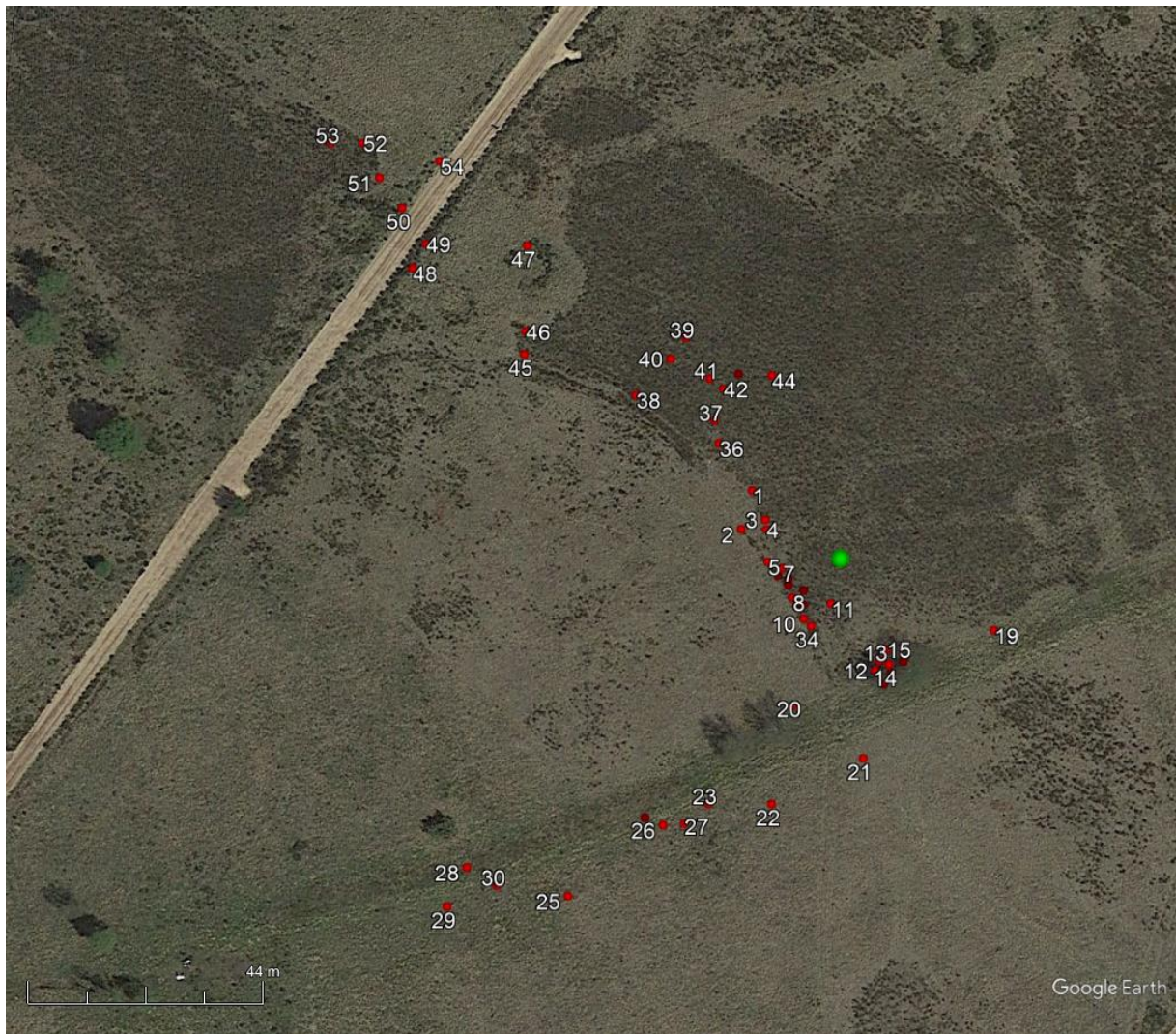
Schapenkraal, Ederheide, 16 juli 2022. Veel locaties liggen rond de dienstweg en de paden. Daarnaast wordt vanaf het hek rond de kraal gefoerageerd.



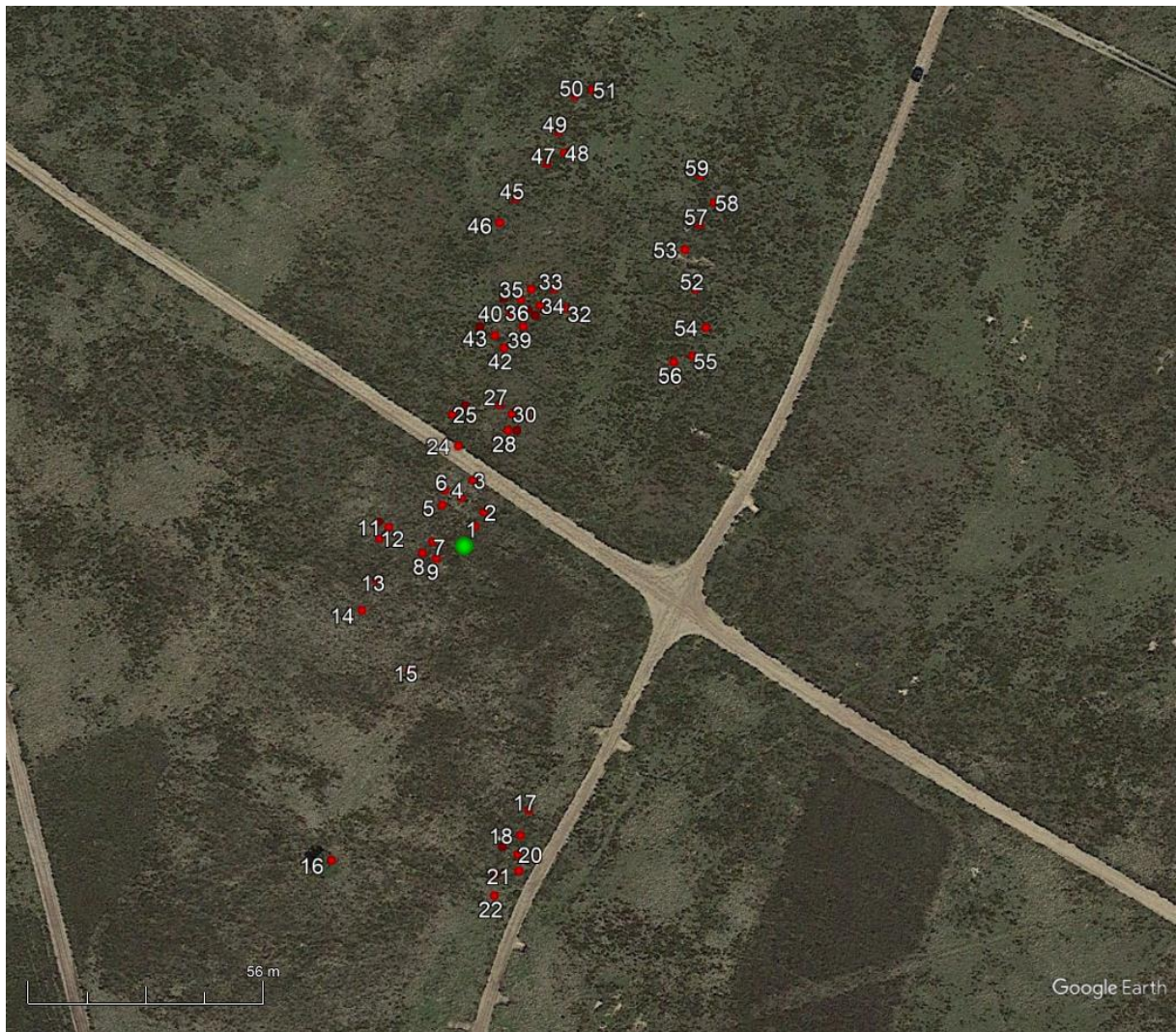
Schapenkraal, Ederheide, eind juli 2022. Ook bij het vervolglegsel van werd langs de paden en vanaf het draad gefoerageerd: het beeld is hetzelfde bij beide nesten.



Modelvliegtuigenvliegveld Ginkelse Heide, 10 mei 2022. Veel locaties liggen op de kort begroeide stukken rond het pad en op het vliegveld zelf, waarop vaak vanaf het draad wordt gefoerageerd.



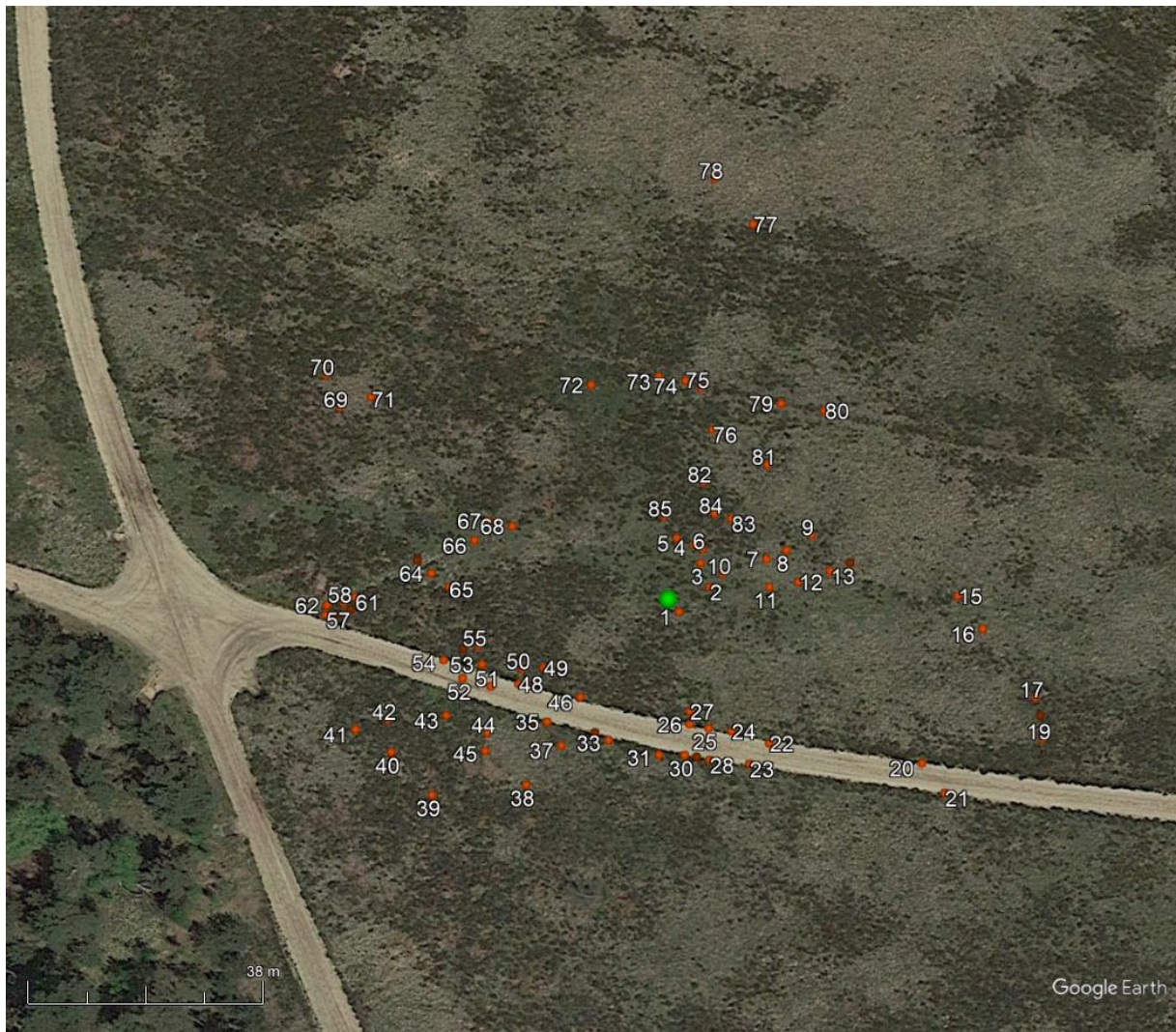
Ginkelse Hei, 12 mei 2021. Veel locaties liggen op de grens van struikhei en pijpenstro (nest GHR6).



Ginkelse Hei, 15 mei 2021. Hier wordt vooral in de struikhei gefoerageerd en niet langs de paden (nest GHR5).



Ginkelse Hei, 12-13 mei 2021. Hier wordt deels langs en op de dienstweg gefoerageerd, deels op overgang struikhei-pijpenstro en in de hei (nest GHR12).



Ginkelse Hei, 23 juni 2021. Hier wordt deels langs en op de dienstweg gefoerageerd, deels op overgang struikhei-pijpenstro en in de hei (nest GHR12).

Oenanthe Ecologie

Ooststeeg 144
6708 AZ Wageningen

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

KvK 62497138

