



Over het reproductief succes van Roodborsttapuiten in agrarisch gebied en op heidevelden nabij Wageningen

Vrouw Roodborsttapuit in een heideveld, een eindje buiten het studiegebied, Veluwezoom, 23 juli 2026 (foto: Thijs Glastra). *Female European Stonechat in a more natural habitat; heathland, near the study area.*

Na een sterke afname eind jaren zeventig en begin jaren tachtig is de Roodborsttapuit sterk toegenomen in Nederland. Aanvankelijk boekte de soort vooral in natuurgebieden terreinwinst en niet in het agrarisch gebied, waar de soort voorheen toch algemeen was. Vanaf ongeveer de millenniumwisseling kon ook het agrarisch gebied zich weer verheugen in toenemende aantallen, ondanks de voortgaande schaalvergroting in de landbouw. In deze bijdrage vergelijk ik het nestsucces van agrarische Roodborsttapuiten met hun soortgenoten op de Veluwe. De belangrijkste vraag die ik wilde beantwoorden was of de agrarische populatie bij Wageningen op eigen benen kan staan of afhankelijk is van instroom van elders.

Herman van Oosten

De Roodborsttapuit *Saxicola rubicola* heeft in Nederland pieken en dalen gekend. Dit "pronkjuweel" onder de vogels (Hustings & van Noorden 1999) kwam tot in de jaren zeventig algemeen voor, meer in het agrarisch gebied dan op de heide (Teixeira 1979, Hustings 1986), gevolgd door een snelle en sterke afname die ook in aangrenzende delen van Duitsland werd opgemerkt (Mildenberger 1984, Hustings 1986, Flinks & Pfeifer 1993, Hustings & Van Noorden 1999). Grootschalige naoorlogse veranderingen in de landbouw, zoals schaalvergroting en de daarbij horende mechanisatie, afname van het aantal boerenbedrijven (b.v. Bieleman *et al.* 1995), afname van het areaal grasland met daarbij horende greppels, verspreid struweel en omheiningen ten faveure van met name voedermais (zoals beschreven in Flinks & Pfeifer 1993), maakten het agrarisch gebied in toenemende mate ongeschikt voor Roodborsttapuiten. Dit werd versterkt door meer kleinschalige, lokale ingrepen zoals het opruimen van overhoekjes en maaien van slootkanten en greppels (Hustings 1986). Uiteindelijk was de soort groten-deels verdwenen uit het agrarische gebied, waardoor Rood-

borsttapuiten ineens kenmerkende vogels van heidevelden en andere natuurgebieden waren geworden.

Tegen de verwachting in begon de soort rond 1990 weer toe te nemen (van Noorden 2018), ook in het agrarische gebied waar het landgebruik in de tussentijd bepaald niet extensiever was geworden. Roodborsttapuiten zoeken daar hun voedsel in kruidenrijke bermen en greppels (Hustings & van Noorden 1999), waar ze ook hun nesten bouwen (Flinks & Pfeifer 1993). Mogelijk profiteerde de soort van extensiever bermbeheer: later en minder vaak maaien en een lager herbicidengebruik (van Noorden 2018). Omdat Roodborsttapuiten geen grote oppervlakten geschikt habitat nodig hebben, maakt een kleinschalige extensivering, bijvoorbeeld in de vorm van ruige randjes langs slootkanalen, een locatie al geschikt en kan bezetting snel volgen, zeker wanneer een grote naburige populatie aanwezig is (Hustings & van Noorden 1999).

Het is wel de vraag wat het nestsucces is in dergelijke smalle structuren: ze liggen als scherp afgetekende stroken tussen de belendende intensief benutte graslanden (afbeelding 1, links). Voedselzoekende predatoren vinden in de graslanden nauwelijks prooien en zullen zich richten op de smalle ruigtes, die vermoedelijk snel en volledig af te zoeken zijn. Nestsucces en het succesvol opgroeien van jongen is bij de zangvogels onder de weidevogels vaak een knelpunt (Oosterveld *et al.* 2008). Ook bij Roodborsttapuiten in agrarisch gebied zijn er aanwijzingen dat de jongenproductie te laag is om de populatie te kunnen handhaven, waardoor de agrarische populatie mogelijk afhankelijk is van immigratie uit naburige populaties (Schoppers 2005).

In de periode 2023-25 heb ik het broedsucces en het aantal uitgevlogen jongen per territorium van Roodborsttapuiten onderzocht in het agrarische deel van het Binnenveld bij Wageningen Gld. Ik was met name geïnteresseerd in de vraag of agrarische Roodborsttapuiten genoeg jongen groot-

brachten om de populatie op eigen benen te doen staan, of dat de populatie afhankelijk is van instroom van elders. Tegelijkertijd bestudeerde ik een populatie Roodborsttapuiten op de heidevelden van de Planken Wambuis Gld. Zo kon ik de jongenproductie in 'agrarisch gebied' en 'natuurgebied' vergelijken en hoopte ik aanwijzingen te verkrijgen over de mate waarin beide populaties op eigen benen staan.

GEBIEDSBESCHRIJVING EN METHODEN

Roodborsttapuit

Roodborsttapuiten wegen ongeveer 15 gram, eten insecten en broeden in de gematigde streken van Europa (Collar 2005). Ze leggen 3-7 eieren per nest en kunnen tussen eind maart en begin augustus drie nesten per jaar succesvol grootbrengen (Agatho 1961, Bijlsma 1978, van Oosten 2025 en ongepubliceerd). Een deel van de Nederlandse Roodborsttapuiten trekt weg naar Zuid-Europa en Noord-Afrika, waarbij sommige exemplaren mogelijk de Sahara oversteken (Speek & Speek 1984, Helm *et al.* 2006). Een ander deel overwintert op de broedplaatsen (Agatho 1961, Both 2023).

Studiegebieden

Tussen midden maart en eind juli 2023-25 zijn territoria gezocht door te zoeken naar paartjes Roodborsttapuiten. In het vlakke Binnenveld zijn Roodborsttapuiten eenvoudig te volgen, omdat ze hier vaak goed zichtbaar op paaltjes en prikkeldraad zitten. Ook op de heide van de Planken Wambuis, een heidegebied op de Zuidwest-Veluwe, zijn ze makkelijk te vinden door hun gewoonte om in de toppen van heidestruiken en boompjes te zitten. Het onderzochte deel van het Binnenveld is ongeveer 584 hectare groot en ligt in de driehoek Achterberg Ut, Bennekom Gld en Wageningen. Het bestaat grotendeels uit grasland dat deels regulier, deels



Herman van Oosten



Herman van Oosten

Afbeelding 1. Links: de lijnvormige broedhabitat van Roodborsttapuiten in het Binnenveld, twee huiskatten scharrelen aan de rand van de greppel (11 mei 2025). Rechts: broedhabitat op de Planken Wambuis (8 april 2025). *Left: linear breeding habitat in Binnenveld, two domestic cats are visible at the edge of the ditch. Right: breeding habitat at Planken Wambuis.*

na 15 juni, tot het einde van het broedseizoen (en later) om de paar weken wordt gemaaid en met mest wordt geïnjecteerd. In de onderzoekjaren waren hier 10-18 paartjes aanwezig, die veelal gebruik maakten van de nog aanwezige greppels met hun omheiningspaaltjes en het prikkeldraad tussen deze paaltjes. De recent ontwikkelde natuurgaslanden van de Binnenveldse Hooilanden horen niet bij het studiegebied. Op de Planken Wambuis heeft het onderzoek met name plaatsgevonden op de Oud-Reemsterhei, ongeveer 112 hectare groot. Dit terrein is grotendeels bedekt met Struikhei *Calluna vulgaris* en Pijpenstrootje *Molinia caerulea*. Hier en der staan losse Grove Dennen *Pinus sylvestris* in de heide (afbeelding 1, rechts). In de drie onderzoekjaren zaten hier 9-19 paartjes.

Veldmethodieken

In het Binnenveld is grotendeels afgezien van het zoeken naar nesten, maar de precieze nestlocatie van veel nesten is wel bepaald, omdat het vrouwtje daar in de vegetatie verdween (en dus naar het nest ging om te broeden) of doordat voerende ouders naar het nest gingen. Van nesten opzoeken is hier afgezien, omdat de vogels bijna alle nesten maakten op greppeltaluds, in dichte, slappe vegetatie die als smalle randjes in en langs de greppels staat (afbeelding 1, links). Regelmatig bezoek zou hier leiden tot zichtbare paden, met mogelijk een grotere kans op nestpredatie (Goedhart *et al.* 2010), alhoewel een verband tussen regelmatig nestbezoek en toenemende nestpredatie niet altijd wordt vastgesteld bij graslandsoorten (Fletcher *et al.* 2005). Daarbij komt dat ik sterk de indruk heb dat het aantal dagactieve potentiële nestpredatoren in het Binnenveld hoger is dan op de heide, waardoor mijn nestbezoek tot hun nestbezoek kan leiden. Eksters *Pica pica* en Zwarte Kraaien *Corvus corone* zijn in het Binnenveld alomtegenwoordig en altijd in zicht. Dit geldt ook voor rondlopende huiskatten *Felis silvestris catus*, zij het in mindere mate. Op de Planken Wambuis komen kraaiachtigen nauwelijks voor, maar Torenvalken *Falco tinnunculus* bidden regelmatig boven de heide. Op de heide heb ik de nesten wel opgezocht, omdat de heidevegetatie stug is en er -althans voor mij- geen zichtbare paden ontstaan. Bovendien liep ik kriskras over de heide, waardoor eventuele 'nestpaden' wegvielen in het grotere geheel aan paden (afbeelding 1, rechts).

In beide gebieden heb ik per territorium bijgehouden hoeveel nesten er begonnen waren en hoeveel nesten daarvan succesvol zijn geweest (zie ook de volgende paragraaf). Succes is makkelijk vast te stellen door de aanwezigheid van bedelende jongen en/of luid alarmerende ouders. In beide gebieden zijn nestlocaties (Binnenveld) en nesten (Planken Wambuis) wekelijks 1-2 keer bekeken en/of bezocht.

Mislukking is lastiger vast te stellen dan succes in het Binnenveld, omdat daar geen nesten zijn bezocht. Toch is met enige ervaring goed te zien in welke fase van de voortplan-

ting een vrouwtje zich bevindt. **Nestbouw** is vast te stellen door transport van nestmateriaal, maar een vrouwtje is hier niet de hele dag mee bezig, er zijn ook lange pauzes waarin weinig wordt gedaan. **Eileg**: het vrouwtje legt 's ochtends vroeg een ei en bezoekt de rest van de dag haar nest niet of nauwelijks. Vaak is het mannetje dicht bij haar in de buurt, binnen enkele meters; zij foerageert rustig en lijkt ook langdurig niets te doen, soms poetst ze wat en vaak is ze uit zicht. Eileg en nestbouw lijken, denk ik, erg op elkaar wat het gedrag van het vrouwtje betreft. **Broeden**: na de leg van het laatste ei broedt het vrouwtje en is ze dus vaak niet zichtbaar. Tijdens broedpauzes zoekt ze intensief en als het ware 'gehaast' naar voedsel, heel anders dan wanneer ze aan de leg is of buiten het broeden om. Voedsel wordt meestal niet in de naaste omgeving van het nest gezocht, maar verder daarvandaan. Na voldoende voedsel te hebben verorberd, vliegt ze in rechte lijn en snel terug naar het nest. Vrouwtjes die aan het broeden zijn, zijn zo goed te herkennen. **Nestjongen**: goed te herkennen door herhaaldelijk voedseltransport (en transport van faeces) door beide ouders en daarbij veelvuldig alarm, wat toeneemt in frequentie en volume gedurende het opgroeien van de jongen. **Uitgevlogen jongen**: veel alarm, ook bij dreiging op grotere afstand. Uitgevlogen jongen zitten aanvankelijk laag in de vegetatie op een plek en niet zichtbaar voor de waarnemer, maar uitgevlogen jongen zijn te onderscheiden van jongen in het nest doordat er geen transport van faeces meer plaatsvindt. Na een aantal dagen (een week?) goed zichtbaar en hard bedelend op draad of boven in struikjes. Door deze verschillen in gedrag en in de wetenschap dat er ongeveer 40 dagen tussen het eerste ei van nest 1 en nest 2 zitten, kan een goede indruk verkregen worden van wat er gaande is in het veld en hoeveel nestpogingen ondernomen zijn.

Een voorbeeld: op 1 mei zie ik om 11:00 een mannetje dat af en toe wat zingt in een territorium waar ik eerder een paartje zag. Om 11:07 zie ik het vrouwtje ook en zij foerageert snel en druk: ze broedt! Na een minuut of 10 zal ze naar haar nest terugvliegen en zal ik de nestlocatie vinden, mits ze niet verdwijnt achter die rietkraag. Om 11:20 vliegt ze hard weg en helaas verdwijnt ze uit beeld. Ik weet nu dat ze broedt, maar niet precies waar. Op 8 mei ben ik weer present en meteen zie ik man en vrouw stil naast elkaar. De man foerageert wat, de vrouw poetst rustig en foerageert ook wat gedurende de 10 minuten dat ik haar observeer: ze is niet meer aan het broeden en haar nest is mislukt. Op deze manier stel ik vast dat haar eerste broedpoging is mislukt en door zo te blijven waarnemen kun je vaststellen hoeveel broedpogingen ondernomen zijn en welk deel daarvan succesvol is geweest.

Op de Planken Wambuis is mislukking van een nest makkelijk vast te stellen door afwezigheid van eieren of jongen in het gevolgde nest wanneer die nog wel in het nest aanwezig moesten zijn geweest.

Nestsucces, paarsucces en het aantal uitgevlogen jongen per paar per jaar

Het nestsucces is berekend op de 'klassieke' manier, dat wil zeggen als het aandeel succesvolle nesten (nesten waarvan ten minste een jong is uitgevlogen) van het totaal aantal nesten. Ik heb de Mayfield-methode niet gebruikt, hoewel de Mayfield-methode vaak een betrouwbaarder beeld geeft van nestsucces (Beintema 1992), om een vergelijking te kunnen maken met de andere studies waar nestsucces ook op de 'klassieke' manier berekend was (tabel 2).

Het paarsucces is het aandeel paartjes (exclusief ongepaarde mannen) van het totaal aantal paartjes dat in het broedseizoen ten minste een jong heeft doen uitvliegen. Ongepaarde mannen laat ik hier buiten beschouwing, omdat ik per gebied en per jaar hooguit een enkeling vaststelde. In het Binnenveld waren de paartjes goed te onderscheiden, omdat de dichtheid laag was; ze zaten meer verspreid dan op de Planken Wambuis. Hierdoor was het meestal geen probleem een nestlocatie toe te wijzen aan een paartje. Op de Planken Wambuis heb ik meerdere nesten gevonden waarvan ik niet met zekerheid wist bij welk paar ze hoorden. Paartjes verplaatsen zich soms, soms heb ik een paartje aanvankelijk gemist in een onder-bezocht deel van het terrein of een nest zat tussen paartjes in, enzovoort. Maar voor bepaling van het nestsucces is het feitelijk van geen belang te weten van welk paar een nest is: het gaat louter

en alleen om de afloop van het nest. Voor bepaling van het paarsucces is het wel van belang te weten bij welk paar een nest (of uitgevlogen jongen, wanneer een nest aanvankelijk gemist is) hoort. Om de steekproef zuiver te houden heb ik alleen de gegevens van paartjes gebruikt die het hele seizoen in hetzelfde territorium verbleven. Dit houdt in dat de in de loop van het seizoen opduikende paartjes (verplaatsingen van elders?; volgens Agatho (1961) kunnen tussen broedsels verplaatsing tot 630 meter plaatsvinden) buiten beschouwing zijn gelaten. Dat geldt ook voor paartjes die in het begin van het seizoen aanwezig waren en vervolgens in geen velden of wegen meer te bekennen waren (hetgeen Agatho (1961) ook was opgevallen; misschien door predatie van een van beide oudervogels?).

Om het aantal uitgevlogen jongen per paar per jaar te berekenen moet het aantal nestpogingen en het aantal uitgevlogen jongen per nest bekend zijn. De eerste factor heb ik onderzocht zoals beschreven in de vorige paragraaf, voor de tweede factor ben ik als volgt te werk gegaan. Het aantal uitgevlogen jongen per nest heb ik gesteld op het aantal jongen in het nest enkele dagen voor uitvliegen. Ik streefde ernaar de jongen rond dag 11 te ringen, vier dagen voor uitvliegen op dag 15. In het zeldzame geval dat er een jong uit het nest verdwijnt is dat meestal op jongere leeftijd, hoewel ik dat niet gekwantificeerd heb. Het aantal uitgevlogen jongen is lastiger, en misschien ook onnauwkeuriger, te

Tabel 1. Gemiddeld $\pm$ standaarddeviatie nestsucces, paarsucces en het aantal uitgevlogen jongen per paar per jaar in de jaren 2023-25, voor het Binnenveld en de Planken Wambuis. De getallen tussen haakjes in de drie kolommen geven respectievelijk (1) het aantal succesvolle nesten en het totale aantal nesten; (2) het aantal succesvolle paren en het totale aantal paren, en (3) het totaal aantal jongen met het totale aantal paren. *Mean $\pm$ standard deviation nest success, pair success and the number of fledglings per pair per year for the years 2023-25, in Binnenveld and Planken Wambuis. The numbers between brackets in the three columns concern, respectively: (1) the number of successful nests and the total number of nests; (2) the number of successful pairs and the total number of pairs; and (3) the total number of fledglings and the total number of pairs.*

	nestsucces nest success	paarsucces pair success	# uitgevlogen jongen / paar # fledglings / pair
Binnenveld	0.37 $\pm$ 0.15 (31/84)	0.58 $\pm$ 0.28 (23/40)	3.5 $\pm$ 1.7 (139.5/40)
Planken Wambuis	0.85 $\pm$ 0.12 (93/109)	0.96 $\pm$ 0.06 (43/45)	8.6 $\pm$ 1.5 (387/45)

Tabel 2. Klassiek berekend nestsucces van Roodborsttapuiten in de huidige studie vergeleken met een aantal andere studies. *Nest success of Stonechats as fraction successful nests of all nests: results of the current study compared to nest success in other studies,*

nestsucces nest success	habitat habitat	# nesten # nests	jaren years	land country	bron source
0.37	grasland – pasture	84	2023-25	NL	deze studie – this study
0.46	heide – heathland	146	2010-13	B	Vermeersch <i>et al.</i> 2013
0.59	kustduin – coastal dunes	120	2015,2019-21	NL	van Oosten 2025
0.59	divers – varied	553	1947-58	NL	Agatho 1961
0.62	heide – heathland	78	1974-78	NL	Bijlsma 1978
0.66	weiland/grasland – meadow/pasture	237	1976-86	DE	Flinks & Pfeifer 1987
0.66	heide – heathland	106	2020-23	NL	van Oosten 2025
0.79	heide/grasland – heathland/pasture	131	1977-80	GB	Greig-Smith 1982
0.85	heide – heathland	109	2023-25	NL	deze studie – this study

bepalen door tellingen van de jongen na uitvliegen, omdat jongen de eerste dagen nog grotendeels verborgen zitten in de vegetatie en omdat predatie in deze eerste dagen vaak hoog is (Sullivan 1989, Naef-Daenzer *et al.* 2001, Dybala *et al.* 2013). Hierdoor loopt het aantal uitgevlogen jongen gerede kans onderschat te worden.

Een aantal paartjes heb ik niet meegenomen in de berekening van het aantal uitgevlogen jongen per jaar, omdat ze niet het hele seizoen gevolgd konden worden. Deze paartjes verdwenen in de loop van het seizoen door het maaien van greppeltaluds of sterke opslag van Riet *Phragmites australis* (zie Discussie).

In het Binnenveld heb ik het aantal uitgevlogen jongen per nest niet kunnen bepalen, omdat ik daar geen nesten opzocht en dus niet wist hoeveel jongen er in het nest aanwezig waren. Om hier een mouw aan te passen, heb ik gewerkt met het gemiddelde aantal uitgevlogen jongen per nest van de Zuidwest-Veluwe, inclusief de Planken Wambuis, voor de periode 2020-25 (de gehele periode dat ik onderzoek heb gedaan op deze heidevelden). Bij 131 succesvolle nesten, gevonden gedurende het hele broedseizoen, vlogen 4.5 ± 1.1 jongen uit per nest (gemiddelde plusminus standaarddeviatie). Dit aantal heb ik gebruikt om het aantal uitgevlogen jongen per paar per jaar te berekenen voor zowel nesten in het Binnenveld als voor nesten op de Planken Wambuis. Hoewel het aantal in het Binnenveld onbekend is, vermoed ik niet dat de verschillen groot zullen zijn tussen de gebruikte 4.5 jongen en het werkelijk aantal uitgevlogen jongen per nest, omdat het jaarlijks aantal geproduceerde jongen vooral wordt bepaald door het aantal succesvolle nesten en niet zozeer door een jong meer of minder per nest.

Populatie op eigen benen?

Deze vraag kunnen we onderzoeken aan de hand van een basaal populatiemodel, waarin geen rekening wordt gehouden met immi- en emigratie en de populatie dus voor zijn voortbestaan afhankelijk is van eigen aanwas en de mate waarin jonge en volwassen Roodborsttapuiten overleven tot hun eerste respectievelijk hun volgende broedseizoen. Met onderstaande formule kunnen we berekenen hoeveel jongen per broedpaar jaarlijks moeten uitvliegen (R_{t+1}) om de populatie stabiel te houden:

$$R_{t+1} = 2 * (1 - O_{ad}) / O_{juv}$$

Hierin is O_{ad} de overleving van volwassen vogels en O_{juv} de overleving van jongen tussen moment van uitvliegen en broeden in het volgende jaar (eerstejaarsoverleving). De factor $(1 - O_{ad}) / O_{juv}$ wordt met 2 vermenigvuldigd om de benodigde reproductie per broedpaar (twee vogels) te krijgen. Bij gebrek aan eigen data over overleving van Roodborsttapuiten gebruik ik gegevens uit een Franse studie



Herman van Oosten

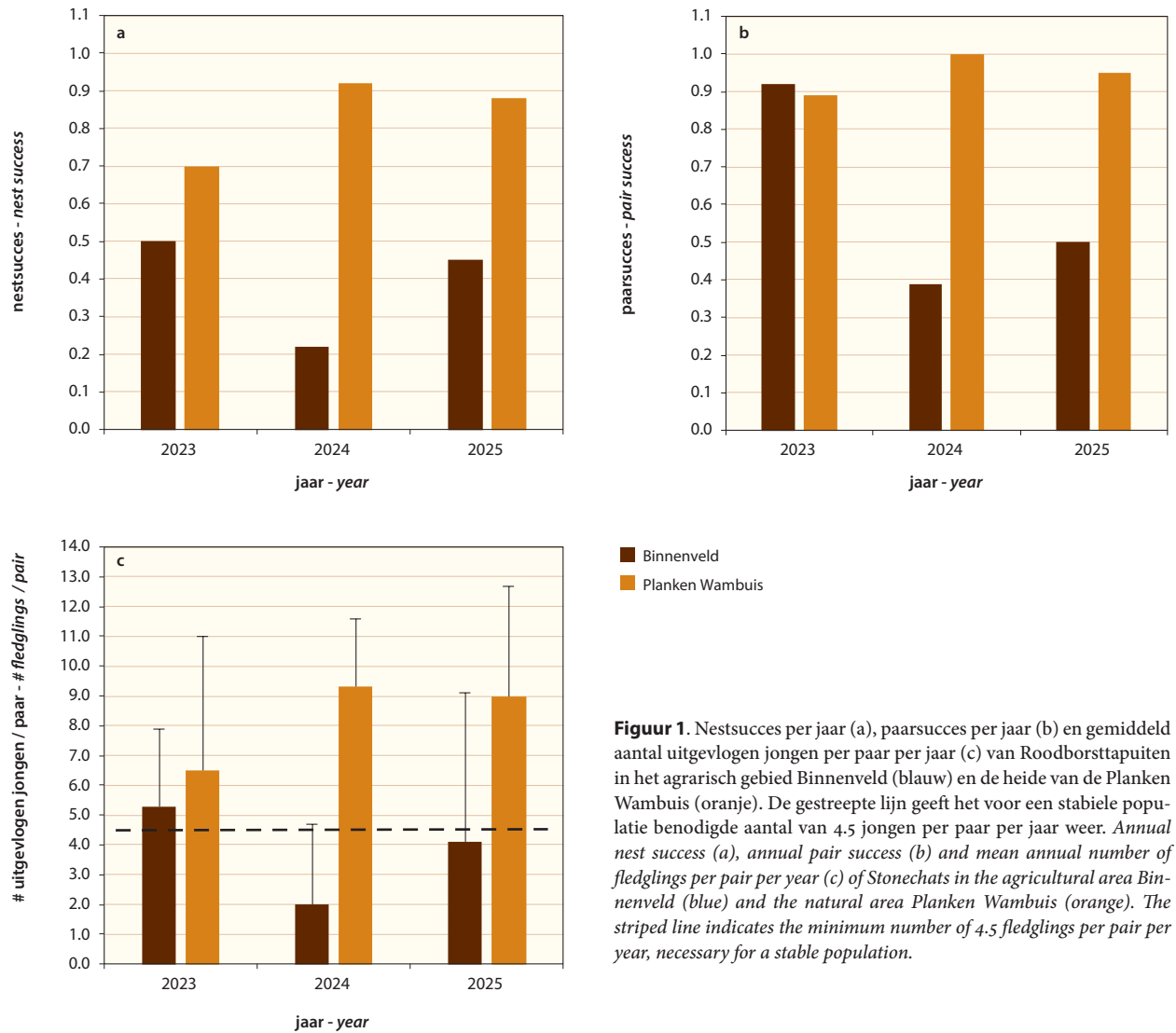
In het Binnenveld werd niet naar nesten gezocht, omdat die gebouwd werden in dichte, slappe vegetatie in en langs greppels, zoals dit nest. Een nestbezoek zou de kans op predatie kunnen vergroten, iets wat ik wilde vermijden, Binnenveld 22 april 2023. *I did not search for nests in Binnenveld, because nests were built in dense, limp vegetation in and along ditches like this nest. Nest visits could increase the chance of predation, something that I wanted to avoid.*

voor volwassen vogels (Gailly *et al.* 2020). In deze studie bedroeg de jaarlijkse overleving 0.36-0.47. Er zijn geen cijfers beschikbaar voor de overleving van jongen. De eerstejaarsoverleving bij de verwante Tapuit *Oenanthe oenanthe* in de duinen bij Castricum is 0.21-0.30 (jaren 2009-13; van Oosten & Schekkerman 2021). Ik gebruik deze cijfers als inschatting voor de overleving van jonge Roodborsttapuiten tot hun eerste broedseizoen.

RESULTATEN

Aantal paartjes en nestlocaties

In het Binnenveld werden respectievelijk 12, 18 en 10 paartjes gevolgd in 2023-25, op de Planken Wambuis respectievelijk 9, 16 en 20 paartjes. Dit zijn dus paartjes die het hele seizoen honkvast en zichtbaar waren. Van de 84 nesten in het Binnenveld zaten er 79 in het talud van greppels, 3 nesten tot 2 meter van een greppel in het veld en 2 in wegbermen, alle op de grond. De nesten op de Planken Wambuis zaten over het algemeen in Struikhei of in pollen Pijpenstrootje.



Figuur 1. Nestsucces per jaar (a), paarsucces per jaar (b) en gemiddeld aantal uitvlogen jongen per paar per jaar (c) van Roodborsttapuiten in het agrarisch gebied Binnenveld (blauw) en de heide van de Planken Wambuis (oranje). De gestreepte lijn geeft het voor een stabiele populatie benodigde aantal van 4.5 jongen per paar per jaar weer. *Annual nest success (a), annual pair success (b) and mean annual number of fledglings per pair per year (c) of Stonechats in the agricultural area Binnenveld (blue) and the natural area Planken Wambuis (orange). The striped line indicates the minimum number of 4.5 fledglings per pair per year, necessary for a stable population.*

Nestsucces, paarsucces en het aantal uitvlogen jongen

Van de 84 nesten in het Binnenveld waren er 31 succesvol, en van de 109 nesten op de Planken Wambuis waren er 93 succesvol. Daarmee was het gemiddelde nestsucces in het agrarische Binnenveld fors lager dan op de heidevelden van de Planken Wambuis ($\chi^2 = 48.4$, $P < 0.001$; tabel 1).

Ook het gemiddelde paarsucces is lager in het Binnenveld dan op Planken Wambuis ($\chi^2 = 17.7$, $P < 0.001$; tabel 1) en het gemiddelde aantal uitvlogen jongen per paar is daarmee ook lager in het Binnenveld (tabel 1). De verschillende 'successen' en de jongenproductie verschilden tussen jaren (figuur 1).

Populatie op eigen benen?

Bij een volwassenoverleving van 0.36-0.47 en eerstejaarsoverleving van 0.21-0.30 zijn 3.5-6.1 jongen per broedpaar

nodig om de populatie stabiel te houden, al naar gelang de combinatie van de vier overlevingscijfers. Bij een gemiddelde overleving zijn 4.5 jongen per paar per jaar nodig. De populatie in het Binnenveld produceert in één van de drie jaren genoeg jongen om te voldoen aan het gemiddelde theoretisch benodigd aantal jongen, maar de populatie op de Planken Wambuis produceerde in alle jaren meer jongen dan nodig is voor instandhouding van de populatie. Dit suggereert dat de heidepopulatie als een bron van Roodborsttapuiten kan fungeren voor populaties elders.

DISCUSSIE

De populatie Roodborsttapuiten in het agrarische gebied van het Binnenveld staat er minder rooskleurig voor dan die op de Planken Wambuis. Nest- en paarsucces zijn lager

en dat geldt ook voor het aantal uitgevlogen jongen per paar. Voordat er conclusies worden getrokken over het lage nestsucces in het Binnenveld, moeten we dat eerst in perspectief plaatsen. Is het nestsucces in het Binnenveld werkelijk laag of lijkt dat alleen maar zo, omdat het succes op de Planken Wambuis erg hoog is? Zoals uit tabel 2 naar voren komt, is beide waar. Vergeleken met andere studies is het nestsucces in het Binnenveld erg laag en het nestsucces op de Planken Wambuis erg hoog, althans in de onderzoekjaren 2023-25. In eerdere jaren was het nestsucces op de Zuidwest-Veluwe (inclusief de Planken Wambuis) bijna 0.2 jongen per jaar lager (tabel 2; van Oosten 2025) en meer in lijn met andere studies. Het nestsucces varieert tussen jaren, mogelijk afhankelijk van bijvoorbeeld het aantal predatoren en de beschikbaarheid van andere prooien voor deze predatoren. Als het lage nestsucces in het Binnenveld representatief is voor de lange termijn, dan is deze populatie kwetsbaar. Immers, rondom de gevolgte paren in het Binnenveld komen geen populaties voor, afgezien van verspreide losse broedparen. Daardoor kent deze populatie een geïsoleerder voorkomen dan op de Planken Wambuis, waar de heipopulatie deel is van een grote, aaneengesloten populatie op de Veluwe. Hierdoor kan een lokale lage jongenproductie in slechte jaren worden gecompenseerd door immigratie vanuit naburige deelpopulaties. In het Binnenveld daarentegen kunnen slechte jaren moeilijker worden opgevangen door juist een gebrek naburige populaties.

In het Binnenveld is het aantal jongen per paar per jaar (namelijk 3.5 jongen) in twee van de drie jaren theoretisch te laag om de populatie stabiel te houden, terwijl op de Planken Wambuis meer jongen uitvliegen dan nodig (gemiddeld namelijk 8.6 jongen per paar/jaar). Hoe is dat in andere studies? Op de Ginkelse Heide (nabij Ede Gld) vond Bijlsma (1978) een gemiddelde van 8.1 jong per paar per jaar en Flinks & Pfeifer (1987) vonden in grasland (Noordrijn-Westfalen) 8.5 jongen per paar per jaar, beide dus nauwelijks afwijkend van het huidige aantal op de Planken Wambuis en beide hoger dan in het Binnenveld. Net zoals op de Planken Wambuis vliegen hier dus ongeveer vier jongen per paar meer uit dan theoretisch benodigd voor een stabiele populatie. Onbekend is waar al deze jongen zich zullen vestigen in hun eerste broedseizoen, omdat als nestjong ge(kleur)ringde Roodborsttapuiten maar zelden worden teruggemeld als broedvogels. Agatho (1961) vond jongen terug op enkele kilometers, tot maximaal 14 km, van hun geboorteplek. Tot de verbeelding sprekend is een Roodborsttapuit die ik op 6 mei 2015 als nestjong ringde in het Noordhollands Duinreservaat en vervolgens op 4 april 2016 is vastgesteld op Helgoland, 283 kilometer van de ringplaats. Dit wijst erop dat het Binnenveld, hemelsbreed 13 kilometer van de Planken Wambuis, binnen bereik van Veluwe Roodborsttapuiten ligt. Of Roodborsttapuiten

van de hei zich ook daadwerkelijk vestigen in het agrarisch gebied is helaas nog een onbeantwoorde vraag.

Oorzaken lage jongenproductie Binnenveld

Nesten van Roodborsttapuiten in het Binnenveld staan niet alleen bloot aan nestpredatie, zoals het geval is in natuurgebieden, maar ook aan directe en indirecte effecten van de agrarische bedrijfsvoering. Op de heide is predatie van nesten de belangrijkste mislukkingsoorzaak (gevolgte nesten zijn leeg voor de jongen hadden moeten uitvliegen). Volgens een Duitse studie geldt dit ook voor nesten in greppels langs graslanden (Flinks & Pfeifer 1987). Als predatoren noemen zij muizen, wezels en kraaiachtigen. In de duinen bij Castricum waren Vossen *Vulpes vulpes* de belangrijkste nestpredator (van Oosten 2016). Van de in totaal zes nesten die ik heb bezocht in het Binnenveld zijn er twee mislukt, beide gepredeerd. Het is zeer waarschijnlijk dat het lage nestsucces ook hier te wijten is aan predatie, vermoedelijk door de bekende set aan predatoren: muizen, marterachtigen en kraaiachtigen. Ik zag ook regelmatig huiskatten door de weilanden struinen. Verder zijn ook Fazanten *Phasianus colchicus* algemeen in het Binnenveld. Van deze soort zag ik mannetjes bij twee verschillende roodborsttapuitnesten, wat resulteerde in een voerstap en hevig alarm van beide ouders. Waarschijnlijk is dit niet ten onrechte, omdat Fazanten een 'kleine vogel' als prooi niet versmaden (Glutz von Blotzheim *et al.* 1973).

Naast nestpredatie speelt de agrarische bedrijfsvoering ook een rol bij het nestsucces van Roodborsttapuiten in het Binnenveld. In de eerste plaats kunnen nesten worden uitgemaaid, wat ik in ieder geval bij één nest heb vastgesteld (kapot nest gevonden). In de tweede plaats kunnen nesten worden 'vrijgemaaid', wat wil zeggen dat nesten het maaien zelf hebben overleefd, maar dat de dekking volledig verdwenen is. Deze nesten liggen vervolgens open en bloot, waardoor predatoren deze nesten vermoedelijk makkelijk kunnen vinden. Hoewel deze nesten uiteindelijk door predatie aan hun einde kwamen, is predatie zeer vergemakkelijkt door maaien. Dit heb ik bij in ieder geval drie nesten vastgesteld. In de derde plaats worden greppel- en slootkanten soms in het broedseizoen gemaaid, waardoor nestgelegenheid verdwijnt en paartjes verdwijnen of voortijdig stoppen met broeden.

Daarnaast speelt sterke vegetatieontwikkeling in greppels een vermoedelijk beperkende rol. Een aantal greppels vormt aan het begin van het broedseizoen een geschikte broedlocatie met uitkijpaaltjes, prikkeldraad en geschikte vegetatie op de greppeltaluds. Echter, in de loop van het seizoen schiet Riet dusdanig hoog op dat greppels en paaltjes plus draad overgroeid raken. Waarschijnlijk zijn deze locaties dan nauwelijks meer geschikt om te broeden, waardoor paartjes moeten verkassen naar elders.

Het verschil tussen het Binnenveld en natuurterreinen,

zoals de Planken Wambuis, is dat het voor nestpredatoren in het Binnenveld aanzienlijk makkelijker moet zijn om nesten te vinden. Door frequent maaien is het grasland 5-15 cm hoog en daarmee goed begaanbaar voor predatoren. Voeg daarbij dat er in de graslanden zelf vermoedelijk weinig prooien te vinden zijn en de gedachte is niet zo vreemd dat predatoren snel hun weg weten te vinden naar de ruigere greppels waar nesten en vast ook andere prooien zitten, en dat ook nog eens op een smal en daardoor goed af te zoeken gebied. Op de heide is het af te struinen potentieel geschikt terrein vele malen groter en worden predatoren minder aangetrokken door smalle/kleine, afwijkende structuren: die zijn er immers niet. Hierdoor is bij eenzelfde dichtheid aan predatoren het aandeel gepredeerde nesten vermoedelijk lager dan in het agrarisch gebied, conform de resultaten van deze studie.

Voedsel als knelpunt in het agrarisch gebied?

Frequent gemaaid en bemest grasland bevat vaak minder soorten (de Vries *et al.* 2026), kleinere aantallen en/of kleinere ongewervelden dan extensiever benutte graslanden (Siepel *et al.* 1990, Schekkerman & Beintema 2007, Frazão *et al.* 2017). Voor nestvliedende kuikens van de steltlopers onder de weidevogels leidt dit tot voedselproblemen,

omdat zij lokaal hun geschikte prooien moeten vangen (Schekkerman & Boele 2009). Bij zangvogels speelt voedselabundantie en -grootte in het grasland zelf een minder grote rol, omdat oudervogels mobiel zijn en elders voedsel voor de jongen kunnen zoeken (in ieder geval Veldleeuwervogels *Alauda arvensis*: Kuiper *et al.* 2013, 2015). Vermoedelijk hebben agrarische Roodborsttapuiten geen voedselproblemen in de greppels die ze hebben uitgekozen om hun jongen groot te brengen. In de ruige begroeiing zal vast voldoende voedsel te vinden zijn (Flinks & Pfeifer 1993) en door hun geringe grootte hebben Roodborsttapuiten relatief weinig voedsel nodig. Misschien is hun geringe grootte wel de belangrijkste reden dat smalle kruidenrijke of ruige randjes langs slootkanten een locatie al snel geschikt maken (Hustings & van Noorden 1999), samen met hun nestplaatskeuze op relatief ongestoorde greppeltaluds?

Afrastering en struweel voor agrarische Roodborsttapuiten

In het Binnenveld maken Roodborsttapuiten hun nesten in ruige, niet te frequent gemaaide taluds van greppels en sloten, waar ze ook hun voedsel zoeken vanaf prikkeldraad en paaltjes. Deze habitatkeuze is vaker beschreven voor intensief benut agrarisch gebied (Hustings 1986, Flinks & Pfeifer



Herman van Oosten



Herman van Oosten

Afbeelding 2. Het effect van paaltjes met enkele afrastering op de vegetatie en broedgelegenheid. Links: Greppel zonder paaltjes, prikkeldraad en overjarige begroeiing. Rechts: greppel met paaltjes, prikkeldraad en overjarige begroeiing, tegenover de greppel op de linker foto, beide aan dezelfde weg. Roodborsttapuiten bouwden hun nest in deze greppel. *The effect of fence posts with barbed wire on vegetation and nesting opportunity. Left: ditch without barbed wire fence posts and standing vegetation. Right: ditch with barbed wire fence posts and concomitant nesting vegetation, where Stonechats made their nest.*

1993, van der Weide & Jacobs 2004, Schoppers 2005). De paaltjes en bijbehorend draad hebben een tweeledige functie: ze zijn zowel uitkijkpost als barrière voor maaimachines tijdens het maaien, waardoor de vegetatie wat ruiger wordt (afbeelding 2) en nesten over het algemeen gespaard worden (afbeelding 3, links), hoewel greppels nu en dan ook in het broedseizoen gemaaid worden (afbeelding 3, rechts). Nog bestaande afrasteringen moeten behouden blijven, zodat Roodborsttapuiten over nestplekken blijven beschikken en voedsel kunnen zoeken. In de studieperiode is bij ten minste twee greppels de afrastering verwijderd, waarna de aanwezige ruigte ook spoedig werd gemaaid. Ook is ten minste eenmaal de helft van een dubbele afrastering (aan beide kanten van de greppel een afrastering) verwijderd, terwijl juist dubbele omheiningen blijkbaar geschikt zijn voor Roodborsttapuiten (Flinks & Pfeifer 1993). Bestaande greppels zonder afrasteringen kunnen alsnog worden voorzien van afrasteringen, het liefst aan weerszijden van de greppel. Hier en daar een Meidoorn (*Crataegus sp.*), Hondсроos *Rosa canina*, braam *Rubus sp.* of een andere soort laten doorschieten is van belang als uitkijkpost en bron van insecten. De combinatie van extensief gemaaide greppels met afrastering en hier en daar een struik bij de greppel is prima voor Roodborsttapuiten en gaat niet of nauwelijks

ten koste van de oppervlakte te maaien gras. Wanneer over een grotere oppervlakte dan nu het geval is geschikt habitat wordt gecreëerd, zal mogelijk een stabielere populatie ontstaan die minder kwetsbaar is voor lokaal laag reproductief succes. Daarnaast is enig struweel en enige verruiging niet alleen gunstig voor Roodborsttapuiten, maar ook voor andere insecteneters in het agrarisch gebied, zoals Grasmus *Sylvia communis* (Klaassen *et al.* 2022).

CONCLUSIES

Tegen de trends van veel vogelsoorten in, is de Roodborsttapuit toegenomen in het agrarisch gebied. Uit deze studie blijkt dat in het Binnenveld het nestsucces en het aantal uitgevlogen jongen per paar per jaar laag is vergeleken met een simultaan uitgevoerde studie op de Planken Wambuis en literatuurgegevens. Vermoedelijk zijn de nesten in de smalle greppels, omgeven door een zee van intensief benut en prooidierarm grasland, kwetsbaar voor predatie. Hierdoor is de populatie in het Binnenveld waarschijnlijk afhankelijk is van immigratie van elders voor groei en persistentie. Het aanbod aan geschikt broedhabitat is eenvoudig te vergroten door het plaatsen van afrasteringen langs



Herman van Oosten



Herman van Oosten

Afbeelding 3. Links: het nest (in de witte cirkel) op het greppeltalud zit ongeveer 15 cm onder de maalijn en is dus net niet uitgemaaid (7 mei 2023). Rechts: vanaf juni worden in een aantal percelen de slootkanten gemaaid, waardoor nestgelegenheid midden in de broedtijd verdwijnt en mogelijk legfels worden uitgemaaid (17 juni 2023). *Left: this nest (encircled) was spared from mowing since it was 15 cm down on the ditch slope. Right: slopes of ditches are mown occasionally during the breeding season, causing the loss of nesting habitat and, perhaps, the loss of nests.*



Jeroen van Wijk

Paaltjes en afasteringen zijn voor Roodborsttapuiten van groot belang in intensief beheerde graslandgebieden. Ze bieden zowel uitzichtspunten als bescherming tegen maaien, Binnenveld, 13 april 2016. *Poles and fences are of great importance to European stonechats in intensively managed grassland areas. They provide both view points and protection against mowing.*

greppels en de vegetatie in deze greppels in beperkte mate te laten verruigen (afbeelding 2), al dan niet in combinatie met de aanplant van plukjes veldstruweel.

DANKWOORD

Het onderzoek in het Binnenveld werd mogelijk gemaakt dankzij giften aan Vogelbescherming Nederland (VBN) van het Fonds Edwin Bouw, het Otter Fonds en een particuliere donor. Tegelijkertijd konden de Roodborsttapuiten op de Zuidwest-Veluwe worden onderzocht dankzij financiering van Provincie Gelderland. Jules Bos (VBN) leverde commentaar op een eerdere versie van het manuscript, waarvoor hartelijk dank. Namens de redactie van Limosa leverden Romke Kleefstra en Morrison Pot commentaar op het manuscript, waarvoor hartelijk dank.

LITERATUUR

- Agatho 1961. De Roodborsttapuit *Saxicola torquata*, een onderzoek naar zijn leefwijze en broedbiologie. Publicatie van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg 15: 97-175.
- Beintema A. 1992. Mayfield moet: oefeningen in het berekenen van uitkomstsucces. Limosa 65: 155-162.
- Bieleman J. 1995. Anderhalve eeuw Gelderse landbouw. De geschiedenis van de Gelderse Maatschappij van Landbouw en het Gelderse platteland. Regio-Project, Groningen.
- Bijlsma R.G. 1978. De reproductie-kapaciteit van de Roodborsttapuit *Saxicola torquata*. Veldornithologisch Tijdschrift 1: 126-135.
- Both C. 2023. Gebaat bij een warmer klimaat? Hoe winterweer effect heeft op overwintering van Roodborsttapuit, Tjiftjaf en Zwartkop. Limosa 96: 158-173.
- Collar N.J. 2005. Family Turdidae (Thrushes). In: J. del Hoyo, A. Elliott & D.A. Christie (eds), Handbook of the birds of the world. Vol. 10. Cuckoo-shrikes to Thrushes, p. 781-82. Lynx Edicions, Barcelona.
- Dybala K.E., T. Gardali & J.M. Eadie 2013. Dependent vs. independent juvenile survival: contrasting drivers of variation and the buffering effect of parental care. Ecology 94:1584-1593.
- Fletcher K., P. Warren & D. Baines 2005. Impact of nest visits by human observers on hatching success in Lapwings *Vanellus vanellus*: a field experiment. Bird Study 52: 221-223.
- Flinks H. & F. Pfeifer 1987. Brutzeit, Gelegroße und Bruterfolg beim Schwarzkehlchen (*Saxicola torquata*). Charadrius 23: 128-140.
- Flinks H. & F. Pfeifer 1993. Vergleich der Habitatstrukturen ehemaliger und aktueller Schwarzkehlchen- (*Saxicola torquata*)-Brutplätze in einer agrarisch genutzten Landschaft. Ökologie der Vögel 15: 85-97.

- Frazão J., R.G.M. de Goede, L. Brussaard, J.H. Faber, J.C.J. Groot & M.M. Pulleman 2017. Earthworm communities in arable fields and restored field margins, as related to management practices and surrounding landscape diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 248: 1-8.
- Gailly R., L. Cousseau, J.-Y. Paquet, N. Titeux & M. Dufrêne 2020. Flexible habitat use in a migratory songbird expanding across a human-modified landscape: is it adaptive? *Oecologia* 194: 75-86.
- Glutz von Blotzheim U.N., K.M. Bauer & E. Bezzel 1973. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 5, tweede, herziene druk 1994. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Goedhart P., W. Teunissen & H. Schekkerman 2010. Effect van nestbezoek op weidevogels. Sovon-rapport 2009/01. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Greig-Smith P.W. 1982. Dispersal between nest-sites by Stonechats *Saxicola torquata* in relation to previous breeding success. *Ornis Scandinavica* 13: 232-238.
- Helm B., W. Fiedler & J. Callion 2006. Movements of European Stonechats *Saxicola torquata* according to ringing recoveries. *Ardea* 94: 33-44.
- Hustings F. 1986. Veranderingen in de stand van de Roodborsttapuit *Saxicola torquata* in 1970-84. *Limosa* 59: 153-162.
- Hustings F. & B. van Noorden 1999. De Roodborsttapuit laat zich niet uit het veld slaan. *Limburgse Vogels* 10: 62-67.
- Klaassen R., S. de Vries, E. Ringelberg & P.H. Mulder 2022. Geelgors en grasmus blij met struweel in akkerland. *De Levende Natuur* 123: 54-59.
- 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.
- Mildenberger H. 1984. *Die Vogel des Rheinlandes*, 2. Kilda, Greven.
- Naef-Daenzer B., F. Widmer & M. Nuber 2001. Differential postfledging survival of Great and Coal Tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70: 730-738.
- van Noorden B. 2018. Roodborsttapuit *Saxicola rubicola*. In: *Sovon Vogelonderzoek Nederland, Vogelatlas van Nederland*, p. 518-519. Kosmos Uitgevers, Utrecht/Antwerpen.
- van Oosten H.H. 2016. Een pilotstudie naar nestpredatoren van in het duin broedende Graspiepers en Roodborsttapuiten. *Limosa* 89: 179-184.
- van Oosten H.H. 2025. Clutch size and breeding ecology of multi-brooded European Stonechats *Saxicola rubicola* in acidic inland heathlands and calcareous coastal dunes. *Ardea* 113: 75-90.
- van Oosten H.H. & H. Schekkerman 2021. Female-biased adult sex ratio in relation to sex-specific adult and first-year survival, fledgling sex ratio and dispersal in a migratory passerine. *Ardea* 109: 55-65.
- Oosterveld E., D. Kleijn & H. Schekkerman 2008. Ecologische kenmerken van weidevogeljongen en de invloed van beheer op de overleving. Rapport DK nr. 2008/090. Kenniskring Weidevogels, Ede/Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek, Veenwouden/Alterra, Wageningen/Vogeltrekstation, Heteren.
- Schekkerman H. & A.J. Beintema 2007. Abundance of invertebrates and foraging success of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* chicks in relation to agricultural grassland management. *Ardea* 95: 39-54.
- Schekkerman H. & A. Boele 2009. Foraging in precocial chicks of the black-tailed godwit *Limosa limosa*: vulnerability to weather and prey size. *Journal of Avian Biology* 40: 369-379.
- Schoppers J. 2005. Roodborsttapuit *Saxicola rubicola* herovert het agrarisch landschap? *Vlerk* 22: 65-72.
- Siepel H. 1990. The influence of management on food size in the menu of insectivorous animals. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting* 1: 69-74.
- Speek B.J. & G. Speek 1984. Thieme's vogeltrekatlas. Thieme, Zutphen.
- Sullivan K.A. 1989. Predation and starvation: age-specific mortality in juvenile Juncos (*Junco phaeotus*). *Journal of Animal Ecology* 58: 275-286.
- Teixeira R.M. (red) 1979. *Atlas van de Nederlandse broedvogels*. Natuurmonumenten, 's Graveland.
- Vermeersch G., L. De Bruyn, G. Laurijssens, A. Jacobs, S. Baeten & G. De Blust 2013. Effecten van begrazing op grondbroedende vogelsoorten in heidegebieden. INBO.R.2014.702607 D/2013/3241/285. INBO, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Brussel.
- de Vries R., J.G. van Paassen, R. Ploeg, A. Noordam, K. Verhoogt & D. Kleijn 2026. Land use intensification transforms grassland arthropod communities: A few winners expand but most species disappear. *Biological Conservation* 313: 111522.
- van der Weide M. & J. Jacobs 2004. Roodborsttapuit en Geelgors als broedvogel van Groesbeek (1975-2002). *De Mourik* 30: 2-9.

Herman van Oosten, Oenanthe Ecologie, Wageningen; herman_vanoosten@yahoo.co.uk

On the reproductive success of Stonechats *Saxicola rubicola* in agricultural grasslands and inland heathlands near Wageningen, the Netherlands

Given the negative population trends of many bird species breeding in intensively used agricultural areas, the increasing breeding numbers of the European Stonechat *Saxicola rubicola* in these areas is remarkable. The question I sought to answer is whether Stonechats breeding in agricultural areas produce a sufficient number of offspring per year to maintain their population or whether they depend on immigration from surrounding populations. In the breeding seasons of 2023-25, I studied Stonechats in the agricultural area Binnenveld and a more natural, heathland area Planken Wambuis and found that nest success, pair success and the mean number of fledglings produced

per pair/year was lower in the agricultural compared to the heathland area (Table 1, Fig.1). Stonechats need, on average, to fledge 4.5 chicks per pair/year to maintain a stable population. However, Stonechats in the agricultural area produced, on average, only 3.5 fledglings per pair/year. This population thus appears not to be self-sufficient. In contrast, Stonechats breeding in the heathland area produced, on average, 8.6 fledglings per pair/year. This study suggests that, at least in some years, Stonechats in the agricultural may be dependent on immigration, which may originate from nearby natural areas.