



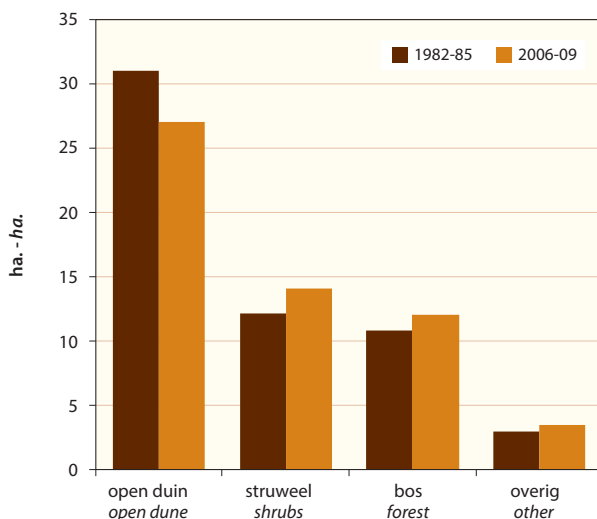
Trends van insecteneters en zaadeters in het Noordhollands Duinreservaat tussen 1982 en 2020, in relatie tot habitat en lichaamsgrootte

Heggenmussen broeden vooral in het open duin, zoals in lage duindoornstruwelen. Hier fluctueren de aantallen en zijn gestegen van 71 naar 91 territoria. In struweel is de populatie verdubbeld (van 22 naar 45 territoria) en in bos zijn de aantallen het laagst en is de soort waarschijnlijk stabiel met 14 territoria in 1982 en 10 in 2020, *Castricum aan Zee*, 1 juni 2021 (foto: Johannes Klinkenberg). *Dunnocks breed mainly in open dunes for example in Sea Buckthorn shrubs. Numbers fluctuate but have increased from 71 to 91 territories in these shrubs. The population in shrubland has doubled from 22 to 45 territories. Numbers in forest are lowest and more or less stable with 14 territories in 1982 and 10 in 2020.*

Insectenetende vogels gaan achteruit, waarbij afnemende insectenaantallen een rol wordt toegedicht. Hier doen we verslag van de aantals- en biomassa-ontwikkeling van insectenetende vogelsoorten in een natuurgebied, namelijk het droge deel van het Noordhollands Duinreservaat. We vergelijken de trends met de ontwikkelingen bij de zaadetende vogels. Gaan insecteneters ook in dit glooiende duingebied achteruit?

Herman van Oosten, Christian Kampichler & Hubert Kivit

In grote lijnen is de aantalsontwikkeling van elke vogelsoort in Nederland uitstekend bekend (Teixeira 1979, Sovon 2018), en we hebben ook ideeën waarom vogelsoorten toe- of afnemen. Voedselbeschikbaarheid speelt vaak een rol (Martin 1987), ofschoon de directe effecten hiervan vaak lastig te toetsen zijn (Newton 1998). Voor insectenetende vogelsoorten is bijvoorbeeld aangetoond dat fluctuaties in voedselbeschikbaarheid gedurende het broedseizoen direct kunnen leiden tot een lager of hoger broedsucces (Zanette *et al.* 2000, Nagy & Holmes 2005, Seress *et al.* 2020). Ook in de wintergebieden speelt voedselbeschikbaarheid een grote rol voor insecteneters: zo leiden droge winters in de Sahel tot lagere aantallen Grasmussen *Sylvia communis* (Berthold 1974, Witstanley *et al.* 1974) en Rietzangers *Acrocephalus schoenobaenus* (Peach *et al.* 1991) in de Europese broedgebieden. Vermoedelijk zijn deze relaties alleen aan het licht gekomen omdat ze zo helder zijn: pas wanneer prooien massaal het loodje leggen zien we effecten op de dichtheden predatoren.



Figuur 1. Oppervlakte per vegetatiestructuurtype voor de geanalyseerde BMP-plots op basis van vegetatiekarteringen in de periode 1982-85 en 2006-09. *Area per vegetation type of the plots used in our analyses, based on vegetation mappings performed in 1982-85 and 2006-09.*

De afgelopen jaren gaan insecten sterk achteruit, zowel in Nederland en Duitsland (Groenendijk & Ellis 2011, Hallmann *et al.* 2017, 2020, van Strien *et al.* 2019) als elders (Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2021, Wagner *et al.* 2021), door een veelvoud aan redenen ('*death by a thousand cuts*'; Wagner *et al.* 2021). In hoeverre de afname van insecten vervolgens leidt tot afname van insectenetende vogelsoorten is vooralsnog niet duidelijk: in Europa gaan insectenetters inderdaad achteruit, wat voornamelijk verklaard wordt door achteruitgang van populaties in agrarisch gebieden (Bowler *et al.* 2019). Aantalstrends in grootschalige studies zijn optelsommen van positieve en negatieve aantalsontwikkelingen in allerlei landschapsvormen en -gebruiken, en omvatten dus zowel natuurgebieden als intensief benutte agrarisch gebieden, bijvoorbeeld. Trends op grote ruimtelijke schaal moeten uit elkaar getrokken worden voor een beter begrip van aantalsontwikkelingen in relatie tot het onderliggende landschap. Gaan insectenetters vooral in intensief benutte landschappen achteruit of ook in natuurgebieden?

Om een begin te maken met beantwoording van deze vraag, leggen we in deze bijdrage een klein deel van de wereld onder de loep, namelijk de droge duinen van natuurgebied het Noordhollands Duinreservaat. Om de trends van insectenetters te kunnen duiden, contrasteren we deze met de trends van de aantallen zaadetende vogels. Op basis van broedvogeltellingen binnen het Broedvogel Monitoring Project van Sovon vanaf 1982 verkennen we de aantals- en biomassaontwikkeling van beide groepen in dit deel van de Noord-Hollandse duinen.

METHODE

Gebied

Binnen het Noordhollands Duinreservaat (hierna NHD) hebben we ons gericht op droge duinen (dus exclusief infiltratieplassen) van het kalkrijke deel tussen Wijk aan Zee en Bergen NH (oppervlakte 4611 ha). Dit is een afwisselend landschap met, van strand naar binnenduin, de met Helm *Ammophila arenaria* begroeide zeereep, het afwisselende middenduin bestaande uit open zand, pioniervegetatie rond stuifkuilen, kort begroeide duingraslanden met mossen, korstmossen en plantensoorten als Duinviooltje *Viola curtisii* en Dauwbraam *Rubus caesius*, afgewisseld met hoge grasvegetatie (Duinriet *Calamagrostis epigejos*, Helmgras *Ammophila arenaria*) en struweel (o.a. Duindoorn *Hippophae rhamnoides*, Kruipwilg *Salix repens*). Het binnenduin, ten slotte, bevat een mengeling van loof- en naaldbos. Door de kleinschalige afwisseling liggen open duin, struweel en bos vaak dicht bij elkaar of door elkaar heen (mozaïeklandschap).

Tellingen en TRIM-analyse

De inventarisaties in het NHD (1982-2020) volgen de aanpak van het Broedvogel Monitoring Project (BMP-allesoorten) van Sovon: een jaarlijkse territoriumkartering in vast begrensde telgebieden van alle vogels met territorium-indicerend gedrag (zang, transport van nestmateriaal of voedsel, bijvoorbeeld; Hustings *et al.* 1985, Vergeer *et al.* 2016). Uiteindelijk wordt het aantal territoria bepaald, aanvankelijk handmatig, tegenwoordig met behulp van het autoclusteringsprogramma van Sovon (van Dijk *et al.* 2013). Tellingen uit 31 BMP-plots zijn gebruikt en de tellingen per plot zijn door de jaren heen vaak door dezelfde tellers uitgevoerd. In bijlage 1 wordt de kaart met plots en de plotnamen gegeven.

Voor de analyse van de BMP-tijdreeksen met het statistiekprogramma R (R Core Team 2023) werd het package '*rtrim*' (Bogaart *et al.* 2020) gebruikt. Het is gebaseerd op het door het CBS ontwikkelde programma TRIM (TRENDS & Indices for Monitoring data; Pannekoek & van Strien 2005). TRIM werd specifiek geschreven voor de analyse van telgegevens behaald door monitoring van populaties van planten en dieren. Trends en jaarlijkse indexen worden berekend door Poisson regressies en algoritmes die ontbrekende gegevens interpoleren (geen monitoring in bepaalde plots in bepaalde jaren) en corrigeren voor overdispersie (de variantie van de gegevens is groter dan verwacht voor een Poisson verdeling) en autocorrelatie (telgegevens van opeenvolgende jaren zijn niet onafhankelijk van elkaar).

Ecologische classificatie broedvogels van het droge duin

De 31 plots zijn in 1982 *a priori* verdeeld over 'open duin', 'struweel' en 'bos'. Vanwege de landschappelijke heteroge-

niteit en vegetatiesuccessie van het gebied zullen plots zelden helemaal uit één van de drie vegetatietypen bestaan: open duin zal vaak wat struweel bevatten, waardoor er dus bijvoorbeeld Goudvinken in een open duinplot kunnen voorkomen. Door successie, afname van Konijnen *Oryctolagus cuniculus* en beheer is de vegetatie binnen plots aan veranderingen onderhevig en met name de oppervlakte struweel binnen struweelplots is sterk toegenomen (bijlage 2). Er zijn 14 open duinplots, 5 struweelplots en 12 bosplots. In figuur 1 wordt de gesommeerde oppervlakte van de vegetatiestructuurtypen gegeven zoals die gemeten zijn in 1982-85 en 2006-09 (de volgende vegetatiekarteringsronde is gestart in 2024).

Om vogelsoorten in te delen naar insecteneters en zaadeters hebben we ervoor gekozen om naar de samenstelling van het dieet dat aan de jonge vogels wordt gevoerd te kijken. Indeling in een van beide categorieën is gebaseerd op de Birdfacts database van de British Trust for Ornithology (BTO; bto.org/understanding-birds/welcome-birdfacts). Mezen en Vinken zijn daarin insecteneters, hoewel ze in de winter vooral zaadeters zullen zijn. We delen lijsters ook bij insecteneters in, hoewel ze ook andere ongewervelden zullen eten (zoals wormen). In tabel 1 staan de 57 soorten en hun karakteristieken (46 insecteneters en 11 zaadeters). Naast een indeling op basis van het voedsel voor de jongen hebben we de soorten ook in drie verschillende groot-

Tabel 1. De 57 geanalyseerde soorten met hun dieetindeling (insecteneters gevolgd door zaadeters), gewicht van volwassen mannen en trekgedrag (1=standvogel, 2=korte-afstandstrekker, 3=lange-afstandstrekker). *Analyzed species classified according to diet (insectivores followed by granivores), body mass of adult males and migratory behaviour (1=resident, 2=short-distance migrant, 3=long-distance migrant). 'insect'=insectivore, 'zaad'=granivore.*

soort - species	dieet diet	gewicht man (g) body mass male (g)	trekgedrag migratory behaviour
Blauwborst <i>Luscinia svecica</i>	insect	20	3
Boomklever <i>Sitta europea</i>	insect	24	1
Boomkruiper <i>Certhia brachydactyla</i>	insect	10	1
Boomleeuwerik <i>Lullula arborea</i>	insect	30	2
Boompieper <i>Anthus trivialis</i>	insect	24	3
Boomvalk <i>Falco subbuteo</i>	insect	180	3
Braamsluiper <i>Curruca curruca</i>	insect	12	3
Fitis <i>Phylloscopus trochilus</i>	insect	10	3
Fluiter <i>Phylloscopus sibilatrix</i>	insect	10	3
Gekraagde Roodstaart <i>Ph. phoenicurus</i>	insect	15	3
Glanskop <i>Poecile palustris</i>	insect	12	1
Goudhaan <i>Regulus regulus</i>	insect	6	1
Grasmus <i>Curruca communis</i>	insect	16	3
Graspieper <i>Anthus pratensis</i>	insect	19	2
Grauwe Vliegenvanger <i>Muscicapa striata</i>	insect	17	3
Groene Specht <i>Picus viridis</i>	insect	190	1
Grote Bonte Specht <i>Dendrocopos major</i>	insect	85	1
Grote Lijster <i>Turdus viscivorus</i>	insect	130	2
Heggenmus <i>Prunella modularis</i>	insect	21	1
Kleine Bonte Specht <i>Dryobates minor</i>	insect	21	1
Koekoek <i>Cuculus canorus</i>	insect	130	3
Koolmees <i>Parus major</i>	insect	18	1
Kuifmees <i>Lophophanes cristatus</i>	insect	12	1
Merel <i>Turdus merula</i>	insect	100	1
Nachtegaal <i>Luscinia megarhynchos</i>	insect	21	3
Paapje <i>Saxicola rubetra</i>	insect	17	3
Patrijs <i>Perdix perdix</i>	insect	390	1
Pimpelmees <i>Cyanistes caeruleus</i>	insect	11	1
Roodborst <i>Erithacus rubecula</i>	insect	18	2

soort - species	dieet diet	gewicht man (g) body mass male (g)	trekgedrag migratory behaviour
Roodborsttapuit <i>Saxicola rubicola</i>	insect	15	2
Spotvogel <i>Hippolais icterina</i>	insect	13	3
Spreeuw <i>Sturnus vulgaris</i>	insect	78	2
Sprinkhaanzanger <i>Locustella naevia</i>	insect	14	3
Staartmees <i>Aegithalos caudatus</i>	insect	9	1
Tapuit <i>Oenanthe oenanthe</i>	insect	24	3
Tijftjaf <i>Phylloscopus collybita</i>	insect	9	3
Tuinfluter <i>Sylvia borin</i>	insect	19	3
Veldleeuwerik <i>Alauda arvensis</i>	insect	42	2
Vink <i>Fringilla coelebs</i>	insect	24	2
Wielewaal <i>Oriolus oriolus</i>	insect	68	3
Winterkoning <i>Troglodytes troglodytes</i>	insect	10	1
Witte Kwikstaart <i>Motacilla alba</i>	insect	21	2
Wulp <i>Numenius arquata</i>	insect	770	2
Zanglijster <i>Turdus philomelos</i>	insect	83	2
Zwarte Mees <i>Periparus ater</i>	insect	9	1
Zwartkop <i>Sylvia atricapilla</i>	insect	21	3
Appelvink <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	zaad	58	2
Goudvink <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	zaad	21	1
Groenling <i>Chloris chloris</i>	zaad	28	2
Holenduif <i>Columba oenas</i>	zaad	300	2
Houtduif <i>Columba palumbus</i>	zaad	450	2
Kneu <i>Linaria cannabina</i>	zaad	19	2
Kruisbek <i>Loxia curvirostra</i>	zaad	43	2
Putter <i>Carduelis carduelis</i>	zaad	17	2
Ringmus <i>Passer montanus</i>	zaad	24	1
Turkse Tortel <i>Streptopelia decaocto</i>	zaad	200	1
Zomertortel <i>Streptopelia turtur</i>	zaad	140	3

teklassen verdeeld: <60 gram (kleine zangvogels tot en met Appelvink; 35 insecteneters, 7 zaadeters), 60-300 g (Wielewaal tot en met Turkse Tortel; 9 insecteneters en 2 zaadeters) en >300 gram ('grote vogels': Patrijs, Wulp, Holenduif en Houtduif; 2 insecteneters, 2 zaadeters, tabel 1).

Tenslotte hebben we onderzocht of korte- en langeafstandstrekkingen een andere aantaltrend laten zien dan standvogels, omdat populaties van trekkende soorten vaak sterker afnemen dan van standvogels (Morrison *et al.* 2013, Vickery *et al.* 2022). Hiertoe hebben we de trends voor trekvogels en standvogels ook apart berekend (trekgedrag: tabel 1).

Aantal territoria, biomassa van de vogelsoorten en vergelijking Nederlandse trends

Naast het aantal territoria is onderzocht hoeveel biomassa aan vogels in de BMP-plots aanwezig is, omdat de aantalsontwikkeling en de biomassa-ontwikkeling niet altijd synchroon lopen: een sterke toename van bijvoorbeeld Kneuen en een afname van Patrijzen leidt wel tot een totale aantals-toename, maar toch een afname van de biomassa vogels, omdat Patrijzen zwaarder zijn dan Kneuen. Aantallen en biomassa lopen wel synchroon bij de analyse per gewichtsklasse; hier hebben we alleen de biomassa-ontwikkeling

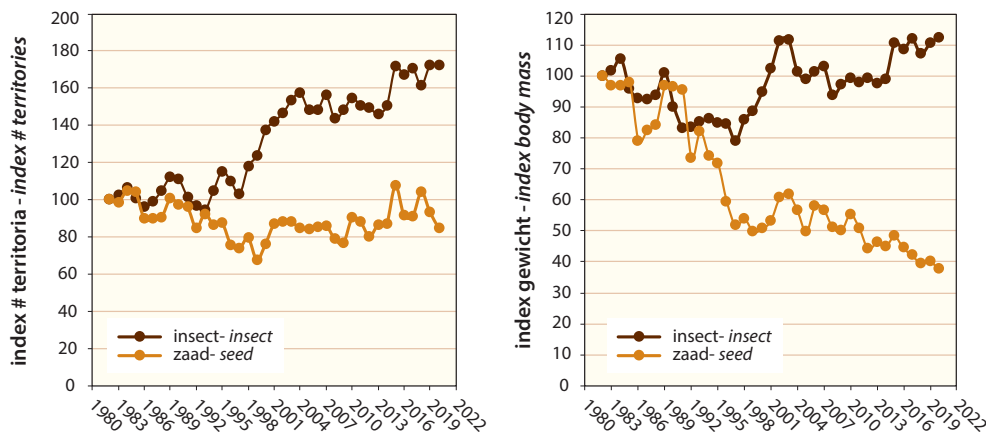
gegeven (Pearson's correlatie-coëfficiënt tussen aantallen en biomassa voor insecteneters <60 g, 60-300 g en >300 g is respectievelijk $r = 0.998$, $r = 0.999$, $r = 0.996$, en voor zaadeters in de drie klassen respectievelijk $r = 0.995$, $r = 0.997$, $r = 1.0$, alle $P < 0.001$). Bij het bepalen van de biomassa is gewerkt met het gewicht van het mannetje (BTO Bird-Facts). De keuze om met biomassa te werken komt voort uit de aanname dat een bepaalde biomassa aan prooi een bepaalde biomassa aan predatoren in stand kan houden. Het gewicht van de volwassen mannetjes staat model voor de biomassa.

In de discussie wordt kort ingegaan op een vergelijking met de landelijke trends (tellingen twee jaar later gestart dan in NHD, dus in 1984). Hoewel deze geen rol spelen in de resultaten, beschrijven we toch hoe we de vergelijking tussen de aantallen in het NHD en heel Nederland hebben gemaakt. Om de landelijke aantallen in 1984 en 2020 te berekenen hebben we de soortgegevens op de website van Sovon gebruikt (stats.sovon.nl/stats/soort/). Per soort worden op de site de aantallen territoria tussen 2018-20 gegeven met de minimum en maximum aantallen, en de trendcijfers als een index met 1984 = 100. Als jaar hebben we het middelste jaar gekozen, 2019, en als aantal broedparen voor 2019 hebben we het gemiddelde aantal berekend

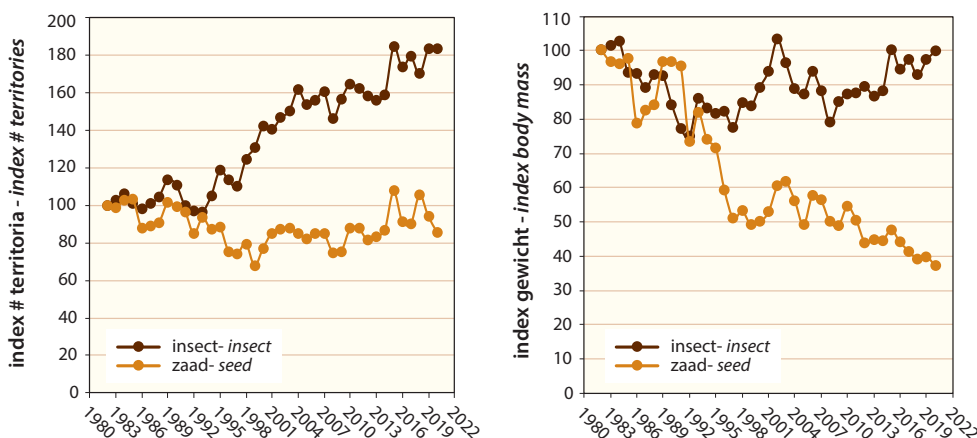


Herman van Oosten

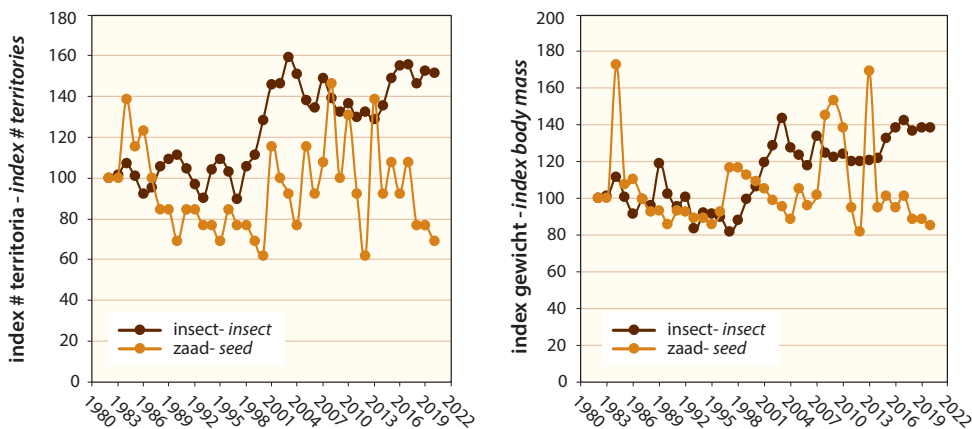
Open duin met sporen van konijnen en duindoornstruwelen, Vogelduin, Castricum, 6 juli 2008. *Open dunes with tracks of rabbits and Sea Buckthorn shrubs.*



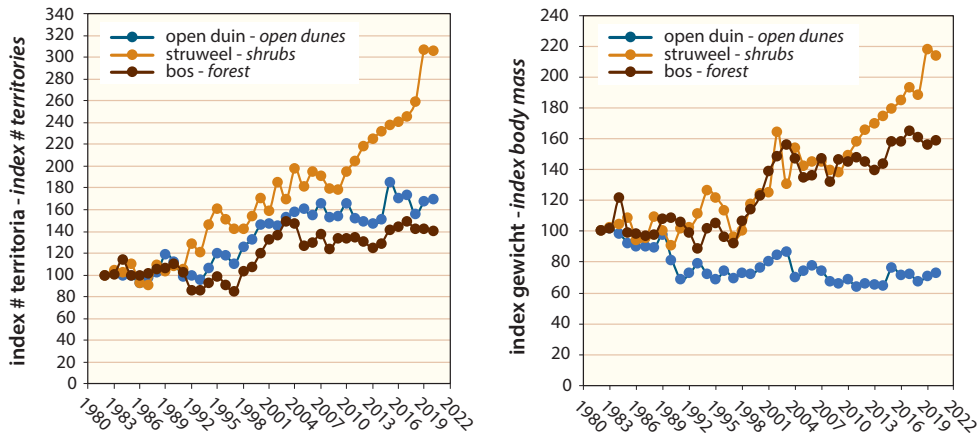
Figuur 2. Alle soorten. De trends voor het aantal territoria (links, 1982 = 152.4 respectievelijk 223) en het sommeerde gewicht (rechts, 1982 = 60.03 resp. 54.71 kg) van alle insecten- en zaadeters. *Trends for number of territories (left) and summed body mass (right) of all insectivores and granivores.*



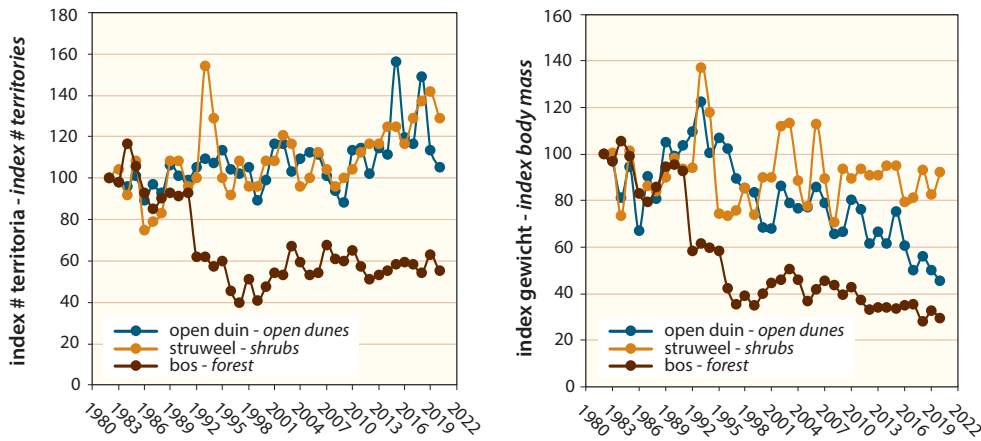
Figuur 3. Trekvogels. De trends voor het aantal territoria (links, 1982 = 518 respectievelijk 90) en het gesommeerde gewicht (rechts, 1982 = 28.03 resp. 13.62 kg) van alleen de trekvogels onder de insecten- en zaadeters. *Trends for number of territories (left) and summed body mass (right) of only migratory insectivores and granivores.*



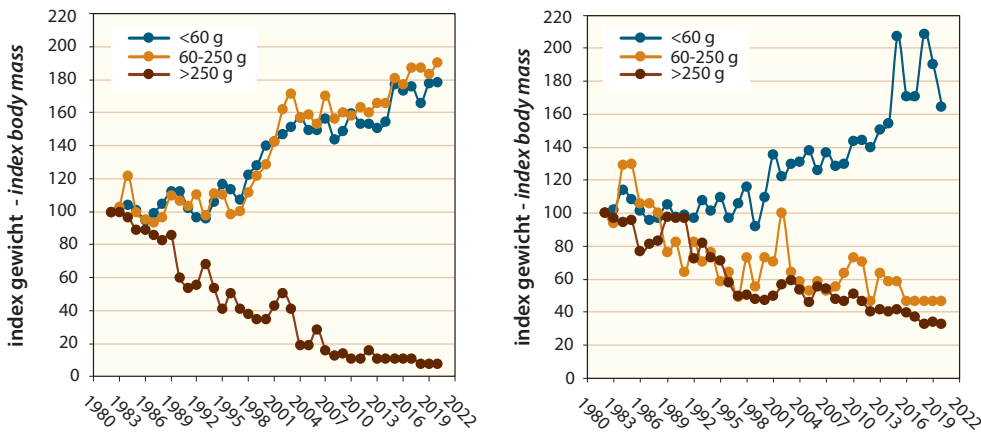
Figuur 4. Standvogels. De trends voor het aantal territoria (links, 1982 = 541 resp. 13) en het gesommeerde gewicht (rechts, 1982 = 19.38 resp. 0.65 kg) van alleen de standvogels onder de insecten- en zaadeters. *Trends for number of territories (left) and summed body mass (right) of only non-migratory insectivores and granivores.*



Figuur 5. Insecteneters: trends voor het aantal territoria (links) en gesommeerd gewicht (rechts) in plots van open duin, struweel en bos. *Insectivores: trends in the number of territories (left) and summed body mass (right) for plots in open dune, shrubland and forest.*



Figuur 6. Zaadeters: trends voor het aantal territoria (links) en gesommeerd gewicht (rechts) in plots van open duin, struweel en bos. *Granivores: trends number of territories (left) and summed body mass (right) for plots in open dune, shrubland and forest.*



Figuur 7. De trends voor het gesommeerde gewicht van insecteneters (links) en zaadeters (rechts) voor de drie grootteklassen. *Trends for the number of territories (left) and summed body mass (right) of insectivores and granivores.*

van de door Sovon gepresenteerde minimum en maximum aantallen. Als voorbeeld: in 2018-20 werden van de Graspieper 62 000-90 000 territoria geteld, gemiddeld dus 76 000 en dat aantal hebben we aan 2019 toegewezen. Het trendgetal voor Graspieper in 2019 was afgerond 82 en in 1984 100, dus het geschatte aantal territoria in 1984 is dan $76\,000 \times 100 / 82 = 92\,683$, en in 2020 (indexcijfer 87) zijn dit er $92\,683 \times 87 / 100 = 80\,634$. De totale biomassa is, net als voor het NHD, berekend door het aantal territoria te vermenigvuldigen met het gewicht van een mannetje van de betreffende soort (de 80 634 zingende mannetjes in 2020 wegen per stuk 19 g en gezamenlijk 1532 kg).

Om de duidelijkheid van de (NHD) grafieken te verhogen zijn de aantallen en gesommeerde gewichten omgerekend naar trendgetallen, waarbij 1982 het referentiejaar is (trendgetal = 100).

RESULTATEN

Totale trends en trends bij trek- en standvogels

De totale aantallen territoria in het NHD van insecteneters zijn in de periode 1982-2020 met 72% toegenomen (figuur 2 links), maar hun biomassa is, over de gehele 38 jaar gezien, slechts 12% groter geworden (figuur 2 rechts). Het totale aantal territoria van zaadeters nam na een dip weer wat toe tot ongeveer 85% van de aantallen van 1982 (figuur 2 links), maar hun biomassa nam met 62% af (figuur 2 rechts).

Insectenetende trekvogels laten een iets andere trend zien: de aantallen territoria zijn met 83% toegenomen (figuur 3 links), maar hun totale biomassa is hetzelfde gebleven (figuur 3 rechts). De aantallen standvogels onder de insecteneters zijn met 52% toegenomen (figuur 4 links) en hun biomassa met 39% (figuur 4 rechts).

Zowel de aantallen als het gewicht van trekkende zaadeters is nagenoeg hetzelfde als voor alle zaadeters samen (figuur 3 links en rechts), voor de standvogels onder de zaadeters is het beeld wispelturig, omdat er slechts drie niet-trekkende zaadeters in onze dataset voorkomen (figuur 4 links en rechts); desondanks lijken deze drie soorten niet structureel toe of af te nemen.

Ontwikkeling per habitat

De aantallen insecteneters zijn toegenomen vanaf de jaren negentig en momenteel in alle drie de vegetatietypen groter dan in 1982, met name in struweelplots waar de aantallen verdrievoudigd zijn (figuur 5 links). De gesommeerde gewichten zijn in struweel- en bosplots toegenomen, maar afgenomen in het open duin vanaf 1991 en nadien stabiel op laag niveau (figuur 5 rechts).

De aantallen zaadeters van het open duin schommelen, met flinke pieken in 2015 en 2018 (groot aantal Kneuen), maar het totaal aantal territoria in 2020 is nauwelijks

anders dan in 1982 (figuur 6 links). In struweelplots variëren de aantallen ook, met vanaf 2008 een toename, maar zaadeters in bosplots zijn vanaf 1992 stabiel op een 40-60% lager niveau dan begin jaren tachtig. De afname van 1991 op 1992 komt door een afname van Houtduiven van 71 naar 44 territoria. De gesommeerde gewichten zijn in alle vegetatietypen afgenomen, met name in het open duin (-55%) en het bos (-70%; figuur 6 rechts).

Totale ontwikkelingen per grootteklasse

Insecteneters tot 300 g zijn sterk toegenomen, maar soorten van meer dan 300 g zijn nagenoeg verdwenen uit het NHD (figuur 7 links). Van zaadeters zijn alleen de soorten lichter dan 60 g toegenomen, de zwaardere soorten zijn ongeveer in dezelfde mate afgenomen (meer dan 50%; figuur 7 rechts).

DISCUSSIE

Meer insecteneters

De totale aantallen territoria van insectenetende vogels in het NHD zijn van 1982 op 2020 met horten en stoten toegenomen met 72% en de biomassa met 12%. Deze toename contrasteert sterk met zaadetende vogelsoorten in hetzelfde gebied, waarvan de aantallen territoria in 2020 15% lager zijn dan in 1982 en de biomassa 62% lager.

In Nederland zijn dezelfde insectenetende vogelsoorten van 1984 op 2020 toegenomen met 18%, maar hun massa is afgenomen met 14%; insecteneters in het NHD laten dus een positievere aantalsontwikkeling zien dan de landelijke trend. Vermoedelijk is de landschappelijke diversiteit binnen Nederland hier debet aan, want de landelijke trend is berekend over meer of minder door de mens belaste terreinen. Het is opvallend is dat insecteneters zo zijn toegenomen in het NHD, vanwege de 75% afname van vliegende insecten in natuurgebieden in Duitsland en Nederland (Hallmann *et al.* 2017, 2020), inclusief belangrijke prooi-insecten zoals vlinders (rupsen; Groenendijk & Ellis 2011, van Strien *et al.* 2019). Hoe is deze tegenstelling te verklaren?

Een mogelijkheid is dat insectenaantallen wel degelijk zijn afgenomen, maar nog niet limiterend zijn voor insecteneters: we weten niet welk deel van de aanwezige insectenbiomassa wordt opgegeten in de duinen en op welk moment. Mogelijk worden insecten pas bij veel sterkere afname limiterend voor de aantallen broedvogels. Aan de andere kant weten we dat populaties geleedpotigen ook niet onbeperkt groot zijn. Zo kunnen insecteneters insectenpopulaties doen afnemen in bossen (Holmes *et al.* 1979, Marquis & Whelan 1994, Sanz 2001) en een hoger insectenaanbod leidt bijvoorbeeld soms tot een groter aandeel tweede legsels (Perrins 1965, Von Brömssen & Jansson 1980, Nagy & Holmes 2005).



Willem Jas

Merels komen vooral in bosplots voor, waar het de soort voor de wind gaat (34 naar 72 territoria 1982-2020). Ook in struweelplots (4 naar 19 territoria) en open duinplots (13 naar 30) neemt de soort toe, waarbij het opvalt, net als bij de Kneu, dat de soort algemener is in open duinplots dan in struweelplots., Noord Hollands Duinreservaat, 9 april 2021. *Black Birds are mainly found in forest plots where they thrive and increased from 34 territories in 1982 to 72 territories in 2020. Numbers also increased in shrubland plots (4 to 19 territories) and open dune plots (13 to 30 territories). Striking is that the species is more common in open dunes as compared to shrublands, like Linnets.*

Een andere mogelijkheid is dat het totale gewicht aan insecten niet is afgenomen in het NHD, hoewel dat misschien niet voor de hand ligt gezien de mate waarin insecten elders achteruitgaan. De afgelopen veertig jaar is het open duinlandschap in Nederland deels verruigd en monotoner geworden door toename van hoge grassen en struweel (Veer & Kooijman 1997), wat gevolgen heeft gehad voor insectenabundantie. Verruiging van kort grasland leidt veelal tot een hogere biomassa aan geleedpotigen (Dennis *et al.* 1998, Morris 2000, van Oosten *et al.* 2014, Prather & Kaspari 2019), wanneer de vegetatie niet te eenvormig wordt (Morris 2000, Prather & Kaspari 2019). In hoeverre de aantallen insectenetters in verruigde omstandigheden veranderen hangt deels af van hun dieet en van de bereikbaarheid van prooi: bereikbaarheid van prooi is belangrijker dan het aantal prooi zelf (Atkinson *et al.* 2005, Vandenberghe *et al.* 2009). Daarnaast komen sommige vogelsoorten in hogere dichtheden voor dan andere soorten, waardoor ogenschijnlijk negatieve biotoopveranderingen (vergrassing van open duin) toch kunnen leiden tot grotere aantallen en een hoger gesommeerd gewicht aan broedvogels. Zo komen

Graspiepers in meer vergraste situaties voor dan Tapuiten en bereiken hogere dichtheden (van Oosten 2016). Gedeeltelijke vergrassing zal leiden tot afname van Tapuiten, maar door toename van piepers toch leiden tot een groter aantal insectenetende vogels en een grotere vogelbiomassa. Kortom, aanneembaar is dat vegetatieveranderingen in het open duin hebben geleid tot veranderingen in het insectenaanbod, maar het is onduidelijk of de biomassa van insecten is afgenomen. Misschien is een gedeeltelijke verruiging en verstruweling wel positief geweest?

Ten slotte spelen ook andere factoren een rol bij de ontwikkeling van populaties, zoals bijvoorbeeld de mate van (nest)predatie (Skutch 1949, Martin *et al.* 2000), omstandigheden op de trek (Newton 2008) en in het wintergebied (Moreau 1972, Zwarts *et al.* 2009, 2023) en het (begrazings) beheer. Het belang van deze factoren, inclusief voedselaanbod, op het populatieverloop verschilt vast tussen soorten en samen staan zij aan de basis van soms lastig te verklaren populatie-ontwikkelingen in de duinen.



Elco Vossers

De zaadetende Kneu is sterk toegenomen in het open duin: van 52 territoria in 1982 naar 104 in 2018, met daarna een sterke terugval naar 68 in 2020. In struweel en bos is de stand nauwelijks veranderd: respectievelijk rond de 15 en de 3 territoria. De toename speelt zich dus in het open duin af, voer voor verder onderzoek! Wijk aan Zee, Een Zee van Staal, 5 juli 2025. Linnets are granivorous birds that strongly increased in open dunes, from 52 territories in 1982 to 104 in 2018, followed by a sharp decline in 2020 (68 territories). In shrublands and forest, numbers hardly changed over time (around 15 and 3 territories respectively). Increase was therefore mainly due to the increase in the open dunes, why this is so remains to be investigated.

Aantallen en massa van insecteneters per habitat

De positieve aantalsontwikkeling van insecteneters heeft zich niet alleen in het open duin voorgedaan, maar ook in bos en met name in de struweelplots. Hoewel de totale oppervlakte struweel over alle BMP-plots is toegenomen in de loop der jaren (figuur 1), is de oppervlakte struweel binnen struweelplots veel sterker toegenomen, met ongeveer 50% (bijlage 2). Dus de toename van de aantallen vogels in struweelplots (struweelsoorten) kan in ieder geval voor een deel worden verklaard door een toename van struweel in deze struweelplots. Daarnaast zijn struwelen ouder geworden en bieden daarmee mogelijk onderdak aan meer vogels (en ook aan meer insecten?). Bossen zijn complexer geworden door toenemende leeftijd, waardoor er meer broedgelegenheid zal zijn, ook voor holtebroeders zoals Gekraagde Roodstaarten.

De ontwikkelingen van aantallen en het gesommeerde gewicht gaan niet altijd gelijk op. In struweel en bos volgen de kilo's grofweg de aantallen territoria, maar in het open duin is hier geen sprake van: hier is de gesommeerde massa afgenomen, maar het aantal territoria toegenomen.

De geleidelijke verdwijning van de zware Wulpen en Patrijzen speelt hier een rol: zonder beide soorten mee te nemen neemt de biomassa in het open duin toe met 78% (en aantal territoria +78%), maar met beide soorten in de analyse neemt de biomassa af met 23% (en aantal territoria +69%). Alleen de aantallen territoria komen zo net in een wat ander daglicht te staan!

Lichte (<60 g: kleinere zangvogels) en middelzware (60-300 g: lijsters, spechten, Koekoek) insecteneters zijn beide toegenomen in aantal, maar het gesommeerde gewicht is alleen van de lichtste klasse toegenomen: net als bij Patrijs en Wulp is ook het gewicht van de middelste klasse afgenomen. De biomassa in het duin wordt, al met al, meer gedomineerd door kleinere soorten dan decennia geleden het geval was.

Trekvogels en standvogels

Hoewel populaties van trekkende soorten vaak sterker afnemen dan van standvogels (Morrison *et al.* 2013, Vickery *et al.* 2022), is daar in het NHD niet duidelijk sprake van: de aantallen trekkers onder de insecteneters zijn met 83% toegenomen en de standvogels met 52%. Echter, de gesom-



Hugo Wieleman

Struweel is niet alleen toegenomen in veel plots in de duinen, het is ook ouder geworden en biedt daarmee mogelijk onderdak aan meer vogels. Een soort die van een ruimer aanbod aan struwelen in de duinen geprofiteerd heeft, is de Goudvink, Noord-Hollands Duinreservaat, 11 juni 2025. *Not only has scrub increased in many breeding bird plots in the dunes, it has also grown older and may thus provide shelter for more birds. One species that has benefited from a wider range of scrubland in the dunes is the Eurasian Bullfinch.*

meerde biomassa van trekkende insecteneters is onveranderd, maar die van standvogels is met 39% toegenomen. Ongetwijfeld speelt bij de contrasterende ontwikkeling tussen aantal en gewicht onder de trekkers de sterke afname van de zware Wulpen (770 g) een rol: van 23 broedparen in 1982 naar 1 in 2020. Ook bij trekkende zaadeters zien we deze niet-parallelle ontwikkeling: -15% in aantal en -63% in gewicht, wat grotendeels verklaard wordt door de duivenafname (zie ook volgende paragraaf; net als bij de gecombineerde analyse van trek- en standvogels). Dus, hoewel biomassa (deels) wordt gestuurd door de toe- of afname van enkele zware soorten, hebben we geen aanwijzing dat trekvogels het slechter doen dan standvogels in het NHD.

Houtduiven in de knel?

Als contrast met de mogelijk te verwachten afname van insecteneters hebben we ervoor gekozen om ook de aantaltrend van zaadeters te bepalen. Het aantal territoria van zaadeters ontwikkelde zich wisselend en de tegenwoordige aantallen zijn min of meer dezelfde als in 1982. Echter, de gesommeerde biomassa van zaadeters is momenteel meer

dan 60% lager dan aan het begin van de tellingen. In open duin en struweel zijn de aantallen min of meer hetzelfde als in 1982, maar in bosplots zijn de aantallen ongeveer gehalveerd. De gewichten zijn afgenomen in het open duin en het bos, en momenteel grofweg hetzelfde als in 1982 in struweelplots. Hierbij zij aangetekend dat het aantal soorten zaadeters, 11 in totaal, nogal kleiner is dan de 47 soorten insecteneters (tabel 1) en dat 4 van de 11 soorten betrekking hebben op duiven, waardoor de biomassatrends grotendeels worden gestuurd door de duiven, zeker omdat de groep 60-300 g alleen uit de twee tortels bestaat en de groep >300 g alleen uit Hoen- en Houtduif.

Alle vier de duivensoorten komen voor in plots van open duin en in bos, in struweel komen alleen Zomertortel en Houtduif voor. Het verdwijnen van duiven verklaart in grote lijnen de gewichtsafnames in open duin (Holenduiven weg uit de afnemende aantallen konijnenholen) en bos (Houtduiven sterk afgenomen, zie onder). De gesommeerde biomassa van zaadeters in struweel daalde aanvankelijk, wat deels werd veroorzaakt door de afname van de relatief zware Zomertortels. Vervolgens nam de massa toe

om tegenwoordig grofweg dezelfde massa te bereiken die er rond 1985 was. De huidige biomassa is dus alleen een resultante van de toename in aantal territoria, waarbij kleine soorten als Kneu de plaats hebben ingenomen van de zwaardere Zomertortels. In bos is zowel het aantal territoria als de totale biomassa van zaadeters sterk afgenomen. In feite staat de grote biomassa-afname gelijk aan de afname van Houtduiven, omdat dat zware vogels zijn (bos: van 77 naar 19 territoria, -75%, alle plots 108 naar 33, -69%). Ook in de Amsterdamse Waterleidingduinen NH zijn Houtduiven sterk afgenomen (van der Spek *et al.* 2018), dus de vraag is wat er met Houtduiven in de duinen aan de hand is. Onbekend is waar deze Houtduiven voedsel zoeken: in of buiten het duin? Zou er te weinig voedsel zijn in het duin of wordt er met name gefoerageerd in het agrarisch gebied waar mogelijk minder zaad valt te halen dan in de jaren tachtig (zoals op de Veluwe, Bijlsma 2012)?

CONCLUSIE

De aantallen insecteneters zijn sinds 1982 sterk toegenomen in het NHD, in weerwil van de in natuurgebieden algemene sterke insectenachteruitgang. Ook het gewicht aan insecteneters is toegenomen in struweel en bos, maar afgenomen in het open duinlandschap. Een onverwachte vaststelling is de sterke achteruitgang van Houtduiven, analoog aan afname elders: we hebben geen idee waarom deze soort zo sterk is afgenomen in het NHD -een interessante richting voor toekomstig onderzoek!

DANKWOORD

Dank aan alle BMP-tellers die de hier gebruikte gegevens verzamelden. Het onderzoek is gefinancierd door N.V. PWN Drinkwaterbedrijf Noord-Holland. Namens de redactie van Limosa scherpten Casper van Leeuwen en Morrison Pot eerdere versies van het manuscript aan, waarvoor hartelijk dank.

LITERATUUR

- Atkinson P., R. Fuller, J. Vickery, G. Conway, J. Tallwin, R. Smith, K. Hayson, T. Ings, E. Asteraki & V. Brown 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.
- Berthold P. 1974. Die gegenwärtige Bestandsentwicklung der Dorngrasmücke (*Sylvia communis*) und anderer Singvogelarten in westlichen Europa bis 1973. *Vogelwelt* 95: 170-183.
- Bogaart P., M. van der Loo, J. Pannekoek 2020. rtrim: Trends and Indices for Monitoring Data. R package version 2.1.1, <https://CRAN.R-project.org/package=rtrim>.
- Bowler D.E., H. Heldbjerg, A.D. Fox, M. de Jong & K. Böhning-Gaese 2019. Long-term declines of European insectivorous bird populations and potential causes. *Conservation Biology* 33: 1120-1130.
- Bijlsma R. 2012. Mijn roofvogels. Uitgeverij Atlas, Amsterdam/Antwerpen.
- Dennis P., M.R. Young & I.J. Gordon 1998. Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grasslands. *Ecological Entomology* 23: 253-264.
- van Dijk A.J., M. Noback, G. Troost, J.-W. Vergeer, H. Sierdsema & C. van Turnhout 2013. De introductie van *Autocluster* in het Broedvogel Monitoring Project. *Limosa* 86: 94-102.
- Groenendijk D. & W.N. Ellis 2011. The state of the Dutch larger moth fauna. *Journal of Insect Conservation* 15: 95-101.
- Hallmann C.A., M. Sorg, E. Jongejans, H. Siepel, N. Hofland, H. Schwan, W. Stenmans, A. Müller, H. Sumser, T. Hörren, D. Goulson & H. de Kroon 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12: e0185809.
- Hallmann C.A., T. Zeegers, R. van Klink, R. Vermeulen, P. van Wielink, H. Spijkers, J. van Deijk, W. van Steenis & E. Jongejans 2020. Declining abundance of beetles, moths and caddisflies in the Netherlands. *Insect Conservation and Diversity* 13: 127-139.
- Holmes R.T., J.C. Schultz & P. Nothnagle 1979. Bird predation on forest insects: an enclosure experiment. *Science* 206: 462-463.
- Hustings M.F.H., R.G.M. Kwak, P.F.M. Opdam & M.J.S.M. Reijnen 1985. Vogelinventarisatie. Natuurbeheer in Nederland, deel 3. Pudoc, Wageningen/Vogelbescherming, Zeist.
- Marquis R.J. & C.J. Whelan 1994. Insectivorous birds increase growth of White Oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75: 2007-2014.
- Martin T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453-487.
- Martin T.E., J. Scott & C. Menge 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society London series B* 267: 2287-2293.
- Moreau R.E. 1972. The Palaearctic - African bird migration systems. Academic Press, London.
- Morris M.G. 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation* 95: 129-142.
- Morrison C.A., R.A. Robinson, J.A. Clark, K. Risely & J.A. Gill 2013. Recent population declines in Afro-Palaearctic migratory birds: the influence of breeding and non-breeding seasons. *Diversity and Distributions* 19: 1051-1058.
- Nagy L.R. & R.T. Holmes 2005. To double-brood or not? Individual variation in the reproductive effort in Black-throated Blue Warblers (*Dendroica caerulescens*). *Auk* 122: 902-914.
- Newton I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London.
- Newton I. 2008. The migration ecology of birds. Academic Press, London.
- van Oosten H.H., A.B. van den Burg, R. Versluijs & H. Siepel 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.
- Pannekoek J., A. Van Strien 2005. TRIM 3 Manual (Trends & Indices for Monitoring data). CBS Statistics Netherlands, Voorburg.
- Peach W., S. Baillie & L. Underhill 1991. Survival of British Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to west African rainfall. *Ibis* 133: 300-305.
- Perrins C.M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the great tit, *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 34: 601-647.
- Prather R. M. & M. Kaspari 2019. Plants regulate grassland arthropod communities through biomass, quality, and habitat heterogeneity. *Ecosphere* 10: e02909.
- R Core Team 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Sánchez-Bayo F. & K.A.G. Wyckhuys 2021. Further evidence for a global decline of the entomofauna. *Austral Entomology* 60: 9-26.
- Sanz J.J. 2001. Experimentally increased insectivorous bird density results in a reduction of caterpillar density and leaf damage to Pyrenean oak. *Ecological Research* 16: 387-394.
- Seress G., K. Sándor, K.L. Evans & A. Liker 2020. Food availability limits avian reproduction in the city: An experimental study on great tits *Parus*

- major*. Journal of Animal Ecology 89: 1570-1580.
- Skutch A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? Ibis 91: 430-455.
- Sovon Vogelonderzoek Nederland 2018. Vogelatlas van Nederland. Broedvogels, wintervogels, en 40 jaar verandering. Kosmos Uitgevers, Utrecht & Antwerpen.
- van der Spek V., L. Schaap & A. Ehrenburg 2018. Dertig jaar broedvogelmonitoring in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Limosa 91: 108-122.
- van Strien A.J., C.A.M. van Swaay, W.T.F.H. van Strien-van Liempt, M.J.M. Poot & M.F. Wallis de Vries 2019. Over a century of data reveal more than 80% decline in butterflies in the Netherlands. Biological Conservation 234: 116-122.
- Teixeira R.M. (red.) 1979. Atlas van de Nederlandse broedvogels. Natuurmonumenten, 's Graveland.
- Vandenberghe C., G. Prior, N.A. Littlewood, R. Brooker & R. Pakeman 2009. Influence of livestock grazing on meadow pipit foraging behaviour in upland grassland. Basic and Applied Ecology 10: 662-670.
- Veer M.A.C. & A.M. Kooijman A.M. 1997. Effects of grass-encroachment on vegetation and soil in Dutch dry dune grasslands. Plant Soil 192: 119-128.
- Vergeer J.-W., A.J. van Dijk, A. Boele, J. van Bruggen & F. Hustings 2016. Handleiding Sovon broedvogelonderzoek: Broedvogel Monitoring Project en Kolonievogels. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Vickery J.A., J.W. Mallord, W.M. Adams, A.E. Beresford, C. Both, W. Cresswell, N. Diop, S.R. Ewing, R.D. Gregory, C.A. Morrison, F.J. Sanderson, K. Thorup, R.E. van Wijk & C.M. Hewson 2023. The conservation of Afro-Palaearctic migrants: What we are learning and what we need to know. Ibis 165: 717-738.
- Von Brömssen A. & C. Jansson 1980. Effects of food addition to Willow Tit *Parus montanus* and Crested Tit *P. cristatus* at the time of breeding. Ornis Scandinavica 11: 173-178.
- Wagner D.L., E.M. Grames, M.L. Forister, M.R. Berenbaum & D. Stopak 2021. Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 118: e2023989118.
- Witstanley D., R. Spencer & K. Williamson 1974. Where have all the White-throats gone? Bird Study 2: 1-14.
- Zanette L., P. Doyle & S.M. Trémont 2000. Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine. Ecology 81: 1654-1666.
- Zwarts L., R.G. Bijlsma, J. van der Kamp & E. Wymenga 2009. Living on the edge: wetlands and birds in a changing Sahel. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Zwarts L., R.G. Bijlsma & J. van der Kamp. The fortunes of migratory birds from Eurasia: being on a tightrope in the Sahel. Ardea 111: 397-437.

Herman van Oosten, Oenanthe Ecologie, Ooststeeg 144, 6708 AZ Wageningen; herman_vanoosten@yahoo.co.uk

Christian Kampichler, Sovon Vogelonderzoek Nederland, Toernooiveld 1, 6525 ED Nijmegen; christian.kampichler@sovon.nl

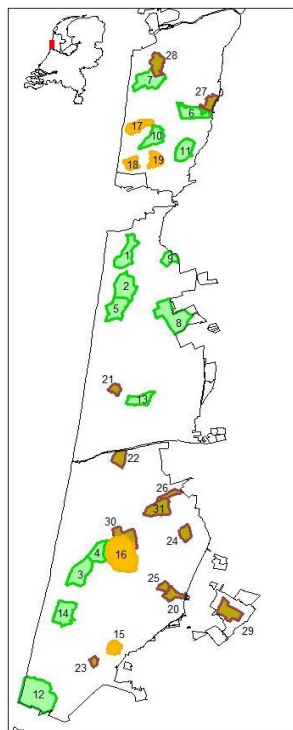
Hubert Kivit, PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland, Rijksweg 501, 1991 AS Velsbroek; hubert.kivit@gmail.com

Increase of insectivorous birds in Dutch coastal dunes since 1982

Strong insect declines may lead to a decline in insectivorous birds. Such declines have indeed been reported at large spatial scales, but interpretation of the underlying causes remains challenging due to the diversity of the landscapes involved. Here, we analysed trends in the abundance of insectivorous birds occurring in a nature reserve in the Dutch coastal dunes (Noordhollands Duinreservaat), between 1982-2020 using 31 monitoring plots. For comparison we also analysed trends in granivorous birds in the same reserve. Over the 38-year monitoring period, the total number of insectivores increased by 72% and their summed body masses by 12% (Fig. 2). Nation-wide species numbers

increased by 18%, but their body mass decreased by 14%. Granivores declined by 16% in numbers and by 63% in total body mass over the same time period (Fig. 2). Trends varied by habitat: numbers of insectivores tripled in shrubland (Fig. 3; body mass +113%), increased by 70% in open dunes (body mass -27%) and increased by 40% in forests (body mass +58%). Trends were not the same for birds with different body masses. We conclude that total numbers of insectivorous birds in our study area strongly increased since 1982 in spite of widely reported insect declines, but their summed body masses did not always follow in parallel.

Bijlage 1. Ligging van de plots in het NHD, de vegetatie (groen = open duin, oranje = struweel, bruin = bos) en de plotnamen. *Location of the 31 monitored plots in NHD, the vegetation (green = open dune, orange = shrubland, brown = forest) and their names.*



nummer	stratum	plot_ID	plot	PWN
1	open duin	27395	Soeckebacker noord	Soeckebacker (SOVON)
2	open duin	17050	Centrale Vlak	Centrale Vlak
3	open duin	27651	Reservaat-west	Reservaat-west
4	open duin	18957	Meeuwenduin	Meeuwenduin
5	open duin	17769	Reggersvlak	Reggers
6	open duin	17815	Klampduin	Klampduin
7	open duin	27670	Zuiderachterveld open	Zuiderachterveld-open
8	open duin	17386	Vennewater	Vennewater
9	open duin	27818	De Bleek	De Bleek (groot)
10	open duin	25617	Gravedal	Gravedal
11	open duin	17904	Wimmenum-oost	Wimmenum-oost
12	open duin	23888	Rellen	De Rellen groot
13	open duin	14818	Wei van Brasser, PWN	Wei van Brasser
14	open duin	25924	Duvelshoek, NHD	Duvelshoek groot
15	struweel	22050	De Zuidhoek-w	Zuidhoek
16	struweel	27817	Watervlak	Watervlak
17	struweel	27843	Nieuweland	Nieuweland
18	struweel	18006	Eerste Paal	Eerste Paal
19	struweel	28842	Starrevlak	Starrevlak
20	bos	23884	De Vlotter	De Vlotter
21	bos	28935	Vogelduin-bos	Vogelduin-bos
22	bos	27649	Glopstukken	Glopstukken
23	bos	27650	De Kaag	De Kaag
24	bos	16511	Russenbergen-oost	Russenbergen-oost
25	bos	23886	Kl. Berkenbos	Klein Berkenbos
26	bos	14255	Tussenstrook	Tussenstrook
27	bos	27680	Nieuwlands Bos	Nieuwlandsbos
28	bos	27681	Zuiderachterveld bos	Zuiderachterveld-bos
29	bos	14371	Marquette bos	Marquette-bos
30	bos	27816	De Landbouw	De Landbouw
31	bos	27845	Roodaam	Roodaam

Bijlage 2. Veranderingen in vegetatiebedekking binnen open duinplots, struweelplots en bosplots. *Changes in vegetation cover within plots categorized as 'open dune', 'shrubland' and 'forest'.*

