

Broedsucces en voedsielecologie van Tapuiten in de Nederlandse kustduinen

Chris van Turnhout¹, Peter Beusink², Job Aben³ en Marten Geertsma²

¹ SOVON Vogelonderzoek Nederland

² Stichting Bargerveen

³ Radboud Universiteit Nijmegen



SOVON-onderzoeksrapport 2006/14

*Deze rapportage is samengesteld
in samenwerking met Stichting Bargerveen / Radboud
Universiteit Nijmegen en in opdracht van Vogelbescherming-
Nederland en PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland*

COLOFON

© SOVON Vogelonderzoek Nederland en Stichting Bargerveen / Radboud Universiteit Nijmegen 2006

Dit rapport is samengesteld in opdracht van Vogelbescherming Nederland en PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland.

Wijze van citeren: van Turnhout C., Aben J., Beusink P. & Geertsma M. 2006. Broedsucces en voedsel生态学 van Tapuiten in de Nederlandse kustduinen. SOVON-Onderzoeksrapport 2006/14. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen en Stichting Bargerveen / Radboud Universiteit, Nijmegen.

Niets uit dit rapport mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van SOVON en/of de opdrachtgever.

ISSN: 1382-6271

SOVON Vogelonderzoek Nederland
Rijksstraatweg 178
6573 DG Beek-Ubbergen
Tel: 024 6848111
Fax: 024 6848122
E-mail: info@sovon.nl
Homepage: www.sovon.nl

Stichting Bargerveen / Radboud Universiteit Nijmegen
Afdeling Dierecologie en -ecofysiologie & afdeling Milieukunde
Postbus 9010 6500 GL Nijmegen
Tel: 024 3653288
Fax: 024 3653030
E-mail: p.beusink@science.ru.nl / h.esselink@science.ru.nl

Inhoudsopgave

Dankwoord	2
Samenvatting	3
1. Inleiding	5
2. Broedsucces in 2006	7
2.1. Inleiding	7
2.2. Methode	7
2.3. Resultaten	8
2.4. Discussie	8
3. Bezetting nestkasten in 2006	11
3.1. Inleiding	11
3.2. Methode	11
3.3. Resultaten	11
3.4. Discussie	11
4. Voedsel­ecologie	13
4.1 Inleiding	13
4.2. Beschrijving onderzochte nesten	13
4.2.1. Habitat	14
4.2.2. Broedsucces en conditie	17
4.3. Dieetsamenstelling van nestjonge Tapuuten	18
4.4. Prooigewicht en consumptie	30
4.5. Habitatgebruik	32
4.6. Voedselaanbod	35
4.6.1. Plaggen	37
4.6.2. Potvallen	38
4.6.3. Overige methoden	39
4.7. Synthese	39
4.8. Suggesties voor terreinbeheer	41
5. Werkplan 2007	43
Literatuur	45
Bijlagen	47

Dankwoord

De volgende mensen worden enorm bedankt voor het tellen van Tapuiten en het verzamelen van gegevens over broedsucces: W. Spoelder, J. Kleine, A. van Dijk, H.J. Ottens, W. van Manen, H. Olk, J. Postma, C. de Vries, C. Roobeek, R. Brouwer, G. Sanders, O. van der Klis, R. Felix, S. Deuzeman, O. Klaassen, D. Schermer, A. Dijkse, L. Dijkse, M. Klemann, R. Kleefstra, P. de Boer, C. Zuhorn, L. Bot, A. Ouwkerk en J. Vink.

De nestkasten werden in 2006 gecontroleerd door Lieuwe Dijkse, Ted Sluiter, Jan-Willem Vergeer en Willem van Manen. Bart Wouters en Albert Dees

assisteerden bij het veldwerk voor het dietonderzoek. Piet Zumkehr, Jeroen Voogd en Dick Groenendijk determineerden de vlinderrupsen in het Tapuitendiet en Joost Vogels de spinnen. Lieuwe Dijkse leverde biometriegegevens van Tapuiten op Texel. Hij ringde bovendien de nestjonge Tapuiten in het Noordhollands Duinreservaat. Commentaar op het concept-rapport en tekstbijdragen werden geleverd door Arnold van den Burg, Marijn Nijssen en Hans Esselink. Namens de opdrachtgevers zorgden Manon Tentij en Rienk Slings voor een prettige samenwerking.

Samenvatting

In het beschermingsplan Duin & Kustvogels van Vogelbescherming Nederland is de Tapuit een prominente aandachtsoort: weinig vogelsoorten zijn immers zo afhankelijk van open, droog duinhabitat. In het laatste kwart van de vorige eeuw is de soort sterk in aantal afgenomen als broedvogel in de Nederlandse kustduinen en heidevelden, een ontwikkeling die nog altijd voortduurt. Van de enkele duizenden paren in de jaren zeventig bleken er in 2005 nog slechts 250-300 over. Om meer grip te krijgen op (veranderingen in) de voedselsituatie van de Tapuit, en om er achter te komen hoe de voedselsituatie met specifiek terreinbeheer op termijn zou kunnen worden verbeterd, is in 2006 gestart met onderzoek naar de voedsel­ecologie in relatie tot broedsucces. De nadruk lag in het eerste jaar van onderzoek op het testen van verschillende methoden om voedselkeuze en voedselaanbod van nestjonge Tapuiten te kwantificeren. Op basis hiervan is een eerste beschrijving gemaakt van het dieet in de Nederlandse kustduinen. Daarnaast is informatie verzameld over het broedsucces van Tapuiten in de resterende kerngebieden in Nederland. Tenslotte zijn de in verschillende duinterreinen ingegraven nestkasten weer gecontroleerd om vast te stellen of ze door Tapuiten zijn bezocht en of er (succesvolle) broedgevallen hebben plaatsgevonden.

Alle belangrijke gebieden zijn in 2006 onderzocht op het voorkomen van Tapuiten. In deze gebieden is het aantal Tapuiten van 2005 op 2006 met 9% afgenomen. In 2006 zijn gemiddeld 2,5 vliegvlugge jongen per succesvol paar vastgesteld. Omdat in 46% van alle territoria waarvan broedsucces bekend was jongen uitvlogen, bedraagt het aantal vliegvlugge jongen berekend over alle paren ongeveer 1,2. In 2005 was het aantal vliegvlugge jongen per succesvol paar in dezelfde set van gebieden weliswaar iets lager (2,3), maar omdat het aandeel succesvolle territoria iets hoger was (56%), was het aantal vliegvlugge jongen berekend over alle paren vergelijkbaar (1,3). Geconcludeerd kan worden dat het broedsucces van Tapuiten in Nederland gemiddeld fors te laag is om de populatie stabiel te houden. Het verdient aanbeveling om het verzamelen van reproductiegegevens van territoriale Tapuiten ook in de toekomst voor te zetten.

Het aanbieden van kunstmatige nestgelegenheid in de vorm van nestkasten is niet effectief gebleken. Alleen in enkele Zeeuwse terreinen werden in zowel 2005 als 2006 aanwijzingen voor Tapuit-bezoek vastgesteld, maar broedgevallen werden nergens aangetroffen. Omdat een vergelijkbaar experiment aan de Franse Noordwestkust meer succes had, kan worden aangenomen dat de afname van het aantal Konijnenholen niet de belangrijkste factor voor de achteruitgang van

de Tapuit in de Nederlandse kustduinen is.

In 2006 is voedsel­ecologisch onderzoek uitgevoerd aan drie Tapuit-nesten in het Noordhollands Duinreservaat. In alle drie territoria is zowel het dieet van de nestjongen bepaald als het voedselaanbod bemonsterd. Gezien de late start van het onderzoek zijn alleen relatief 'late' broedsels gevolgd. De onderzochte nesten leverden respectievelijk 5, 4 en 2 vliegvlugge jongen op. Bij het laatste nest traden weliswaar verliezen op tijdens de nestfase, maar die zijn zeer waarschijnlijk een gevolg van een instabiele nestconstructie. Omdat behalve het broedsucces ook de conditie van de nestjongen goed was in vergelijking met de beschikbare referentiegegevens, zijn er geen aanwijzingen voor voedselproblemen in de nestjongenfase in de drie onderzochte territoria.

Het gebruik van geautomatiseerde camera-opstellingen bij het nest voldoet goed om het dieet van nestjonge Tapuiten op hoofdlijnen te kwantificeren. Het dieet is zeer divers van samenstelling, maar op gewichtsbasis is slechts een beperkt aantal prooigroepen belangrijk. Van meer naar minder belangrijk: twee soorten adulte bladspruitkevers (Rozenkever en Kleine Junikever), een onbekend aantal soorten larven van kniptorren, een onbekend aantal soorten rupsen van Macrolepidoptera vlinders (vooral nachtvlinders uit de Uilen-familie) en één soort rups van een Microlepidoptera vlinder, zeer waarschijnlijk de Mosmot. Gezamenlijk hebben deze soorten een gewichtsaandeel van 86%, 88% en 83% in het dieet van de drie gevolgde nesten. Opvallend is dat een deel van bovengenoemde prooien in de bodem leeft. Deze prooien worden waarschijnlijk op het gehoor opgespoord, hetgeen aangeeft dat de Tapuit niet alleen een zichtjager is.

De verschillen in dieet tussen de nesten zijn behoorlijk groot ten aanzien van het relatieve belang van de verschillende prooien. Diverse factoren kunnen deze verschillen verklaren, maar het is gezien de kleine steekproef niet goed mogelijk om deze te ontrafelen. Eén van de factoren is de periode in het broedseizoen: als gevolg van verschillende activiteitspieken van insecten varieert het aanbod en dus het dieet naarmate het broedseizoen vordert. De bijdrage van Rozenkevers in het dieet in het eerste nest wordt bijvoorbeeld overgenomen door de later vliegende Kleine Junikevers in de latere nesten. Daarnaast zijn de verschillende prooien op andere momenten van de dag en onder andere weersomstandigheden belangrijk als voedselbron. Ook dit zal voor een groot deel een gevolg zijn van verschillende activiteitspatronen van de insectensoorten. Bladspruitkevers worden het meest 's middags en bij zonnig weer gegeten, rupsen en kniptorlarven vooral 's ochtends en 's avonds en bij bewolkt of regenachtig weer. Hoewel de dieetsamenstelling tussen de territoria

sterk verschilt, zijn er geen indicaties dat dit ook resulteert in grote verschillen in de hoeveelheid aan nestjongen gevoerde biomassa.

In alle territoria worden absoluut gezien de meeste prooien gevangen in vegetaties met korte grassen of mos. Relatief gezien, dus rekening houdend met de oppervlakte van de onderscheiden vegetatietypen, is het beeld meer variabel. In twee van de territoria worden kort grazige vegetaties en open zand positief geselecteerd, terwijl lang grazige vegetaties met verspreide opslag negatief worden geselecteerd. In het derde territorium wordt opmerkelijk genoeg aan geen van de onderscheiden vegetatietypen de voorkeur gegeven. Lang gras met verspreide opslag lijkt vooral belangrijk tijdens regenachtig weer.

Alle onderscheiden vegetatietypen lijken belangrijk

voor een of meer van de belangrijke prooigroepen in het dieet van jonge Tapuiten. Bladsprietkevers worden onevenredig veel in hoge grassen met verspreide opslag gevangen. Kniporlarven worden vooral in kort grazige vegetaties en in mindere mate open zand gevangen. Ook vlinderrupsen worden bij voorkeur in vegetaties met kort gras en mos en in open zand gevangen.

Voordat toegespitste beheersadviezen geven kunnen worden, is uitbreiding van het voedselonderzoek in de komende jaren essentieel om de preciese knelpunten voor Tapuiten aan het licht te brengen. Op basis van de ecologie van enkele belangrijke prooien, grotendeels van vitale plantenwortels afhankelijke herbivoren, lijkt het op grote schaal reactiveren van verstuivingsprocessen ook voor Tapuiten een kansrijke maatregel te zijn.

1. Inleiding

In het beschermingsplan Duin & Kustvogels van Vogelbescherming Nederland is de Tapuit een prominente aandachtsoort: weinig vogelsoorten zijn immers zo afhankelijk van open, droog duinhabitat als de Tapuit. In het laatste kwart van de vorige eeuw is de Tapuit sterk in aantal afgenomen als broedvogel in de Nederlandse kustduinen en heidevelden, een ontwikkeling die nog altijd voortduurt. Van de enkele duizenden paren in de jaren zeventig bleken er in 1998-2000 hooguit 600-800 over te zijn (SOVON 2002). Vorig jaar, 2005, werd door Vogelbescherming Nederland en SOVON uitgeroepen tot het Jaar van de Tapuit, omdat een beter beeld van voorkomen en broedsucces van de Tapuit gewenst was, evenals meer zicht op de mogelijke factoren die dat bepalen. Dit heeft behalve een volledig en actueel beeld van de verspreiding en populatiegrootte (nog slechts 250-300 territoria in 2005), ook globale informatie opgeleverd over de habitatvoorkomst van Tapuiten, mede in relatie tot broedsucces (van Turnhout et al. 2006). Om de situatie voor Tapuiten te kunnen verbeteren, is echter meer inzicht in de oorzaken van de achteruitgang nodig. Aanvankelijk waren ontginning en bebossing van natuurlijke terreinen en veranderingen in het agrarisch gebied voor de landelijke populatie-afname verantwoordelijk. In de afgelopen decennia hebben vooral de vermestende en verzurende effecten van atmosferische depositie en de afname van Konijnenpopulaties hun tol geëist. Hierdoor is de open, kortgrazige voorkeurshabitat over grote oppervlakten is verdwenen. Desondanks zijn ogenschijnlijk geschikte terreindelen nog wel te vinden, zonder dat daar nog Tapuiten tot broeden komen. Het Jaar van de Tapuit heeft diverse aanwijzingen opgeleverd dat een afname van de hoeveelheid voor Tapuiten beschikbaar voedsel in veel gebieden momenteel het belangrijkste knelpunt is, waardoor ze niet meer tot broeden overgaan en/of een lager broedsucces hebben (van Turnhout

et al. 2006). Hiermee lijkt de situatie van de Tapuit vergelijkbaar met die van de Grauwe Klauwier: deze eens in duinen algemene insecteneter is nu verdwenen. Vergelijkend dieet-onderzoek tussen vitale en gedegradeerde populaties lijkt aan te wijzen dat voedsel de oorzaak van het verdwijnen is: er heeft een verschuiving plaatsgevonden van grote naar kleine prooien en karakteristieke duinsoorten zijn uit het dieet verdwenen (Beusink et al. 2003).

Om meer grip te krijgen op (veranderingen in) de voedselsituatie van de Tapuit, en om er achter te komen hoe de voedselsituatie met specifiek terreinbeheer op termijn zou kunnen worden verbeterd, is in 2006 gestart met onderzoek naar de voedsel­ecologie in relatie tot broedsucces. In dit rapport worden de resultaten beschreven. De nadruk lag in dit eerste jaar van onderzoek op het testen van verschillende methoden om voedselkeuze en –aanbod van nestjonge Tapuiten te kwantificeren. Op basis hiervan is een eerste beschrijving gemaakt van het dieet in de Nederlandse kustduinen. Daarnaast is, op dezelfde wijze als in het kader van het Jaar van de Tapuit, informatie verzameld over het broedsucces van Tapuiten in de resterende kerngebieden in Nederland. Tenslotte zijn de in verschillende duinterreinen ingegraven nestkasten weer gecontroleerd om vast te stellen of ze door Tapuiten zijn bezocht en of er (succesvolle) broedgevallen hebben plaatsgevonden. In 2005 werd weliswaar in geen van de nestkasten gebroed (van Turnhout et al. 2006), maar waarschijnlijk zijn ze te laat in het seizoen geplaatst en bovendien is er mogelijk sprake van een gewenningsperiode voordat ze worden geaccepteerd. Hoewel er weinig aanwijzingen voor zijn, geeft dit met een beperkte inspanning meer inzicht in de vraag of het nestaanbod in de duingebieden momenteel een belangrijke beperkende factor is.

2. Broedsucces in 2006

2.1. Inleiding

In combinatie met literatuurgegevens over overlevings­kansen van Tapuiten, kon aan de hand van een basaal populatiemodel worden becijferd dat de vastgestelde jongenproductie in Nederland in 2005 te laag was om de huidige populatie stabiel te houden (van Turnhout et al. 2006). Om de broedresultaten in 2005 in een breder perspectief te plaatsen, en mogelijk een start te maken met een jaarlijkse monitoring van broedsucces om eventuele trends in reproductie op het spoor te komen, zijn ook in 2006 het maximale broedstadium en het aantal uitgevlogen jongen bepaald van Tapuit­territoria in de resterende Nederlandse kerngebieden. In dit onderzoek zijn zowel kustduinen als binnenlandse heideterreinen betrokken.

2.2. Methode

Net als in 2005, is ook in 2006 aan tellers gevraagd om de in hun gebied aanwezige Tapuiten nauwkeurig en frequent te observeren en aan de hand van het gedrag het maximale broedstadium te bepalen. Daarnaast is voor een deel van de succesvolle broedgevallen informatie verzameld over het aantal uitgevlogen jongen.

Voor het tellen en het interpreteren van het gedrag van Tapuiten is een tellershandleiding opgesteld. Hierin worden aanwijzingen gegeven voor het uitvoeren inventarisaties en het onderscheiden van doortrekkende en territoriale vogels. Daarnaast worden de belangrijkste gedragingen van de Tapuit gedurende een drietal fasen in de broedcyclus (periode voorafgaand aan de eileg, eifase, jongenfase) kort uiteen gezet (van Turnhout et al. 2006).

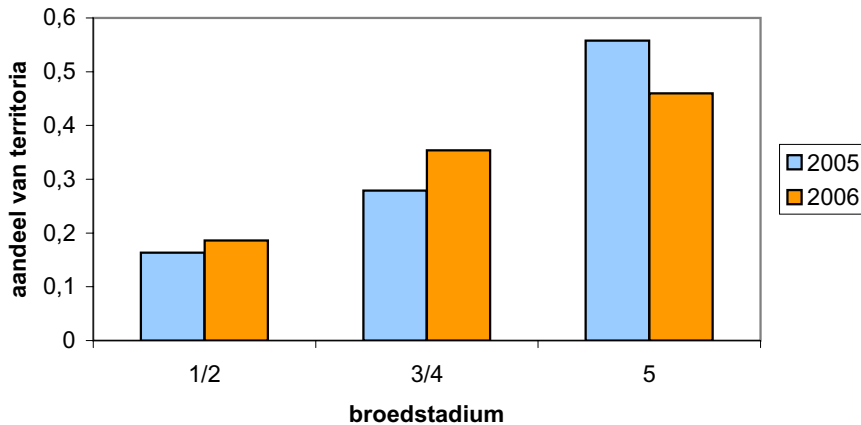
Voor het beschrijven van het (maximaal waargenomen) broedstadium per territorium worden de volgende vijf categorieën onderscheiden:

1. Ongepaard individu
2. Paar, (waarschijnlijk) geen nest
3. Paar, (waarschijnlijk) nest met eieren
4. Paar, (waarschijnlijk) nest met jongen
5. Uitgevlogen jongen.

Categorieën 3 en 4 konden worden gebruikt bij zowel een nestvondst als bij gedrag dat op de aanwezigheid van een nest wijst (wakend of alarmerend mannetje, aanvoer voedsel, etc.). Alleen gebieden die ook in de loop van juni zijn bezocht zijn in de analyse meegenomen.

Tabel 2.1. Aantal Tapuiten­territoria conform LSB-criteria per gebied in 2005 en 2006. Het totaal is exclusief Terschelling (onvolledig geteld in 2005).

gebied	regio	# terr. 2005	# terr. 2006
Diependal	Drenthe	2	1
Dwingelderveld	Drenthe	2	1
Aekingerzand	Drenthe	16	22
Doldersummerveld	Drenthe	6	2
Westerzand	Drenthe	3	2
Balloërveld	Drenthe	8	2
Wapserveld	Drenthe	0	1
Noordhollands Duinreservaat	Noord-Holland	10	9
Schoorlse Duinen	Noord-Holland	5	3
Botgat	Noord-Holland	16	17
Hoge Veluwe	Veluwe	8	8
Hoog Buurlo	Veluwe	0	2
Kootwijkerzand	Veluwe	2	3
Ameland	Wadden	41	33
Texel	Wadden	22	22
Schiermonnikoog	Wadden	4	3
Vlieland	Wadden	18	18
Terschelling	Wadden	>14	23
Totaal		163	149



Figuur 2.1. Verdeling van maximaal vastgestelde broedstadia in Tapuit-territoria in Nederland in 2005 en 2006. Broedstadia 1/2 (waarschijnlijk geen nest aanwezig) en 3/4 (waarschijnlijk wel een nest aanwezig, maar geen uitgevlogen jongen vastgesteld) zijn samengevoegd.

2.3. Resultaten

In tabel 2.1 is het aantal vastgestelde Tapuit-territoria weergegeven in de resterende kerngebieden in Nederland in 2005 en 2006. Daarnaast is ook het aantal territoria weergegeven in enkele meer marginale gebieden voor Tapuiten. Alle gebieden met meer dan tien broedparen zijn in 2006 onderzocht, al is het aantal Tapuiten in de Noordduinen ten zuiden van Den Helder op het moment van schrijven nog niet beschikbaar. De steekproef in tabel 2.1 heeft betrekking op ongeveer 70% van de hele Nederlandse populatie (240 territoria geteld in 2005; van Turnhout et al. 2006, met aanvullingen). In deze set van gebieden is het aantal Tapuiten van 2005 op 2006 met 9% afgenomen. Hoewel de omvang van de afname iets minder groot is dan de gemiddelde jaarlijkse afname van 12% in de periode 1990-2005 (data NEM, SOVON/CBS), is het duidelijk dat de landelijke afname nog steeds doorzet. Opvallend is vooral de sterke afname op Ameland en in enkele kleine heideterreinen in Drenthe. In het Aekingerzand is in 2006 juist van een toename sprake. In de meeste overige gebieden zijn de aantallen min of meer stabiel.

Informatie over het maximale broedstadium is in 2006 verkregen voor 161 territoriale Tapuiten, verdeeld over 18 gebieden. In 46% van de territoria werden uitgevlogen jongen vastgesteld, duidelijk minder dan de 56% in 2005 (figuur 2.1; berekend over dezelfde set van gebieden). Het aandeel territoria zonder nest (broedstadia 1 of 2) en het aandeel paren met waarschijnlijk wel een nest, maar zonder uitgevlogen jongen, waren in 2006 juist iets hoger.

In 2006 werden in 57 succesvolle territoria 144 uitgevlogen jongen vastgesteld (6 gebieden). Dit betekent een gemiddelde van 2,53 jongen per succesvol paar. In 2005 werden in deze set van gebieden 114 jongen vliegvlug in 50 territoria, resulterend in een gemiddelde van 2,28 jong per succesvol paar.

2.4. Discussie

In de resterende kerngebieden in Nederland zijn in 2006 gemiddeld 2,5 vliegvlugge jongen per succesvol paar vastgesteld. Omdat in 46% van alle territoria waarvan broedsucces bekend was jongen uitgevlogen, bedraagt het aantal vliegvlugge jongen berekend over alle paren ongeveer 1,2. In 2005 was het aantal vliegvlugge jongen per succesvol paar in dezelfde set van gebieden weliswaar iets lager (2,3), maar omdat het aandeel succesvolle territoria iets hoger was (56%), was het aantal vliegvlugge jongen berekend over alle paren vergelijkbaar (1,3).

Het vaststellen van het exacte aantal uitgevlogen jongen bij Tapuiten is niet eenvoudig. Direct na uitvliegen verstoppen de jongen zich bij verstoring vaak in konijnenholen, terwijl na verloop van tijd het familieverband minder hecht worden en mannetje en vrouwtje vaak met een eigen groepje jongen van een steeds groter gebied rond het oorspronkelijke territorium gebruik maken. Het waargenomen succes zal daarom vrijwel zeker enigszins onderschat zijn. Desondanks bleek in 2005 dat het succes in relatief intensief onderzochte gebieden nauwelijks afweek van dat berekend op basis van alle gebieden (van Turnhout et al. 2006). Omdat 2006 bovendien een sterk vergelijkbaar beeld oplevert, kunnen we stellen dat het broedsucces in Nederland momenteel fors lager is dan de 4,5-5,9 uitgevlogen jongen per paar in Zuidoost-Engeland en de 4,9 uitgevlogen jongen per paar in Wales (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Daarnaast kan geconcludeerd worden dat het broedsucces van Tapuiten in Nederland gemiddeld fors te laag is om de populatie stabiel te houden. Uitgaande van de spaarzame overlevingsgetallen in de literatuur van ongeveer 50% voor adulte vogels en 36% voor juveniele vogels (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988), zijn immers ongeveer 2,8 jongen per paar nodig (van Turnhout et al. 2006). Ook op gebiedsniveau werd dat in 2006 nergens gehaald, en hooguit benaderd in het Noordhollands Duinreservaat (2,3). Immigratie van buitenaf is dus de meest logische verklaring voor lokaal stabiele populaties.

Het verdient aanbeveling om het verzamelen van reproductie-gegevens van territoriale Tapuiten ook in de toekomst voor te zetten. Op termijn zal dan duidelijk

worden of er inderdaad sprake is van de verwachte negatieve trend in het broedsucces, als belangrijkste oorzaak van de landelijke populatie-afname.



Bijna vliegvlugge jonge Tapuit bij Egmond aan Zee (Noord-Holland Duinreservaat), juni 2006 (foto: J. Aben).

3. Bezetting nestkasten in 2006

3.1. Inleiding

De afname van het Konijn in grote delen van Nederland heeft er logischerwijs toe geleid dat er minder konijnen­holen als broedplaats beschikbaar zijn voor de Tapuit. Als acute woningnood inderdaad één van de oorzaken zou zijn van de afname van de Tapuit, is het een interessante optie om de soort tijdelijke nestgelegenheid te bieden. Uiteraard is dit geen duurzame oplossing: het moet gezien worden als een hulpmiddel om een voor de soort moeilijke periode te overbruggen. Bij een herstel van de konijnenstand kunnen de konijnen­holen hun vooraanstaande rol als nestruimte­leverancier voor de Tapuit dan weer overnemen. Als nestkasten niet worden geaccepteerd, zou dit bovendien kunnen indiceren dat een gebrek aan broedgelegenheid niet een cruciale factor voor de afname van de Tapuit is. Daarom zijn in 2005 in totaal 47 nestkasten ingegraven in op het oog voor Tapuit geschikte terreindelen in een aantal duingebieden: 22 verspreid over drie gebieden in Zeeland, 16 in Noordhollands Duinreservaat en 9 op Texel. In 2005 vonden in geen van de nestkasten broedgevallenplaatsen. De kasten zijn echter waarschijnlijk te laat in het seizoen geplaatst en bovendien is er mogelijk sprake van een gewenningsperiode voordat ze worden geaccepteerd. Hoewel er weinig aanwijzingen zijn dat het aanbod aan nestgelegenheid in de duinen op het moment inderdaad de beperkende factor is (van Turnhout et al. 2006), zijn de nestkasten om zeker te zijn ook in 2006 gecontroleerd om vast te stellen of ze door Tapuiten zijn bezocht en of er (succesvolle) broedgevallen hebben plaatsgevonden.

3.2. Methode

Gedurende het broedseizoen van 2006 is elke nestkast meerdere keren gecontroleerd op het gebruik door Tapuiten. Tijdens het eerste bezoek moest de opening van een klein deel van de nestkasten worden vrijgemaakt van zand, spinraggen, vegetatie, etc., of moest een uitgespoeld deel van de kast juist weer onder het zand worden gewerkt. De kasten op Texel zijn gecontroleerd op 9, 17 en 24 april, 5 en 21 mei en 15 juni. De kasten in het Noordhollands Duinreservaat zijn gecontroleerd op 15 mei en 7 juni, een deel van de kasten ook op diverse andere momenten. De kasten in Zeepe en Vroongronden (Schouwen) zijn gecontroleerd op 9 mei, 31 mei en 26 juni. De kasten in De Schotsman (Noord-Beveland) tenslotte zijn gecontroleerd op 19 mei en 2 juli. Voor een locatie­beschrijving en GPS-coördinaten van de nestkasten verwijzen we naar Turnhout et al. (2006).

3.3. Resultaten

Drie nestkasten (Hazenduin, Egmond, Vroongronden) konden niet worden teruggevonden, een vierde nestkast (Zeepe) kon pas tijdens het tweede bezoek onder het zand vandaan worden gehaald. In Zeepe zijn bovendien drie kasten in december 2005 uitgegraven door een medewerker van Natuurmonumenten en in 2006 niet teruggeplaatst. In de Vroongronden bleken voorts twee kasten vertrapt door Shetland-ponies en daardoor onbruikbaar geworden.

De enige indicaties voor gebruik van de resterende 38 kasten werden aangetroffen bij twee exemplaren in Zeeland (Zeepe, Vroongronden), waar tijdens de eerste controle enkele verse poepjes en sporen van waarschijnlijk Tapuiten in en voor de kast werden aangetroffen. De Tapuiten zelf zijn hier echter nooit waargenomen. In de directe omgeving van alle andere nestkasten werden tijdens de bezoeken ook geen Tapuiten vastgesteld, met uitzondering van twee kasten in het Vogelduin. In de buurt van de ene kast werd tijdens het eerste bezoek een niet-territoriaal mannetje gezien, bij de tweede kast broedde een paar in een konijnenhol aan de andere kant van de heuvel (die ook in het voedselonderzoek is betrokken).

3.4. Discussie

Het aanbieden van kunstmatige nestgelegenheid in de vorm van nestkasten is in de onderzoeksgebieden niet effectief gebleken. Alleen in enkele Zeeuwse terreinen werden in zowel 2005 als 2006 aanwijzingen voor Tapuit-bezoek vastgesteld (poepjes), maar broedgevallen werden nergens aangetroffen. Daarnaast zijn in de Kennemerduinen en in het Noordhollands Duinreservaat in 2006 in totaal enkele tientallen nestgaten aangebracht met een grondboor in op het oog geschikte terreindelen waar Tapuiten vroeger succesvol tot broeden kwamen. Hoewel bij twee van deze gaten langdurig gepaarde Tapuiten aanwezig waren, is er uiteindelijk geen broedgeval vastgesteld (Q.L. Slings). Een vergelijkbaar experiment op Ameland in 2005 leverde ook geen resultaat op (van Turnhout et al. 2006). Ook bij een eerder experiment met nestkasten in Berkheide (duingebied tussen Katwijk en Wassenaar) vanaf 1998 werden verschillende kasten korte tijd bezet door Tapuiten, maar er vonden geen broedgevallen plaats (Verrips 2000). Omdat het plaatsen van nestkasten op een locatie aan de Franse Noordwestkust meer succes had, de populatie groeide hier als reactie op de nestkasten van 9 paren in 1991 tot 30 paren in 1999 (Robert 2005), kunnen we aannemen dat de afname van het aantal Konijnen­holen niet de belangrijkste factor

voor de achteruitgang van de Tapuit in de Nederlandse kustduinen is. De in het kader van het Jaar van de Tapuit gemaakte habitatbeschrijvingen wezen weliswaar uit dat de meest succesvolle territoria gemiddeld hogere aantallen Konijnenholen hebben, maar ook dat in de meeste niet-succesvolle territoria vaak wel holen beschikbaar zijn. Bovendien bleken er veel locaties in Nederland aanwezig met een groot aanbod aan holen, maar zonder Tapuiten, daar waar ze vroeger wel zaten. Vaak bleek de vegetatie in voormalige territoria wel zeer sterk vergrast, zoals in het Noordhollands Duinreservaat. Belangrijker is daarom waarschijnlijk de invloed van Konijnen op de vegetatie (van Turnhout et al. 2006). Het is dan ook weinig zinvol het plaatsen van nestkasten in de duinen te continueren of uit te breiden.

Onvoldoende nestgelegenheid als beperkende factor is echter niet uit te sluiten in een aantal heide- en stuifzandgebieden in het binnenland. Daar zijn de dichtheden aan Konijnen in de regel namelijk veel lager. Zeker in recent herstelde stuifzanden, met beperkte alternatieve nestgelegenheid zoals boomstobben, zou met het aanbieden van nestkasten geëxperimenteerd kunnen worden. Het best zou dan gekozen kunnen worden voor locaties waar nog Tapuiten (in de directe omgeving) aanwezig zijn, zoals de Hoge Veluwe en het Aekingerzand. Een experiment met het aanbieden van met een grondboor gegraven holen op de Hoge Veluwe in 2006 heeft echter nog geen positieve resultaten gehad. Alleen een paartje Tapuiten op het Oud-Reemsterzand heeft mogelijk in een gegraven gang genesteld. Dit onderzoek wordt de komende jaren gecontinueerd (O. van der Klis, G. Sanders).

4. Voedsel­ecologie

4.1. Inleiding

De informatie die het Jaar van de Tapuit heeft opgeleverd, indiceert een lager broedsucces van Tapuiten in Nederland dan in omliggende landen. Bovendien bleek het broedsucces in zowel 2005 als 2006 veel te laag om de Nederlandse populatie stabiel te houden. In hoeverre daar een (ver)slecht(er) voedselaanbod voor verantwoordelijk is, is onbekend. Buitenlandse studies wijzen echter wel in die richting: succesvolle territoria in Groot-Brittannië en Frankrijk blijken te bestaan uit een relatief groot aandeel kortgrazige vegetaties, die bovendien het hele broedseizoen kort blijven onder invloed van begrazing, en herbergen een hoge dichtheid aan voor Tapuiten geschikte prooien (Brooke 1979, Tye 1992, Ollivier et al. 1999). Sinds enkele decennia vindt in onze duingebieden vergrassing en verstruweling plaats. Oorzaken zijn eutrofiëring en verzuring, als gevolg van atmosferische depositie, en kunstmatige vastlegging, waardoor de dynamiek is verdwenen. Vergrassing kan hebben geleid tot een afname van de bereikbaarheid van voedsel voor de Tapuit. Bovendien is door de veranderingen in de vegetatie ook het voedselaanbod is veranderd. Om meer grip op te krijgen op de gevolgen hiervan voor de Tapuit, en om er achter te komen hoe de voedselsituatie met specifiek terreinbeheer op termijn zou kunnen worden verbeterd, is in 2006 gestart met een onderzoek naar de voedsel­ecologie van Tapuiten in relatie tot hun broedsucces.

Het dieet­onderzoek concentreert zich op de vraag in hoeverre het voedselaanbod op dit moment beperkend is voor een voldoende reproductie in de Nederlandse kustduinen, ofwel in hoeverre een afname van de hoeveelheid of de bereikbaarheid van voedsel de oorzaak kan zijn van het feit dat Tapuiten niet meer

tot broeden overgaan of te weinig jongen produceren. Het meerjarige onderzoek valt uiteen in vier deelvragen: (1) wat eten Tapuiten in de Nederlandse duinen, (2) wat is er voor Tapuiten beschikbaar aan voedsel, (3) in hoeverre zijn er verschillen in dieet en aanbod tussen territoria die verschillen in broedsucces en (4) in hoeverre verschillen die territoria ook in vegetatiesamenstelling? In 2006 lag de nadruk op het testen van verschillende methoden om de voedsel­keuze en –aanbod van nestjongen te kwantificeren.

4.2. Beschrijving onderzochte nesten

Door de late start, de logistieke randvoorwaarden en de wensen vanuit de opdrachtgever (PWN) is het onderzoek in 2006 in zijn geheel uitgevoerd in het Noordhollands Duinreservaat. De keuze voor de te bestuderen Tapuit-territoria werd daarbij volledig gestuurd door het beperkte aantal paren dat tijdens de start van het onderzoek, in de eerste week van juni, een nest met eieren had of nog tot eileg over moest gaan. We hebben dus alleen ‘late’ broedsels gevolgd. Na een eerste, kort experiment met de proefopstelling bij een nest met jongen in het Vogel­duin, zijn dieet- en aanbods­bepalingen uitgevoerd bij in totaal drie andere nesten: twee in het Vogel­duin ten noordoosten van Castricum aan Zee, beide net achter de buitenste duinenrij (kilometerhokken 1941-13 en 1941-23), en een in het binnenduin ten zuidoosten van Egmond aan Zee (1931-25) (tabel 4.1). Alle drie de onderzochte nesten bevonden zich in een konijnenhol. Het tweede nest in Vogel­duin had waarschijnlijk betrekking op een vervolglegsel; eerder wees het gedrag van een paartje op dezelfde plek op verlies van een nest in de jongenfase. Van de overige twee nesten is onbekend of het een eerste, tweede of vervolglegsel betrof.

Tabel 4.1. Locatie en succes van onderzochte Tapuit-nesten in het Noordhollands Duinreservaat in 2006.

	EG	VD1	VD2
locatie	Egmond aan Zee	Castricum aan Zee	Castricum aan Zee
coördinaten	104.036-513.735	102.433-508.830	102.531-509.198
# eieren	5	5	6
# jongen uit	5	4	6
# jongen vl.vlug	5	4	2
datum uitvliegen	rond 20 juni	rond 24 juni	rond 2 juli
# jongen geringd	2	4	2



Nest in konijnenhol in territorium VD2 bij Castricum aan Zee (Noord-Holland Duinreservaat), juni 2006 (foto: J. Aben).

4.2.1. Habitat

Methode

Het territorium rond elk nest is gedefinieerd als het gebied dat juist alle waargenomen locaties omvat waar prooien zijn gevangen, en is gebaseerd op de observaties van voedselvluchten in het veld ('jaagterritorium'). Een globale vegetatiebeschrijving in elk territorium is gemaakt met behulp van luchtfoto's en vegetatiekaarten, en nadere karakterisering in het veld. Hierbij zijn in alle territoria de volgende vier eenheden onderscheiden:

- (1) 'zand': kaal zand;
- (2) 'kort grazig': vegetatie van mos en/of korte grassen (Buntgras, Schapegras) en kruiden;
- (3) 'lang grazig': vegetatie van hoog gras (Helm, Duinriet), al dan niet met uitgebreide mosbedekking;
- (4) 'opslag': vegetatie van hoog gras, afgewisseld met (verspreide) opslag van lage struiken (Kruipwilg, Duindoorn, Meidoorn).

In de analyse van de gegevens zijn de eenheden (3) en (4) samengevoegd, omdat we het onderscheid onvoldoende betrouwbaar en vanuit de jaagstrategie van de Tapuit onvoldoende relevant achtten.

Er zijn ook gedetailleerdere vegetatiebeschrijvingen gemaakt van soortensamenstelling en vegetatiebedekking en -hoogte in bovengenoemde eenheden, die zijn gebaseerd op de vegetatie van de plaggen waarin

voedselaanbod is bemonsterd. Deze kunnen worden beschouwd als een representatieve steekproef van elk vegetatietype per territorium.

In elk territorium is voorts de relatieve abundantie van Konijnen bepaald met behulp van twee methoden:

- (1) Latrinetellingen: willekeurig werden verspreid over het territorium vijf latrines opgespoord, waarover een kwadrant van 50x50 cm werd gelegd. De keutels werden uit dit kwadrant verwijderd, waarna na ongeveer drie weken het aantal sindsdien gelegde keutels werd geteld. Vervolgens werd het gemiddeld aantal gelegde keutels per dag bepaald.
- (2) 'Random throwing': een kwadrant van 50x50 cm werd verspreid over het territorium tien maal naar een willekeurige plek geworpen. Hierbinnen werden alle aanwezige konijnenkeutels geteld.

Deze methoden geven geen beeld van absolute aantallen Konijnen, maar wij verwachten dat ze wel geschikt zijn om verschillen in dichtheden tussen de territoria binnen het Noordhollands Duinreservaat te beschrijven.

Resultaten en discussie

Een vegetatiekaart van de drie territoria is weergegeven in bijlage 1 (gemaakt met Definiens Pro 5.0). De oppervlaktes van de territoria Egmond (EG), Vogelduin 1 (VD1) en Vogelduin 2 (VD2) bedroegen respectievelijk 1,45, 1,33 en 2,93 hectare.

In figuur 4.1 wordt de oppervlakteverdeling van de onderscheiden vegetatietypen binnen elk territorium gegeven. Territoria EG en VD1 lijken sterk op elkaar, met een groter aandeel kort grazige vegetaties (54% resp. 62%) en een kleiner aandeel lang grazige vegetaties (41% resp. 32%) in VD1. Het aandeel open zand (5%)

is in beide territoria vergelijkbaar. Territorium VD2 wijkt sterk van beide territoria af. Het aandeel open zand is twee keer zo groot (10%) en ook het aandeel lang grazige vegetaties en opslag is fors groter (60%). Het aandeel kort grazige vegetaties is daarentegen veel lager (30%).



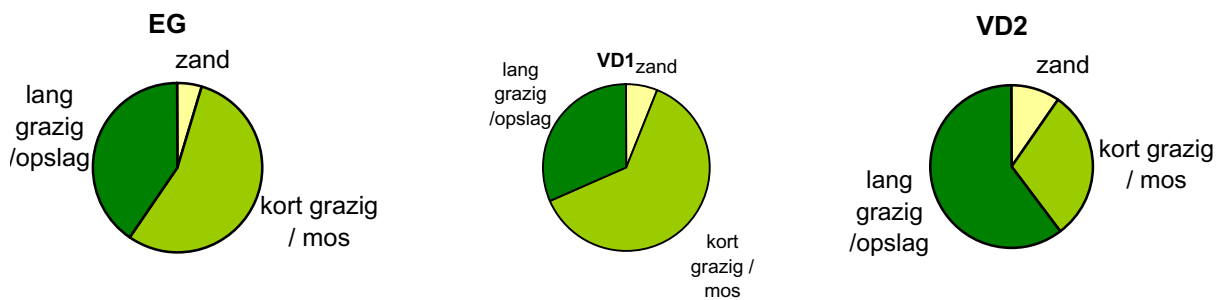
Overzicht van een deel van territorium EG. Op de foto is ook de schuiltent zichtbaar, waarin ondersteunende apparatuur voor de camera is opgesteld (foto: C. van Turnhout). De kijk­richting is naar het (zuid)westen.



Overzicht van territorium VD1 (foto: C. van Turnhout). De kijk­richting is naar het oosten.



Overzicht van territorium VD2 (foto: C. van Turnhout). De kijkrichting is naar het (noord)westen.



Figuur 4.1. Oppervlakte-verdeling van globale vegetatietypen binnen de Tapuit-territoria Egmond, Vogelduin 1 en Vogelduin2.

Overigens wijkt de samenstelling van de kort grazige vegetatie in EG behoorlijk af van de territoria in Vogelduin. Er zijn minder kruiden aanwezig, en er is een relatief hoge bedekking met lage Dauwbraam. Hierdoor is de vegetatie minder open. De lang grazige vegetatie is in EG juist veel opener dan in de beide Vogelduin-territoria. Dit leidt ertoe dat het verschil

tussen kort en lang grazige vegetatie in EG in het veld veel minder duidelijk is.

In tabel 4.2 zijn de resultaten van de Konijnen-tellingen weergegeven. Op basis van de latrinetellingen is er geen significant verschil in aantallen keutels tussen de drie territoria (ANOVA $p=0,07$). Op basis van de 'random

Tabel 4.2. Gemiddeld aantal keutels (± 1 SE) per territorium op basis van de latrinetellingen en de 'random throwing' tellingen.

	latrine			random throwing		
	gem	se	n	gem	se	n
EG	12,5	3,1	5	25,2	4,1	10
VD1	17,3	1,6	5	59,6	12,5	10
VD2	23,7	4,1	5	52,4	8,9	10



Meten van de tarsus van een jonge Tapuit in territorium VD1 bij Castricum aan Zee (Noord-Holland Duinreservaat), juni 2006 (foto: J. Aben).

throwing' tellingen is er wel sprake van een significant verschil (Kruskal Wallis-test, $p=0,01$). Hierbij is het aantal keutels in EG significant lager dan in VD1 en VD2 (Mann-Whitney U-test, respectievelijk $p=0,05$ en $0,01$). VD1 en VD2 wijken echter niet significant van elkaar af (Mann-Whitney U-test, $p=0,68$). Deze resultaten komen overeen met de indruk op basis van zichtwaarnemingen van Konijnen in het veld. In EG werden nauwelijks Konijnen gezien, in VD1 en VD2 waren juist relatief hoge aantallen aanwezig.

Het lage aantal Konijnen in EG heeft opvallend genoeg (nog) niet geresulteerd in een relatief laag aandeel kort grazige vegetaties in vergelijking met de andere territoria, dus in deze (kleine) steekproef is van een directe link tussen konijn-dichtheden en vegetatiesamenstelling ogenschijnlijk geen sprake. Wel geldt voor alle drie de territoria dat de aantallen Konijnen ogenschijnlijk hoger waren dan in de meeste andere delen van het duingebied.

4.2.2. Broedsucces en conditie

Methode

Zodra een nest was gelokaliseerd, werd getracht het aantal jongen te bepalen door een arm in de holte te steken. Alleen de nesten in territoria VD1 en VD2 waren

op deze manier bereikbaar. Het nest in territorium EG zat te diep; hier werd het aantal jongen bepaald door met een kleine infrarood-camera op een flexibele stok in het nest te kijken. Elk nest werd meerdere keren in de jongenfase gecontroleerd.

Van de jongen in VD1 en VD2 werden gedurende de nestperiode respectievelijk drie (op dag 7, 10 en 11) en twee keer (op dag 10 en 12) biometrie en gewicht bepaald. Er werd afgezien van frequentere metingen om verstoring van de jongen en eventuele schade aan de nestholte zoveel mogelijk te voorkomen. Hierdoor zijn de mogelijkheden om groeicurves te construeren beperkt. Wel werden de jongen in ieder geval maximaal vier dagen voor het uitvliegen gemeten, op het moment dat het maximale gewicht is bereikt (Moreno 1987, Conder 1989). We hanteren dus vooral het uitvlieggewicht als maat voor de conditie van de jongen, en niet de groeisnelheid (Moreno 1987). Van de jongen in EG konden alleen net voor uitvliegen biometrie en gewicht worden bepaald. Ze werden gevangen op het moment ze zich al af en toe buiten het nest waagden. Met behulp van twee plastic schotjes werd bij de nestingang een fuik gemaakt. Op deze manier konden slechts twee van de vijf uitgevlogen jongen gevangen worden.

Resultaten en discussie

De onderzochte nesten in het Noordhollands Duinreservaat leverden respectievelijk 5 (EG), 4 (VD1) en 2 (VD2) vliegvlugge jongen op (tabel 4.1). Alleen in VD2 traden verliezen op tijdens de nestfase. Dit was zeer waarschijnlijk geen gevolg van voedselgebrek of predatie, maar van een instabiele nestconstructie. De zes jongen zaten op een klein plateautje net na de ingang van het nest, en zijn daar toen ze zes dagen oud waren vanaf gevallen. We observeerden hoe enkele jongen naar buiten rolden en, ondanks onze poging ze terug te zetten, dood gingen. De resterende twee jongen hebben vervolgens dieper in het konijnenhol een ander plekje gevonden.

In figuur 4.2 zijn de gewichten van de nestjonge Tapuiten uitgezet tegen hun vleugellengtes. Ter vergelijking zijn ook de gegevens van nestjonge Tapuiten op Texel in 2005 weergegeven. Deze zijn gebaseerd op nesten waarin gemiddeld 3,1 jongen vliegvlug werden (L. Dijkse), iets lager dan het gemiddelde waarop de steekproef in het Noordhollands Duinreservaat betrekking heeft (3,7).

Het gemiddelde uitvlieggewicht van de Texelse Tapuiten bedroeg ongeveer 24 gram. De conditie van bijna alle gewogen nestjongen in het Noordhollands Duinreservaat ligt boven het Texelse gemiddelde. Vooral de twee resterende jongen in VD2 zijn relatief zwaar, waarschijnlijk een gevolg van het verlies van de overige jongen. De ouders, vooral het mannetje, besteden veel minder tijd aan foerageren dan de oudervogels van de andere twee territoria. Een van de gewogen jongen in EG lijkt in gewicht wat achter te blijven. In dit nest vlogen echter in totaal vijf jongen uit, en het is goed mogelijk dat we juist de minst fitte jongen te pakken hebben gekregen (beide hadden vogelluis). Het is dus zaak om in de toekomst alle jongen van een nest net voor uitvliegen te vangen en te wegen. Het beste is een eventueel voedselgebrek van de jongen vast te stellen

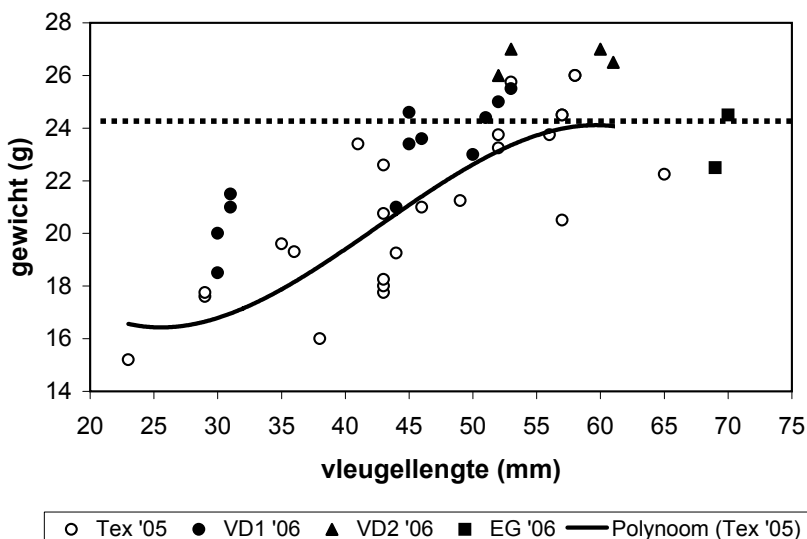
aan het eind van de exponentiële groei.

In vergelijking met buitenlandse uitvlieggewichten zijn de Nederlandse Tapuiten zwaarder dan die uit Zweden (22,3 gram, Moreno 1987) en vergelijkbaar met die uit Wales (24 gram, Conder 1989). Het is echter lastig om deze gegevens zonder aanvullende informatie over broedsucces te interpreteren. We kunnen echter wel concluderen dat in onze kleine steekproef geen nesten met een laag broedsucces, in termen van een klein aantal uitgevlogen jongen of een slechte conditie van de jongen, vertegenwoordigd zijn. Er zijn dan ook geen aanwijzingen voor voedselgebrek in de drie onderzochte territoria. We hebben in 2006 dus waarschijnlijk alleen in ‘goede’ territoria gemeten. Uitbreiding van het onderzoek in de komende jaren is dan ook essentieel om de eventuele relatie tussen broedsucces en voedselkeuze en –aanbod te kunnen leggen.

4.3. Dieetsamenstelling van nestjonge Tapuiten

Methode

Het dieet van de nestjonge Tapuiten in de drie territoria is onderzocht met behulp van automatische camera-opstellingen bij het nest. Deze methode werd op voorhand het meest geschikt geacht om een betrouwbaar kwantitatief beeld te krijgen van alle in het dieet aanwezige prooien. Prooisamenstelling op basis van faeces is nauwelijks kwantificeerbaar en sommige prooien zijn niet in poepjes terug te vinden, onderzoek met nekringen is sterk invasief van karakter en onderzoek op basis van maaginhouden is niet op grote schaal uitvoerbaar. Camera's zijn recent met succes toegepast voor dieetonderzoek aan Grauwe Klauwier (P. Beusink). Voedsel van Tapuiten is waarschijnlijk moeilijker met camera's vast te leggen, omdat ze in holen broeden, kleinere prooien eten en



Figuur 4.2. Gewicht (in gram) versus vleugellengte (in mm) van acht nestjonge Tapuiten uit drie nesten in het Noordhollands Duinreservaat in 2006 (gesloten symbolen). Ter vergelijking zijn ook de data van 25 nestjonge Tapuiten uit acht nesten op Texel in 2005 uitgezet (open symbolen), alsmede de groeicurve op basis van de Texelse metingen (gegevens L. Dijkse).



Nestjonge Tapuit in territorium VDI bij Castricum aan Zee (Noord-Holland Duinreservaat), juni 2006 (foto: J. Aben).

meerdere prooien tegelijk op het nest aanbrengen. De geschiktheid van de methode moest dus eerst worden geëvalueerd.

De opstelling bestond uit een naast de nestingang opgestelde digitale videocamera (Sony TRV60e 1.08 megapixel en Panasonic NV-GS280 1.8 megapixel) die verbonden was met een accu en laptop (software: Camuniversal 2.1), die beide op 10-15 meter van het nest verdekt waren opgesteld (in Egmond in een schuiltentje, in Vogelduin deels ingegraven en onder een takkenbos). De camera werd getriggerd om opnames te maken met behulp van bewegingsensoren ('passive IR-sluis'; sensor aan beide zijden van de nestingang opgesteld) of een trillingsensor (onder een polletje voor de nestingang), zodat alleen filmbeelden gemaakt worden op het moment dat Tapuiten het nest ingaan en eruit komen. In beide gevallen was het noodzakelijk dat de voerende ouders via telkens dezelfde route het nest benaderden, en soms moest herhaaldelijk een deel van de toegang met takjes worden afgesloten om dit te bewerkstelligen. Dit heeft geleid tot enige efficiëntie in het registreren van voedingen. De Tapuiten leken hier echter niet of nauwelijks hinder van te ondervinden. Wel bleek gaandeweg de nestperiode dat de oudervogels steeds sneller in de nestholte verdwenen, en steeds minder lang voor de nestingang pauzeerden. Hierdoor kon iets minder effectief worden gefilmd.

In totaal is op 14 dagen gefilmd en werden 2626

voedingen geregistreerd die geschikt bleken voor verdere analyse. Bij alle drie de nesten werden onder variabele weersomstandigheden opnames gemaakt (tabel 4.3). Op de meeste dagen werd van 's ochtends vroeg tot 's avonds laat gefilmd.

De analyse van de camerabeelden bestond uit het registreren van het tijdstip en het geslacht van de oudervogel, het determineren van de prooi (indien mogelijk tot op soortniveau) en het bepalen van de lengte en breedte van de prooi met behulp van een in het veld geijkte lineaal. Vervolgens werd het drooggewicht van elke prooi bepaald, door de lengte te vermenigvuldigen met soortspecifieke gegevens van drooggewichten (gewicht per lengte-eenheid). Deze laatste zijn bepaald op basis van individuen die in het veld gevangen, gemeten en gewogen zijn, en daarnaast afgeleid uit de literatuur (Sample et al. 1993) en de referentiecollectie van Stichting Bargerveen (bijlage 2).

Tabel 4.3. Aantal geanalyseerde filmopnamen en geregistreerde prooivanglocaties per territorium en de data, tijdstippen en weersomstandigheden (weerstation Den Helder) waarop ze verzameld zijn.

EGMOND				
Dag	11-6-2006	14-6-2006	16-6-2006	17-6-2006
aantal geanalyseerde opnamen	364	393	119	153
totaal aantal genalyseerde opnamen			1029	
tijdstip eerste opname	07.10.05	07.45.38	07.09.40	8.45.02
tijdstip laatste opname	18.58.52	20.17.36	10.27.57	19.10.23
aantal geobserveerde prooivangsten	89	190	20	
totaal aantal geobs. Prooivangsten			299	
leeftijd van de jongen	5	8	10	11
gemiddelde temp in 0.1 graden	241	146	132	155
zonnenschijnduur in 0.1 uur	155	1	30	138
duur van neerslag in 0.1 uur	0	91	0	0
hoeveelheid neerslag in 0.1mm	0	121	0	0
bedekking lucht (0-10)	0	8	8	1

Vogelduin1					
dag	16-6-2006	17-6-2006	20-6-2006	21-6-2006	22-6-2006
aantal geanalyseerde opnamen	73	205	226	318	77
totaal aantal genalyseerde opnamen			899		
tijdstip eerste opname	08.21.24	09.39.57	09.30.35	04.36.00	04.28.00
tijdstip laatste opname	23.11.00	20.03.49	22.55.00	23.05.00	11.58.01
aantal geobserveerde prooivangsten		29	21	112	56
totaal aantal geobs. prooivangsten			218		
leeftijd van de jongen	6	7	10	11	12
gemiddelde temp in 0.1 graden	132	155	162	152	148
zonnenschijnduur in 0.1 uur	30	138	82	42	46
duur van neerslag in 0.1 uur	0	0	0	33	0
hoeveelheid neerslag in 0.1mm	0	0	0	43	0
bedekking lucht (0-10)	8	1	5	6	7

Vogelduin2					
dag	25-6-2006	27-6-2006	28-6-2006	29-6-2006	30-6-2006
aantal geanalyseerde opnamen	203	137	151	97	110
totaal aantal genalyseerde opnamen			698		
tijdstip eerste opname	07.36.30	08.28.05	08.49.02	07.25.50	08.43.50
tijdstip laatste opname	17.59.00	18.42.33	20.39.48	18.58.17	18.28.21
aantal geobserveerde prooivangsten	14	20	8	19	28
totaal aantal geobs. prooivangsten			89		
leeftijd van de jongen	7	9	10	11	12
gemiddelde temp in 0.1 graden	165	135	147	157	185
zonnenschijnduur in 0.1 uur	37	23	127	155	152
duur van neerslag in 0.1 uur	66	34	0	0	0
hoeveelheid neerslag in 0.1mm	49	15	0	0	0
bedekking lucht (0-10)	5	8	2	0	0

Resultaten en discussie

In totaal kon iets meer dan de helft van de 2626 geanalyseerde prooien tot op soortniveau worden gedetermineerd. Voor de overige prooien moest worden volstaan met een determinatie tot op geslacht of familie. De vlinderrupsen zijn op basis van de camerabeelden in de regel niet tot op soortniveau te determineren. Slechts 4%-11% van de prooien kon helemaal niet worden gedetermineerd ('invertebrata'). Dit geeft aan dat het gebruik van camera's goed voldoet om het dieet van nestjonge Tapuiten op hoofdlijnen te kwantificeren. Van vrijwel alle prooien kon een goede inschatting van de massa gemaakt worden.

Dieetsamenstelling

In figuur 4.3 is de relatieve dieetsamenstelling per territorium weergegeven, uitgedrukt als gewichtsbijdrage van de verschillende prooien. In bijlage 3 zijn de aantallen van alle vastgestelde prooien per territorium weergegeven. In bijlage 4 is de dieetsamenstelling uitgedrukt als aantalsbijdrage van de verschillende prooien.

In alle drie territoria is het dieet behoorlijk divers. Op gewichtsbasis zijn de volgende prooigroepen het belangrijkste:

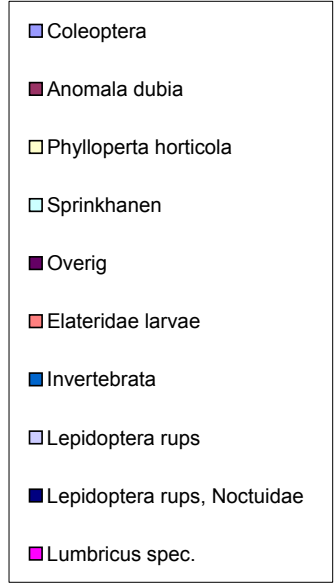
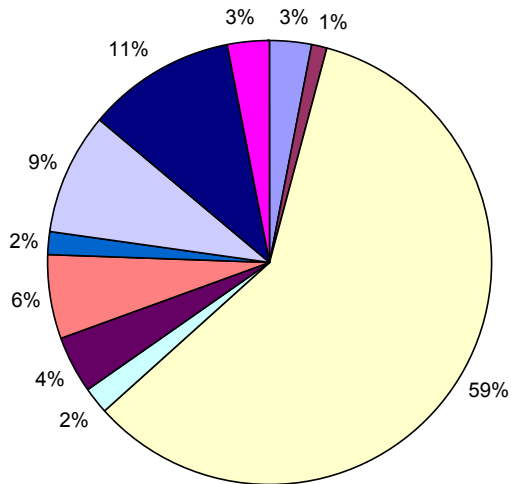
- Twee soorten adulte bladsprietkevers (Rozenkever *Phyllopertha horticola* en Kleine Junikever *Anomala dubia*).
- Een onbekend aantal soorten larven van kniptorren ('ritnaalden', Elateridae).
- Een onbekend aantal soorten rupsen van *Macrolepidoptera* vlinders. Vooral nachtvlinders uit de Uilen-familie *Noctuidae* (o.a. Nunvlinder *Orthosia gothica*, Breedbandhuismoeder *Noctua fimbriata*, waarschijnlijk de grasuilen *Cerapteryx* sp. en *Tholera* sp. en mogelijk Graswortelvlinder *Apamea monoglypha*). Daarnaast o.a. de Rode Lijstsoort Kleine Parelmoervlinder *Issoria lathonia*, Kleine Beer *Phragmatobia fuliginosa*, Sint-Jacobsvlinder *Tyria jacobaeae* en Hageheld *Lasiocampa quercus*.
- Eén soort rups van een *Microlepidoptera* vlinder, zeer waarschijnlijk de Mosmot *Synaphe punctalis*.

Gezamenlijk hebben deze soorten een gewichtsaandeel van 86%, 88% en 83% in het dieet van de nestjongen in respectievelijk Egmond, Vogelduin 1 en Vogelduin 2.

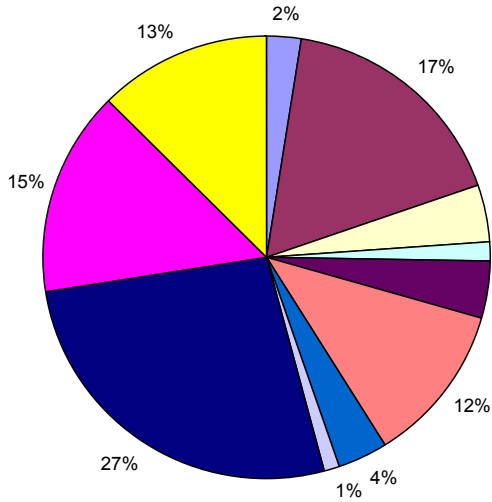


Vrouwte Tapuit voert grote nachtvinderrups aan jongen in territorium Egmond (videostill).

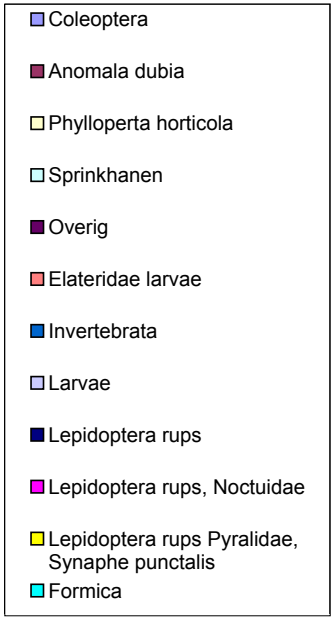
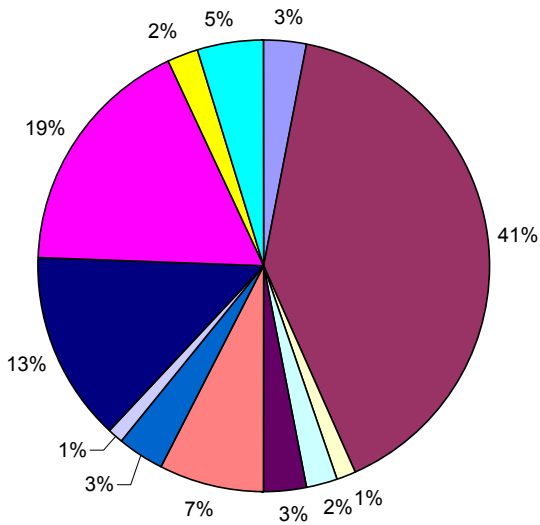
Egmond massa



Vogelduin 1 massa



Vogelduin 2 massa



Figuur 4.3. Dieetsamenstelling van nestjonge Tapuiten in drie territoria in het Noordhollands Duinreservaat, uitgedrukt in gewichtsbijdrage van de verschillende prooien. Prooien zijn alleen op soortniveau weergegeven indien ze minimaal 1% van het dieet uitmaakten; in andere gevallen zijn soorten samen genomen tot hogere taxonomische eenheden.

Bladsprietkevers en de meeste vlinderrupsen zijn als individuele prooi gezien hun omvang energetisch relatief voordelig (waarbij de Kleine Junikever ruim 1,5 keer zwaarder is dan de Rozenkever), de kleine rupsen van Mosmotten zijn juist onvoordelig, zo blijkt uit een vergelijking van de prooiaandelen op gewichts- en aantalsbasis. Dit beeld verandert natuurlijk als energetisch onvoordelige prooien met betrekkelijk weinig inspanning in grote aantallen te vangen zijn, wat zeker voor een multi-feeder als de Tapuit geldt.

Opvallend is dat een deel van bovengenoemde prooien in de bovenste bodemlaag of de strooisellaag leeft. Dat geldt voor de rupsen van diverse uilsoorten, zoals de Breedbandhuismoeder. Betreffende rupsen leven op de wortels en de stengelbasis van diverse soorten grassen. De rups van de Mosmot leeft verborgen in een teer webje in de mosvegetatie. En tenslotte leven ook de kniptorlarven merendeels in de bodem. Al deze prooien worden waarschijnlijk op het gehoor opgespoord, en vervolgens uit de bodem of mosvegetatie gepikt. Hoewel deze foerageermethode bij Tapuiten al eerder beschreven is (Nicholson 1930 in Cramp 1988), wordt de Tapuit vooral beschouwd als een zichtjager die na een korte sprint prooien op het bodemoppervlak verschalkt. Dit beeld lijkt dus enige nuancering te behoeven.

Andere prooien komen veel minder in het dieet voor. Mieren en pissebedden kunnen op aantalsbasis nog wel een behoorlijk aandeel van het voedselspectrum uitmaken, maar leveren op gewichtsbasis een ondergeschikte bijdrage. Verder zijn in afnemend belang spinnen, sprinkhanen (met name de Rode Lijstsoort Duinsabelsprinkhaan), regenwormen, imago's van dag- en nachtvlinders, roofvliegen, loopkevers, bijen, zweefvliegen, gaasvliegen, sluipvliegen, sluipwespen, duizendpoten, miljoenpoten en kortschildkevers aan de jongen gevoerd.



Kniptorlarven Elateridae (bron: internet).



Rozenkever *Phyllopertha horticola* (bron: internet).



Hageheld *Lasiocampa quercus* (foto J. Aben).



Kleine Junikever *Anomala dubia* (bron: internet).



Hageheld, van haren ontdaan door mannetje Tapuit in territorium VD2 (foto J. Aben).

Over het dieet van nestjonge Tapuiten in het buitenland is slechts weinig bekend. In een studie met nekringen in de voormalige USSR bleken vooral sprinkhanen belangrijk in het dieet (37%), naast kevers, vliegen en vlinders (alle 10-20%) (Cramp 1988). 235 prooien van 24 nestjongen in Slowakije bleken betrekking te hebben op 85 soorten, vooral vlinderrupsen, sprinkhanen en kevers (Kristin & Exnerova 1992). Kwalitatieve studies op basis van faeces noemen vooral vlinderrupsen, emelten, spinnen en sprinkhanen als belangrijke prooigroepen (Cramp 1988). Voor volwassen Tapuiten zijn vooral kevers belangrijk, naast een breed scala andere ongewervelden. In natte broedseizoenen zijn mogelijk vooral bodembewonende ongewervelden belangrijk. Het lijkt erop dat de jongen grotere prooien gevoerd krijgen dan dat de volwassen vogels zelf eten (Cramp 1988).

In onze studie zijn dus vooral sprinkhanen een veel minder belangrijke prooigroep voor de nestjongen dan op basis van de literatuur verwacht mocht worden. Een mogelijke verklaring is dat het volwassen (en meer actieve) stadium van de sprinkhanen in ons land later in het seizoen ligt dan de broedperiode van de Tapuit.

Verschillen in dieet tussen territoria

De verschillen in dieet tussen de territoria zijn behoorlijk groot, niet zozeer in soortensamenstelling maar wel in het relatieve belang van de verschillende prooien. In EG bestaat 60% van het dieet uit Rozenkevers, 20% uit diverse vlinderrupsen en 6% uit kniptorlarven. Rozenkevers zijn nauwelijks belangrijk in het dieet van de andere twee territoria, waarschijnlijk omdat hun activiteitspiek op dat moment voorbij was. Hun plek in het dieet wordt overgenomen door de later vliegende Kleine Junikever, die in VD1 en VD2 respectievelijk 17% en 41% van het dieet uitmaakt. In VD1 zijn diverse vlinderrupsen echter het belangrijkste (42%), naast de rupsen van de Mosmot (13%) en kniptorlarven (12%). In VD2 zijn vlinderrupsen iets minder belangrijk dan Kleine Junikevers (32%) en zijn wederom kniptorlarven een prooi van belang (7%).

In alle gevallen is het dus een beperkt aantal proisoorten dat het merendeel van het voedsel uitmaakt. Proisoorten die in grote aantallen beschikbaar zijn ('bulkvoedsel'), zorgen in principe voor een goede voedselsituatie. Ze zijn in grote getale aanwezig, groot, weinig bewerkelijk, gemakkelijk te lokaliseren en op



Vrouwetje Tapuit met gevangen huismoeder bij nestingang in territorium Egmond (videostill).

korte afstand beschikbaar. Als het aanbod aan dergelijke bulksoorten afneemt, laat dit minder ruimte voor Tapuiten om de meest profijt­elijke prooien te kiezen en moet deze vangen wat beschikbaar is. Beschikbaarheid van bulksoorten komt in het dieet tot uiting door een zeer ongelijke aandeelsverhouding tussen de prooisorten, zoals hier gevonden voor de Tapuiten en eerder in een vitale populatie Grauwe Klauwieren in Denemarken (Beusink et al. 2003). Bij een beperkt aanbod van bulksoorten, waardoor Tapuiten minder keuze hebben, zijn de aandelen van de verschillende prooisorten veel evenwichtiger verdeeld. Dit werd gevonden bij de laatste Grauwe Klauwieren van Ameland (Beusink et al. 2003). Dit lijkt nogmaals te indiceren dat het voedselaanbod in de onderzochte Tapuit-territoria weinig mis is.

Oorzaken van verschillen

Diverse factoren kunnen de verschillen in dieet tussen de territoria verklaren. We zijn in eerste instantie geïnteresseerd in de effecten van verschillen in kwaliteit van de territoria. Door vegetatieve veranderingen in de duinen (vergrassing, vermossing, verstruweling) is waarschijnlijk de samenstelling van het voedselaanbod veranderd. Zo heeft er een verschuiving plaatsgevonden van grote naar kleine insectensoorten, en van dagactieve naar nachtactieve insecten, komen sommige voorheen algemene soorten niet meer zo massaal voor en zijn insecten die afhankelijk zijn van open zand, waardplanten en nectar afgenomen (Kooijman et al. 2005). Voor Tapuiten zouden vooral de laatste twee factoren van belang kunnen zijn. Om de effecten van deze veranderingen terug te zien in de dieetsamenstelling van Tapuiten, moeten we eerst een beeld hebben van in hoeverre andere factoren die tussen territoria variëren de onderzoeksresultaten kunnen beïnvloeden. Eén van die factoren is de periode in het broedseizoen: als gevolg van verschillende activiteitspieken van insecten varieert het aanbod en dus het dieet naarmate het broedseizoen vordert. Dit zien we bijvoorbeeld terug in een keuze voor Rozenkevers vroeger in het seizoen en voor Kleine Junikevers later in het seizoen. Dit is dus een belangrijke factor om rekening mee te houden. Omdat alle gevolgde nesten in principe ‘late’ broedsels zijn, zou het voedselaanbod sterk af kunnen wijken van broedsels vroeg in het seizoen. Zo komen adulte Rozenkevers waarschijnlijk pas vanaf eind mei beschikbaar en gezien hun belangrijke bijdrage aan het dieet van de onderzochte Tapuiten is de vraag hoe vroege broeders de afwezigheid van bladsprietkevers opvangen met andere prooien. Het is dus belangrijk om in de toekomst nesten gedurende het hele broedseizoen te volgen.

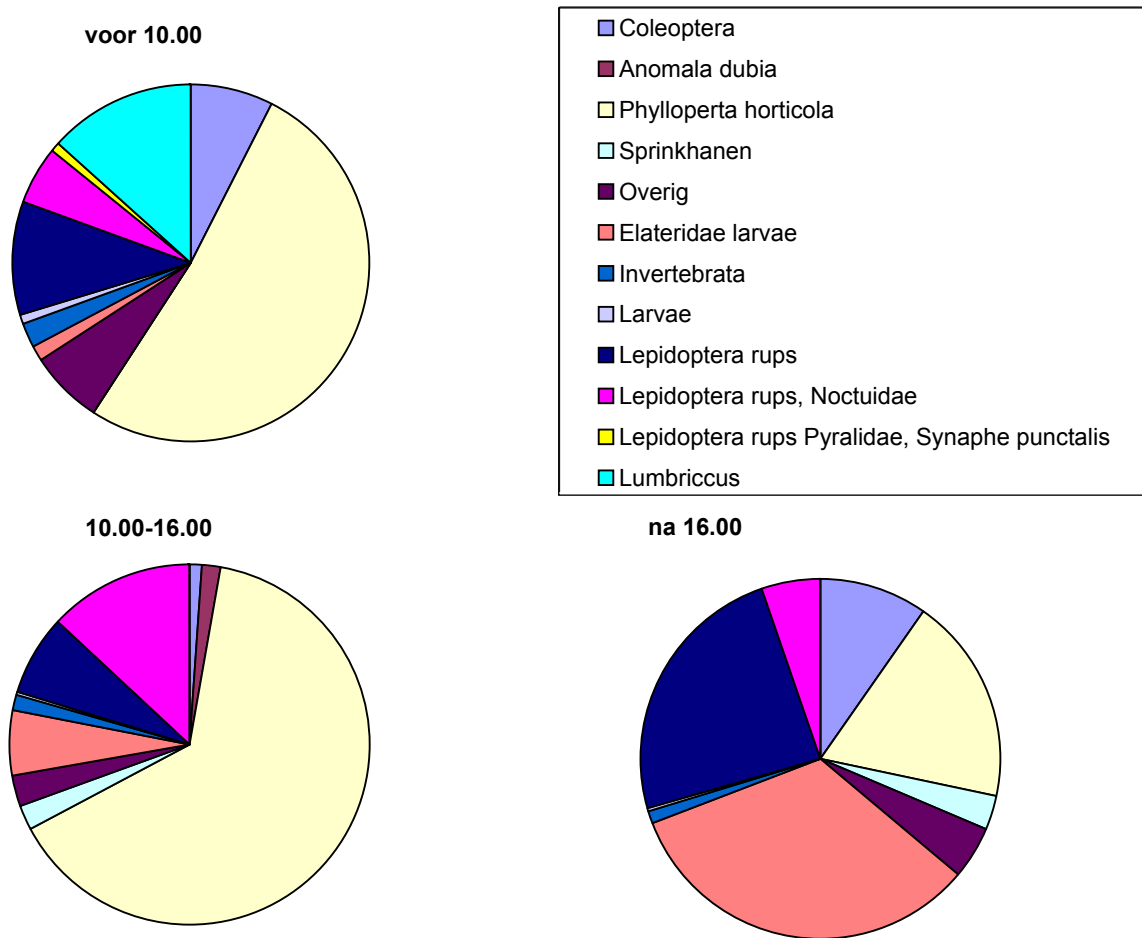
Tijd van de dag

De tijd van de dag is een andere factor die deels de variatie in vastgestelde diëten zou kunnen verklaren. Dit wordt geïllustreerd in figuren 4.4 en 4.5, waarin het dieet in EG en VD1 wordt uitgesplitst naar verschillende perioden van de dag: ’s ochtends (voor 10.00), ’s middags (tussen 10.00 en 16.00) en ’s avonds (na 16.00). Deze perioden zijn gekozen op basis van vooral een verschillend aandeel van bladsprietkevers in het dieet, die vanaf ongeveer 10.00 actief worden. De verschillende perioden op één dag verschillen overigens niet of nauwelijks in globale weersomstandigheden, dus dat vormt ons inziens in deze vergelijking geen belangrijke versturende factor.

Bladsprietkevers, in EG vooral Rozenkever en in VD1 vooral Kleine Junikever, worden in de middag veel vaker gevangen dan ’s ochtends en ’s avonds. Vlinderrupsen daarentegen zijn in de avond (EG) of de ochtend (VD1) de belangrijkste prooigroep. Knip­torlarven worden vooral ’s avonds gevangen, iets wat in EG zeer uitgesproken is. Ook de Mosmot, alleen in VD1 een belangrijke prooi, wordt met name ’s avonds aangevoerd. De dagvariatie in het dieet van VD2 (niet gepresenteerd) bevestigt deze verschillen.

Verschiedende prooien zijn dus op andere momenten van de dag belangrijk als voedselbron. Dit zal voor een groot deel een gevolg zijn van verschillende activiteitspatronen van de insectensoorten. Vooral de bladsprietkevers worden pas in de loop van de ochtend actief. Het is onduidelijk of ook de activiteit of beschikbaarheid van vlinderrupsen en kniptorlarven varieert in de loop van de dag (mogelijk gaan ze dieper in de bodem zitten bij warm, zonnig weer en worden dan onbereikbaar voor Tapuiten), of dat deze meest bodembewonende prooien alleen gegeten worden als het aanbod aan bladsprietkevers laag is. De laatste hypothese lijkt het meest logisch, hetgeen zou betekenen dat bladsprietkevers de meest profijt­elijke prooien zijn, hetzij omdat ze een groter drooggewicht hebben (ten opzichte van o.a. Mosmotrupsen en kniptorlarven) of omdat ze door hun massale aanwezigheid of makkelijke vangbaarheid makkelijker te verzamelen zijn (ten opzichte van grotere vlinderrupsen). Ter indicatie: het drooggewicht van een Rozenkever komt overeen met een vlinderrups van 5 mm dik en 20 mm lang (hierbij is niet gecorrigeerd voor niet verteerbare delen, zoals chitinepant­sen). Grote rupsen zijn energetisch gezien dus zeer profijt­elijke prooien.

In het veld leken bladsprietkevers inderdaad vaak zonder al te veel inspanning gevangen te worden bij zonnig weer, vaak in de directe omgeving van het nest, terwijl aan het opsporen van bodembewonende insecten veel meer tijd en afgelegde meters besteed moest worden. Dit werpt eens te meer de vraag op hoe



Figuur 4.4. Dieetsamenstelling van nestjonge Tapuities in territorium Egmond op drie verschillende perioden van de dag (voor 10.00, tussen 10.00 en 16.00 en na 16.00), uitgedrukt in gewichtsbijdrage van de verschillende prooien.

de voedselkeuze eruit zou zien als bladspruitkevers niet beschikbaar waren, bijvoorbeeld wanneer vroeger in het seizoen wordt gebroed. Daarnaast hadden wij de indruk dat de dichtheden Rozenkevers en Kleine Junikevers op zonnige dagen dit jaar erg hoog waren in dit gebied, in vergelijking met eerder waargenomen dichtheden op andere plekken in de Nederlandse duinen in dezelfde periode van het jaar. De dichtheden leken vergelijkbaar met plekken in de duinen van Denemarken, waar Kleine Junikevers een belangrijke voedselbron zijn voor Grauwe Klauwieren. Wel lijken ze vooral in de buitenste duinenrij talrijk, waar het nog altijd flink stuift. Uitzwermende kevers bereiken waarschijnlijk grotere delen van het duin, maar naar verwachting minder naarmate de afstand tot de zeereep groter wordt.

Vermeldenswaardig is tenslotte dat Tapuities ook in het donker foerageren. Gedurende twee nachten heeft de camera doorgelopen, waaruit bleek dat 's avonds tot 23.00 en 's ochtends vanaf 4.30 frequent prooien worden aangevoerd (50 minuten na zonsondergang

resp. voor zonsopkomst). Veel maanlicht was er op deze dagen niet; het was vijf dagen voor nieuwe maan en het was bovendien bewolkt. Prooien bestonden vooral uit bodembewonende vlinderrupsen en kniptorlarven, die op het gehoor zullen worden gevangen. Tapuities hebben dus minimaal 18 uur per dag beschikbaar om te foerageren. Ook Cramp (1988) haalt een tweetal bronnen aan waarin wordt gesuggereerd dat Tapuities soms tot laat in de avond ('near-darkness') door kunnen gaan met het vangen van prooien.

Weer en leeftijd jongen

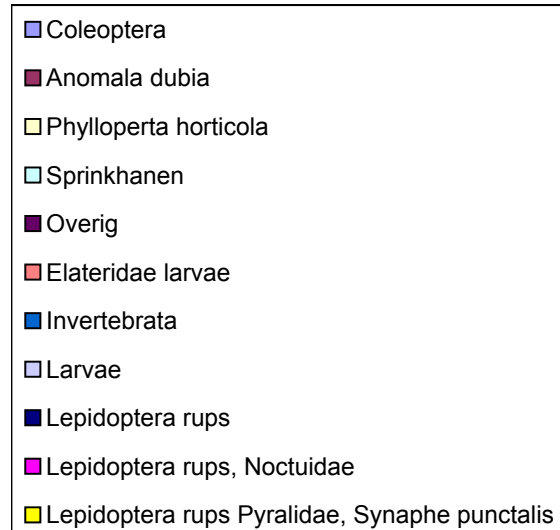
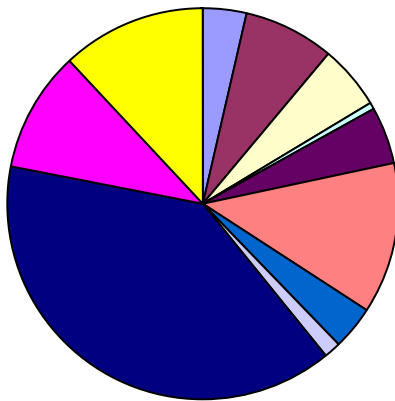
Een andere belangrijke factor die het dieet bepaalt zijn mogelijk de weersomstandigheden. Bladspruitkevers zijn bijvoorbeeld vooral bij zonnig weer actief en dit kan zijn weerslag hebben op het dieet. Om hier een beeld van te krijgen is de dieetsamenstelling in elk territorium op een aantal opeenvolgende dagdelen bepaald. Hierbij is alleen naar de periode 10.00-16.00 gekeken, zodat geen verstrengeling met de tijd van de dag optreedt. In elk territorium zijn gedurende

verschillende weersomstandigheden opnames gemaakt, waarbij een onderscheid gemaakt in zonnig, bewolkt en regenachtig weer (tabel 4.3). In de figuren is de dieetsamenstelling in territoria VD1 en VD2 op vier opeenvolgende middagen gegeven.

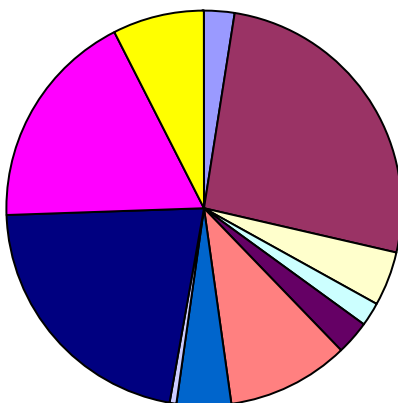
Als we kijken naar de dagen met verschillende weers-

omstandigheden, dan blijkt dat in zowel VD1 als VD2 Kleine Junikevers het meest gegeten worden op de dagen met zon (17, 28, 30 juni). Rupsen van de Mosmot worden in beide territoria het meest gegeten onder bewolkte of regenachtige omstandigheden. Datzelfde geldt in mindere mate voor andere bodembewonende

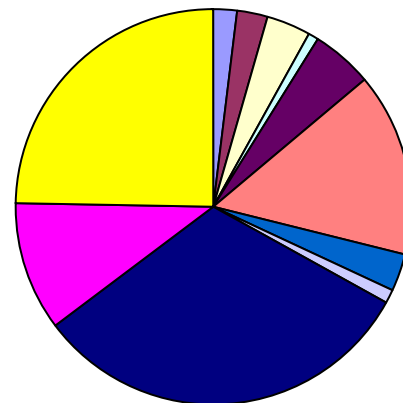
voor 10.00



10.00-16.00



na 16.00



Figuur 4.5. Dieetsamenstelling van nestjonge Tapuiten in territorium Vogelduin 1 op drie verschillende perioden van de dag (voor 10.00, tussen 10.00 en 16.00 en na 16.00), uitgedrukt in gewichtsbijdrage van de verschillende prooien.

vlinderrupsen en kniptorlarven, al is dit beeld eenduidiger in VD1 dan in VD2.

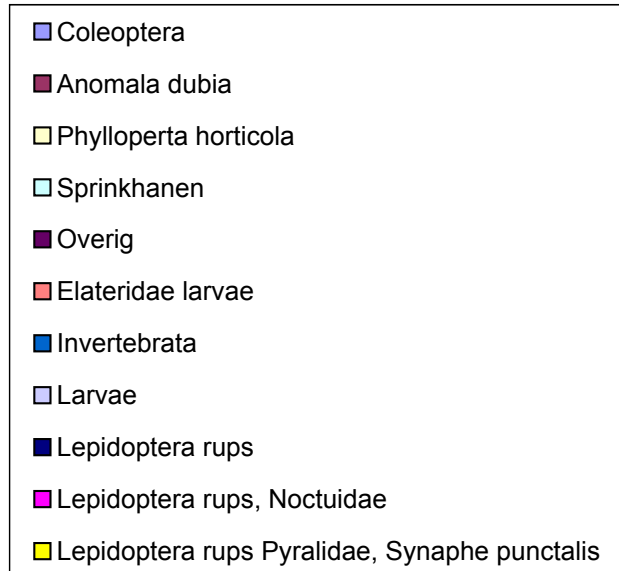
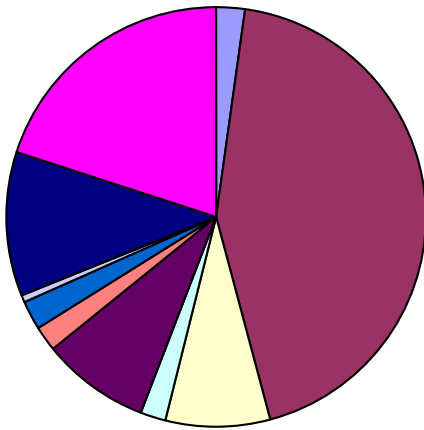
Als we kijken naar opeenvolgende dagen met overeenkomstige weersomstandigheden, dan blijkt dat er nog behoorlijke verschillen zijn. De diëten op de twee bewolkte dagen in VD1 (20 en 22 juni) verschillen sterk in aandeel bladsprietkevers, kniptorlarven en Mosmotrupsen. Hetzelfde geldt in mindere mate voor de twee regenachtige dagen in VD2 (25 en 27 juni). De twee zonnige dagen in VD2 (28 juni en 30 juni) lijken daarentegen behoorlijk op elkaar. Natuurlijk is dit een

weinig betrouwbare steekproef, het gaat slechts om een beperkt aantal dagen en een beperkt aantal opnames per dag. Een invloed van weer ligt echter voor de hand. Daarnaast spelen waarschijnlijk andere factoren, of meer subtiele weersverschillen. Voor een betrouwbare beschrijving van het dieet van nestjonge Tapuiten dient dus op meerdere dagen gefilmd te worden, zelfs als de weersomstandigheden globaal hetzelfde zijn. De leeftijd van de jongen kan ook van invloed zijn op de dieetsamenstelling. Naarmate de jonge Tapuiten ouder worden, blijkt de gemiddelde prooigrootte namelijk toe te nemen (Cramp 1988). Waarschijnlijk is

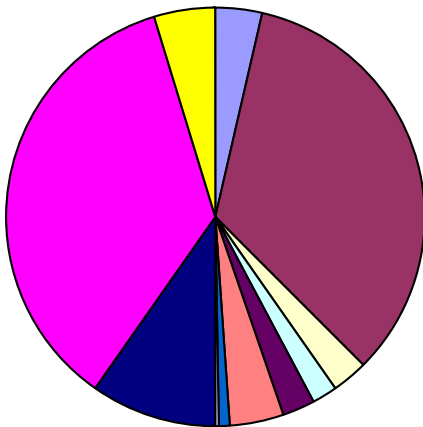
de prooigrootte echter al na de eerste vijf dagen min of meer constant, waarna het niet langer nodig is om alleen kleine, makkelijk verteerbare prooien te voeren. Dit werd o.a. bij de Grauwe Klauwier vastgesteld,

waarvan de jongen ook een nestperiode van 14 dagen hebben (Beusink et al. 2003). De Tapuit-jongen die we met de camera gevolgd hebben waren echter minimaal vijf dagen oud (EG), en bovendien is de spreiding in

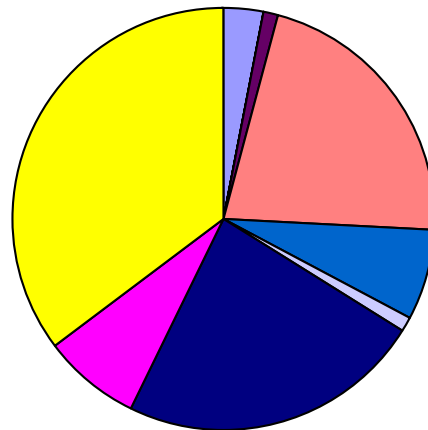
17 juni - zonnig



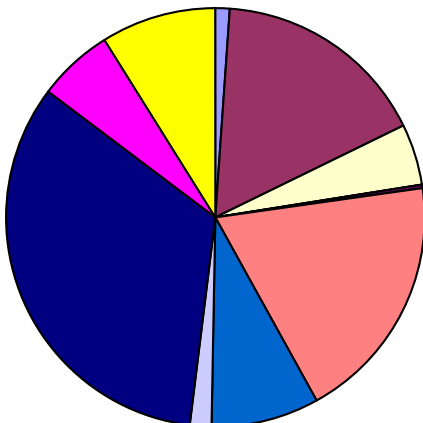
20 juni - bewolkt



22 juni - bewolkt



21 juni - regenachtig

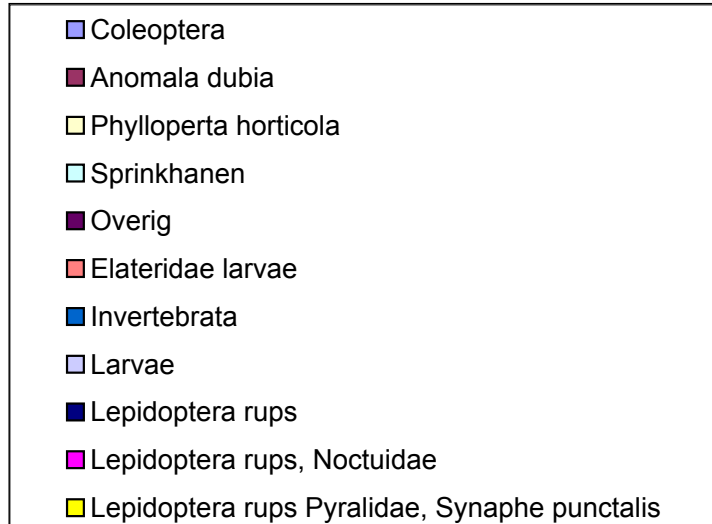
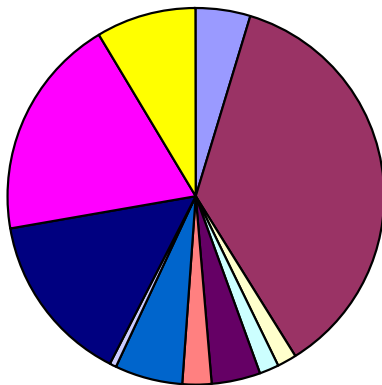


Figuur 4.6. Dieetsamenstelling van nestjonge Tapuities in territorium Vogelduin 1 op vier opeenvolgende dagen met verschillende weersomstandigheden, uitgedrukt in gewichtsbijdrage van de verschillende prooien.

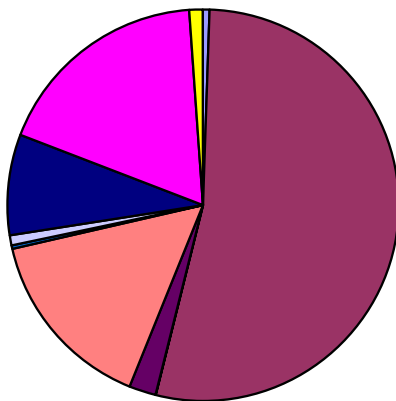
dagen waarop filmbeelden zijn geregistreerd beperkt (maximaal 5-6 dagen, dagen met vergelijkbare weersomstandigheden liggen gemiddeld nog dichter bij elkaar), dus wij verwachten geen grote invloed van

deze variabele op het door ons beschreven dieet (zie verder paragraaf 4.4).

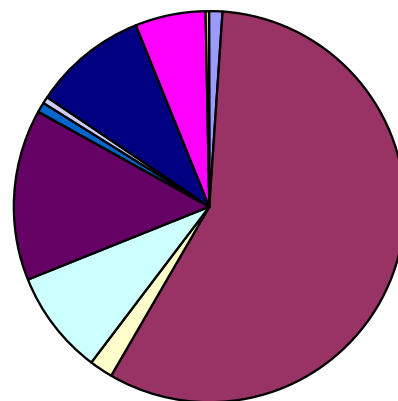
25 juni - regenachtig



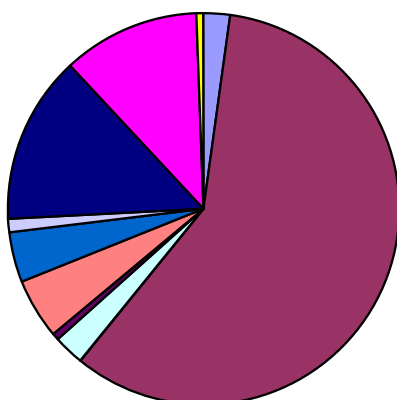
27 juni - regenachtig



30 juni - zonnig



28 juni - zonnig



Figuur 4.7. Dieetsamenstelling van nestjonge Tapuities in territorium Vogelduin 2 op vier opeenvolgende dagen met verschillende weersomstandigheden, uitgedrukt in gewichtsbijdrage van de verschillende prooien.

4.4. Prooigewicht en consumptie

Methode

Behalve de dieetsamenstelling is ook de totale voedselconsumptie van nestjonge Tapuiten een belangrijke factor die de voedselsituatie bepaalt. Daarom is aan de hand van de camerabeelden het drooggewicht berekend dat de jongen per tijdseenheid wordt aangeboden. Perioden waarin de camera's niet alle voedingen hebben geregistreerd, zijn hierbij buiten beschouwing gelaten. De gemiddeld per tijdseenheid aangevoerde drooggewichten zijn vergeleken tussen de nesten, tussen verschillende periodes van de dag en tussen periodes met verschillende weersomstandigheden (zie paragraaf 4.3).

Resultaten en discussie

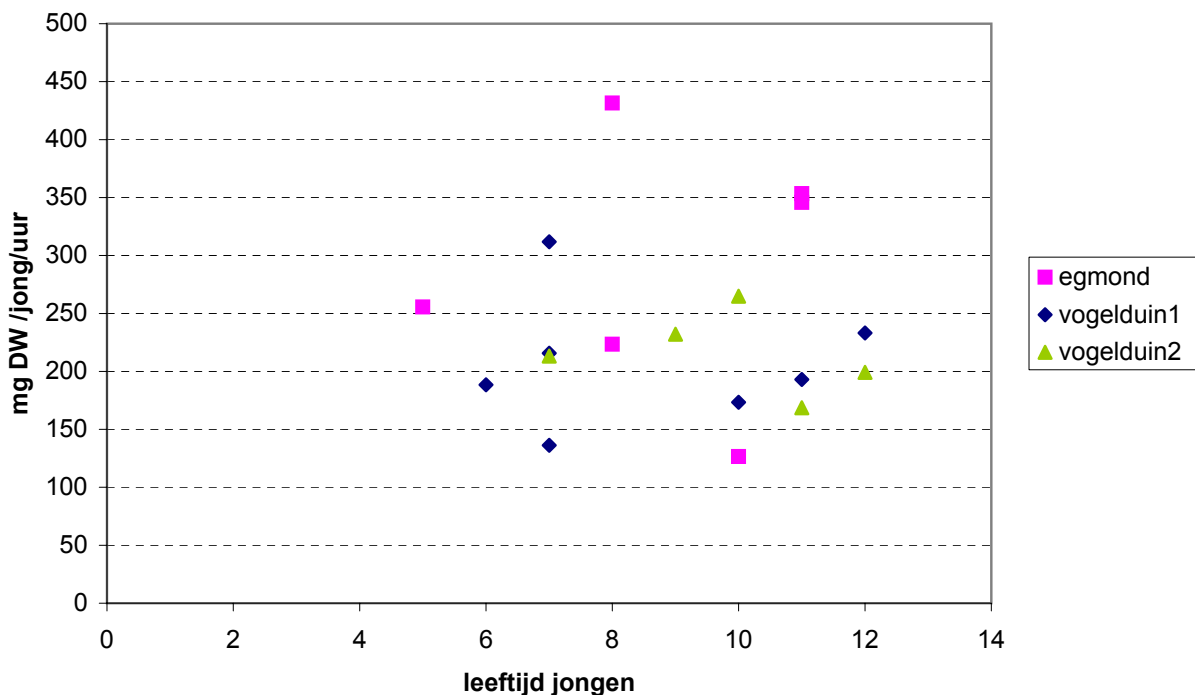
In figuur 4.8 is voor de drie onderzochte nesten weergegeven hoeveel biomassa de nestjongen gemiddeld te eten kregen. Er blijkt, binnen het waargenomen bereik (5-12 dagen), geen invloed van leeftijd op de aangevoerde hoeveelheid voedsel te zijn. Dit bevestigt de conclusie in paragraaf 4.3, namelijk dat de leeftijd van de nestjongen in ons onderzoek niet of nauwelijks van invloed is op het vastgestelde dieet. Waarschijnlijk neemt de gemiddelde prooigrootte alleen in de eerste dagen na uitkomen toe, net als bij de Grauwe Klauwier is vastgesteld (Beusink et al 2003).

Uit figuur 4.8 blijkt tevens dat er geen grote verschillen zijn in de aangevoerde hoeveelheid voedsel tussen de

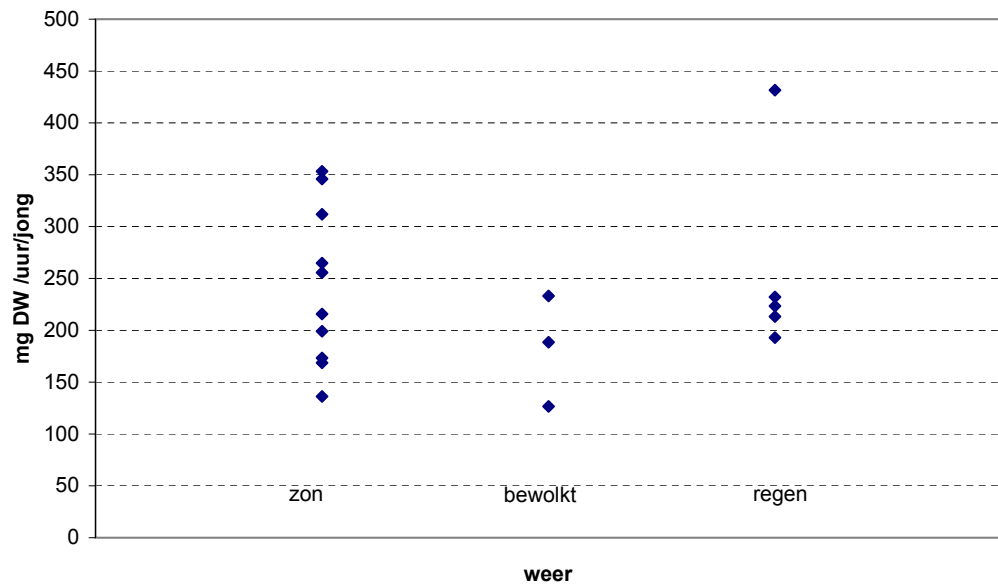
verschillende territoria. Hoewel de dieetsamenstelling tussen de territoria dus sterk verschilt (paragraaf 4.3), zijn er geen indicaties dat dit ook resulteert in grote verschillen in de hoeveelheid aangevoerde biomassa. Bij nesten waarin relatief kleinere prooien worden gevoerd, zullen deze prooien dus ook relatief vaker worden aangesleept. De gemiddelde consumptie van nestjonge Tapuiten ligt overigens in dezelfde orde van grootte als die van nestjonge Grauwe Klauwieren (Beusink et al 2003).

Hoewel de dieetsamenstelling lijkt te variëren in afhankelijkheid van weersomstandigheden (paragraaf 4.3), resulteert dit niet in grote verschillen in hoeveelheid aangevoerde biomassa (figuur 4.9). Tijdens zonnige omstandigheden wordt niet meer biomassa aangevoerd dan tijdens bewolkte of regenachtige omstandigheden (paarsgewijze t-testen, $p > 0,05$).

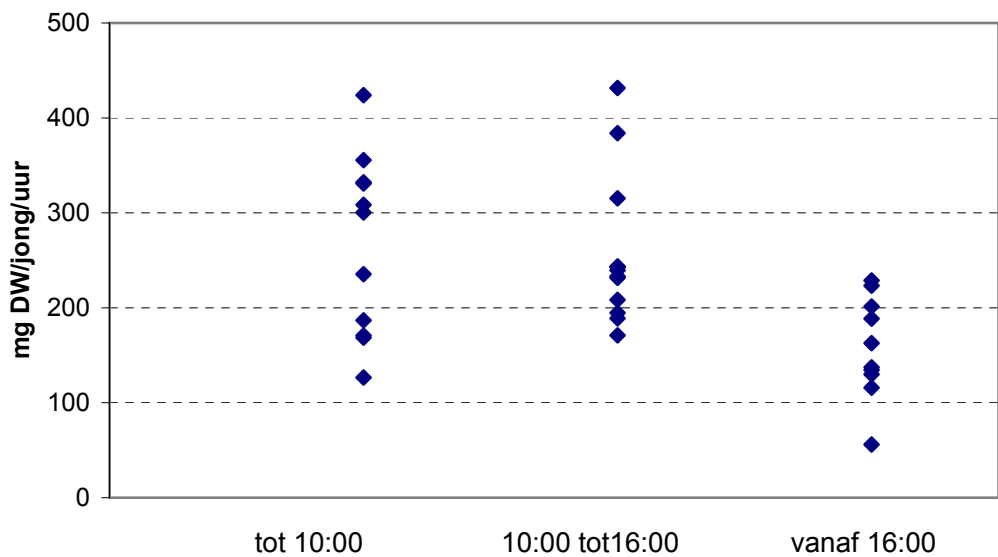
Verschillen in dieetsamenstelling tussen verschillende periodes van de dag (paragraaf 4.3) resulteren wel in verschillen in hoeveelheid aangevoerde biomassa (figuur 4.10). Na 16.00 wordt significant minder biomassa aangevoerd dan tussen 10.00 en 16.00 en voor 10.00 (t-testen, $p < 0,001$). De bulk van het voedsel wordt dus in de ochtend en vroege middag aangevoerd.



Figuur 4.8. De hoeveelheid aan nestjongen gevoerd drooggewicht (in mg per jong per uur) in de territoria Egmond, Vogelduin 1 en Vogelduin 2, in afhankelijkheid van de leeftijd van de jongen.



Figuur 4.9. De hoeveelheid aan nestjonge gevoerd drooggewicht (in mg per jong per uur) in afhankelijkheid van weersomstandigheden (zon, bewolkt of regen).



Figuur 4.10. De hoeveelheid aan nestjonge gevoerd drooggewicht (in mg per jong per uur) in afhankelijkheid van periode van de dag (voor 10.00, tussen 10.00 en 16.00 en na 16.00).

4.5. Habitatgebruik

Methode

In elk territorium werd gedurende een aantal dagdelen geobserveerd waar de oudervogels naar toe vlogen om prooien voor hun jongen te vangen. Dit werd gedaan op momenten dat ook de camera-registraties plaatsvonden, om zodoende te kunnen achterhalen in welke vegetatietypen welke prooien verzameld worden. Vanaf een hoog uitkijkpunt werden met verrekijker en telescoop foeragerende oudervogels gevolgd en werd de locatie van prooivangsten zo nauwkeurig mogelijk ingetekend op een kaart met vegetatietypen. Alleen locaties waar daadwerkelijk prooien werden gevangen zijn ingetekend. Dit was niet altijd zichtbaar, maar als de vogel daarna meteen recht naar het nest vloog, is aangenomen dat er een prooi gevangen is. Regelmatig werden op een foerageervlucht meerdere prooien op verschillende locaties gevangen. Deze zijn dan allemaal ingetekend. In territorium VD2 waren twee waarnemers op verschillende plekken tegelijkertijd actief om het gehele territorium te kunnen overzien. Zij stonden in contact met walkie-talkies. De overige twee territoria konden vanaf één punt in zijn geheel worden overzien. Van elke foerageervlucht werden tijd (dagelijks gelijk gesteld aan de tijd op de laptop van de camera-opstelling) en geslacht van de vogel genoteerd. Er werden zowel waarnemingen van mannetjes en vrouwtjes verzameld, maar omdat vrouwtjes over het algemeen meer tijd aan foerageren besteedden, zijn zij in de steekproef oververtegenwoordigd. In totaal zijn in EG, VD1 en VD2 respectievelijk 299, 218 en 89 vanglocaties geregistreerd, verdeeld over respectievelijk 3, 4 en 5 dagen (tabel 4.3; bijlage 5).

De waargenomen verdeling van vanglocaties over de drie onderscheiden vegetatietypen (zie paragraaf 4.2.1.) is niet alleen afhankelijk van de voorkeur van Tapuiten, maar ook van de beschikbaarheid (oppervlakte) van die vegetatietypen. Hiermee is rekening gehouden door het gebruik van een selectie-index, in dit geval de Jacob's index D (Jacobs 1974):

$$D = (r-p)/(r+p-2rp)$$

Hierin is r ('realised') het proportionele gebruik van een vegetatietype door de foeragerende Tapuiten (fractie van het totale aantal vanglocaties dat in dat type werd gedaan) en p ('potential') het proportionele aanbod van dat vegetatietype binnen het territorium (fractie van totale oppervlak). Het territorium is hier gedefinieerd als het gebied met het nest als centrum en de afstand van het nest tot de verst waargenomen vanglocatie als radius ('cirkelterritorium'; bijlage 1). In dit geval is dus niet uitgegaan van een nauwe omgrenzing van het territorium ('jaagterritorium'; het

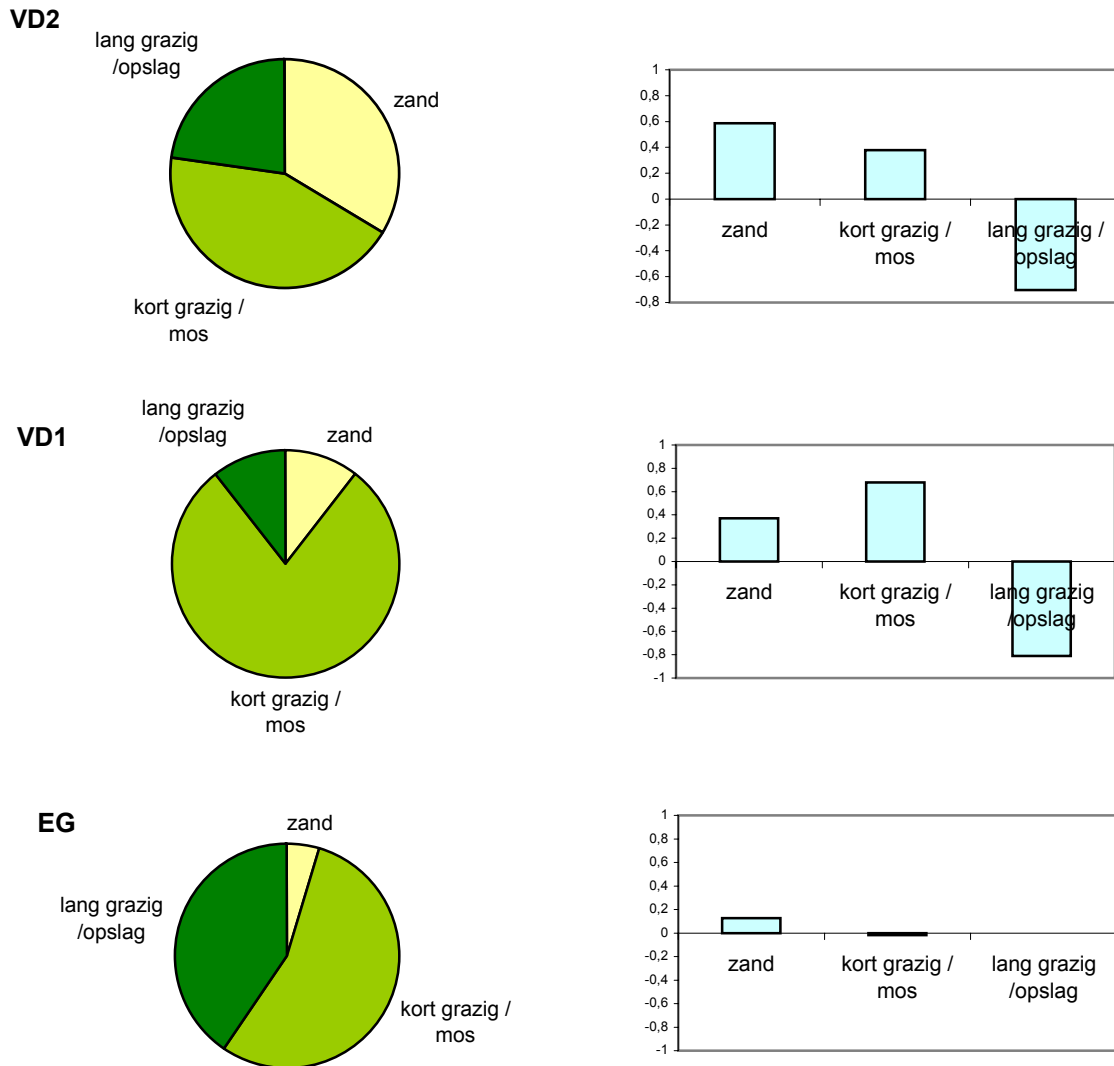
gebied dat juist alle waargenomen locaties omvat waar prooien zijn gevangen, zie paragraaf 4.2.1.), omdat daarin de voorkeur van de Tapuiten al besloten is. De Jacob's index kan waarden aannemen tussen -1 (geen enkele vangst in dit vegetatietype) en 1 (alle vangsten in dit type), waarbij 0 een aandeel vangsten aangeeft dat evenredig is met het aanbod.

Van elke op kaart ingetekende vangst werd vervolgens aan de hand van de camera-beelden bepaald welke prooi op de betreffende locatie op betreffend tijdstip gevangen werd, om zodoende te achterhalen of bepaalde prooien selectief in bepaalde vegetatietypen gevangen worden. Wederom is hiervoor de Jacob's index gebruikt. Deze analyse werd alleen voor de territoria EG en VD1 uitgevoerd, omdat het aantal geregistreerde vanglocaties in VD2 te klein was. Alleen prooien die een belangrijk deel van het dieet uitmaken, zijn in de analyse betrokken.

Resultaten en discussie

In figuur 4.11 wordt per territorium de verdeling van de vanglocaties over de verschillende vegetatietypen gegeven, alsmede de Jacob's index die de mate van selectie voor de verschillende vegetatietypen aangeeft. In alle territoria worden de meeste prooien gevangen in vegetaties met korte grassen of mos, variërend van 43% in VD2 tot 79% van de vangsten in VD1. In de overige vegetatietypen wordt gemiddeld minder gevoerd, al zijn vangsten in lang grazige vegetaties of opslag goed vertegenwoordigd in EG en in mindere mate in VD2 (resp. 43% en 23%) en open zand in VD2 (34%).

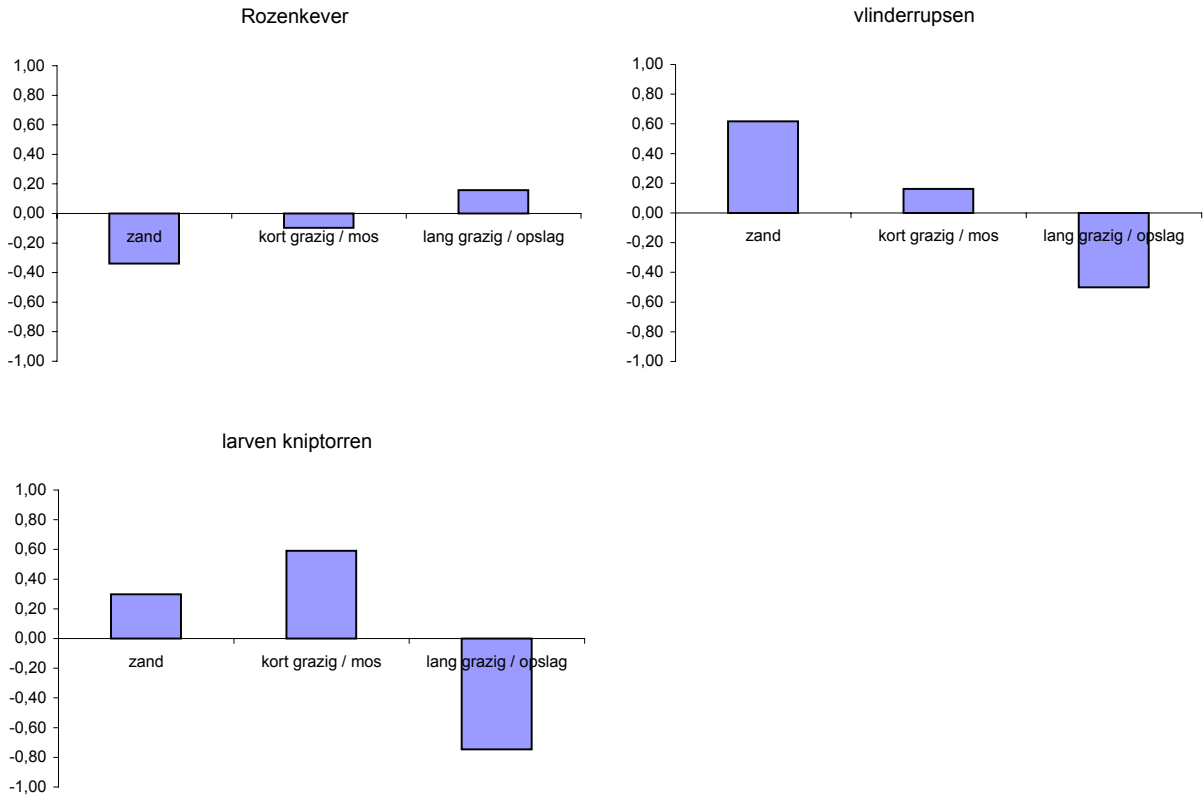
De Jacob's index geeft een beter beeld van de mate waarin de verschillende vegetatietypen juist wel of niet worden geprefereerd, omdat hierin gecorrigeerd is voor het aanbod. De Tapuiten in territorium VD1 gedragen zich volgens de verwachting op basis van literatuurgegevens: kort grazige vegetaties en in mindere mate open zand worden positief geselecteerd, terwijl lang grazige vegetaties, al dan niet met verspreide opslag, negatief worden geselecteerd. Het foerageergedrag in VD2 lijkt hier sterk op, al worden in de 10% van het territorium dat uit kaal zand bestaat relatief meer prooien verzameld dan in kortgrazige vegetaties. De Tapuiten in EG wijken sterk af van dit patroon; aan geen van de onderscheiden vegetatietypen wordt duidelijk de voorkeur gegeven, er is hooguit van een lichte preferentie voor open zand sprake. Dit wordt mogelijk deels veroorzaakt doordat het verschil tussen kort en lang grazige vegetatie in EG veel minder duidelijk is dan in de andere territoria (paragraaf 4.2.1.). Daarnaast zijn de vangsten in lang gras met verspreide opslag voor een belangrijk deel geclusterd in een klein terreindeel (bijlage 5), waar de Tapuiten met name op 14 juni tijdens regenachtig weer veelvuldig foerageerden



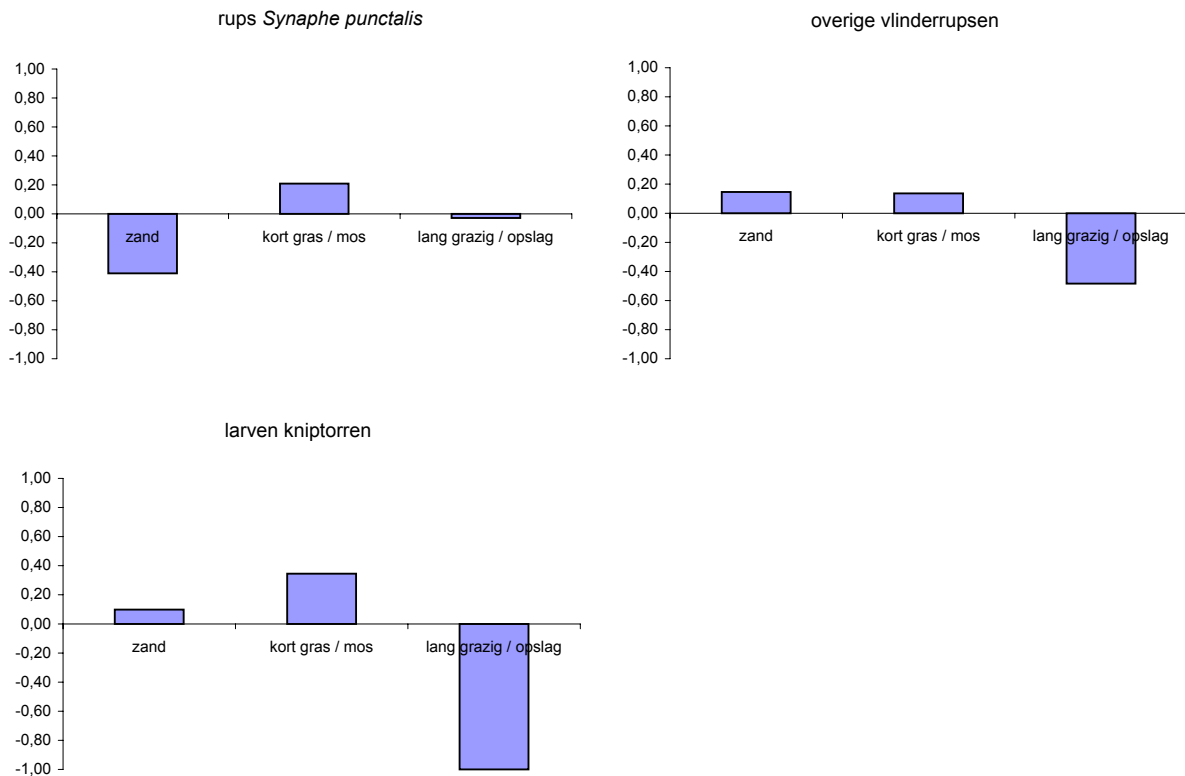
Figuur 4.11. Verdeling van prooivanglocaties over de verschillende vegetatietypen in de territoria Egmond, Vogelduin 1 en Vogelduin 2. In de linker kolom figuren is het absolute aantal vangsten uitgezet, in de rechter kolom figuren de Jacob's index, die de selectie voor de verschillende vegetatietypen op basis van hun bedekking aangeeft.

en ze vanuit de top van de lage struikjes stootduiken in de vegetatie maakten.

In figuur 4.12 is weergegeven in welke vegetatietypen in territorium EG de belangrijkste prooien in het dieet bij voorkeur gevangen worden. Hieruit blijkt dat Rozenkevers, die in dit territorium bijna 60% van het dieet uitmaken, vooral in hoog gras met verspreide opslag worden gevangen.



Figuur 4.12. Verdeling van gevangen Rozenkevers ($n=155$), vlinderrupsen ($n=9$) en kniptorlarven ($n=9$) over de verschillende vegetatietypen in territorium Egmond. Weergegeven is de Jacob's index, die de selectie voor de verschillende vegetatietypen op basis van hun bedekking aangeeft.

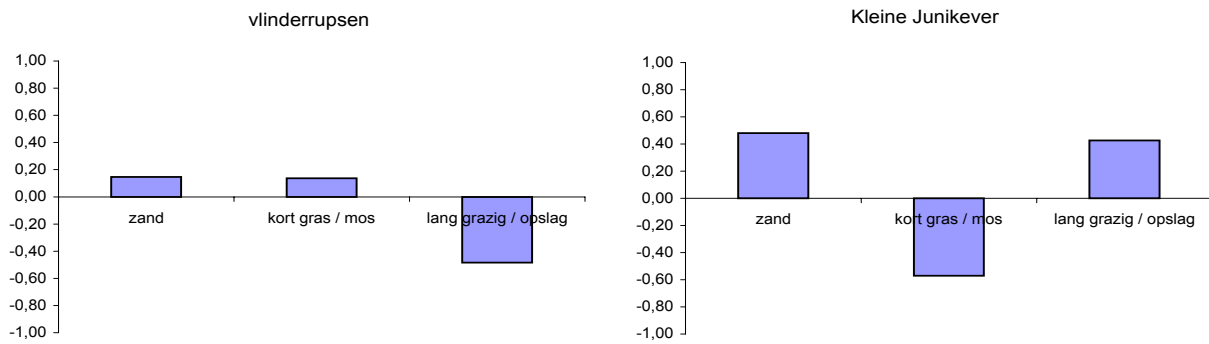


Figuur 4.13. Verdeling van gevangen Mosmot-rupsen ($n=96$), overige rupsen ($n=20$) en kniptorlarven ($n=29$) over de verschillende vegetatietypen in territorium Vogelduin 1. Weergegeven is de Jacob's index, die de selectie voor de verschillende vegetatietypen op basis van hun bedekking aangeeft.

Mogelijk dat de kevers tijdens regenachtig weer in de hoge vegetatie rusten, en dat ze hier vanaf uitkijkposten in de struiken door Tapuiten gevangen worden. De twee andere prooigroepen worden juist niet in hoog gras gevangen. De lichte voorkeur van de Egmondse Tapuiten voor jagen in open zand lijkt voor rekening te komen van de vlinderrupsen en de kniptorlarven. Vooral de rupsen worden selectief in open zand gevangen. Kniptorlarven hebben juist de sterkste voorkeur voor kort gras. Zo blijken alle in territorium EG aanwezige vegetatietypen belangrijk te zijn voor jagende Tapuiten, omdat de bepalende prooien in het dieet bij voorkeur in andere typen gevangen worden. Welke factoren hierbij sturend zijn is niet zonder meer duidelijk, maar weersomstandigheden lijken in ieder geval een belangrijke rol te spelen. In figuur 4.13 is weergegeven in welke vegetatietypen in

territorium VD1 de belangrijkste prooien in het dieet bij voorkeur gevangen worden. De Tapuiten foerageerden hier relatief veel in korte grasvegetaties en in mindere mate open zand. Alle belangrijke prooien in het dieet worden ook bij voorkeur in kort grazige vegetaties gevangen. Ook in open zand worden de meeste prooien selectief gevangen, met uitzondering van de rups van de Mosmot *Synaphe punctalis*. In tegenstelling tot in EG zijn in VD1 niet alle vegetatietypen belangrijk voor de belangrijkste prooigroepen in het dieet. Dat geldt voor lang grazige vegetaties met verspreide opslag.

In figuur 4.14 is weergegeven in welke vegetatietypen in territorium VD2 de belangrijkste prooien in het dieet bij voorkeur gevangen worden. De Tapuiten foerageerden hier relatief veel in open zand en in mindere mate korte grasvegetaties.



Figuur 4.14. Verdeling van gevangen Kleine Junikevers ($n=17$) en vliederrupsen ($n=16$) over de verschillende vegetatietypen in territorium Vogelduin 2. Weergegeven is de Jacob's index, die de selectie voor de verschillende vegetatietypen op basis van hun bedekking aangeeft.

De twee belangrijke prooigroepen worden ook selectief in open zand gevangen. Voor het vangen van Kleine Junikevers worden daarnaast hoge grassen met verspreide opslag geprefereerd, voor vliederrupsen worden ook lang grazige vegetaties opgezocht.

Vergelijken we de geprefereerde vegetatietypen voor dezelfde prooien tussen de drie territoria, dan zijn voor bladspruitkevers (Rozenkever in EG, Kleine Junikever in VD2) hooggrazige vegetaties met verspreide opslag onevenredig belangrijk. Hierbij zijn geïsoleerde struikjes waarschijnlijk vooral van belang als uitkijkpost om vliegende kevers in de lucht of rustende kevers in de hoge vegetatie te vangen. Kniptorlarven worden in zowel EG als VD1 vooral in kort grazige vegetaties en in mindere mate open zand gevangen. Ook vliederrupsen worden selectief in open zand en kort gras gevangen. Alle onderscheiden vegetatietypen lijken echter belangrijk voor een of meer van de belangrijke prooigroepen in het dieet.

4.6. Voedselaanbod

Om de koppeling te kunnen leggen tussen wat Tapuiten eten en waar ze dat verzamelen enerzijds, en wat er voor ze op verschillende plekken beschikbaar is anderzijds, is het voedselaanbod dit jaar 'exploratief' bemonsterd in de territoria waarvan de nesten zijn geobserveerd. De bemonstering van het aanbod moet aansluiten bij de jaagstrategie en de dieetsamenstelling van de Tapuit. Omdat beide voorafgaand aan het onderzoek natuurlijk nauwelijks bekend waren, zijn meerdere bemonsteringsmethoden in het veld uitgeprobeerd en op hun geschiktheid ten aanzien van de in het dieet aanwezige prooien beoordeeld. Vijf methoden zijn uitgeprobeerd: plaggen, potvallen, sleepnet, zichtwaarnemingen in transecten (lopend) en zichtwaarnemingen in kleine plotjes (kruipend). De bemonsteringen zijn overigens niet alleen nodig om het aanbod te kwantificeren, maar ook om een 'referentiecollectie' op te bouwen teneinde de op film vastgelegde prooien te kunnen determineren en hun prooigewichten te kunnen bepalen.

4.6.1. Plaggen

Inleiding en methode

Om een idee te krijgen van het aanbod aan potentiële prooisorten in en nabij de bodem zijn in verschillende vegetatietypen plaggen gestoken. Nadeel van deze methode is dat allerhande wegspringende (sprinkhanen) en wegvliegende (kevers, vliegen, wantsen) insecten zo niet worden bemonsterd, maar gezien het feit dat de Tapuit voornamelijk op de bodem foerageert, lijkt dit een goede methode om in ieder geval een deel van het prooiaanbod te bemonsteren. In alle drie territoria werden per vegetatietype (open zand, kort gras of mos, lang gras; zie paragraaf 4.2.1) vier tot zes plaggen van 50x50cm op willekeurige plakken gestoken, tot op een diepte van ca. 10cm. Hier werden ter plekke direct alle ongewervelden (zowel uit de grond als uit de vegetatie) vanaf ca. 1 mm lang uit gehaald en opgeslagen in potjes met alcohol. In plaggen met grote aantallen pissebedden is slechts een deel verzameld. De verzamelde aantallen zijn later geëxtrapolerd naar het hele plagoppervlak. De plaggen zijn op verschillende dagen in de eerste drie weken van juli gestoken, meestal snel na het uitvliegen van de jonge Tapuiten van de onderzochte paren. In

Egmond op 11 en 19 juli, in Vogelduin 1 op 13 en 14 juli en in Vogelduin 2 op 30 juni en 11 en 12 juli. Na het veldseizoen zijn in het lab met behulp van een binoculair de aantallen ongewervelden per soortgroep geteld. Hierbij werd getracht zo veel mogelijk tot op soortniveau te determineren, in ieder geval de belangrijke soorten of soortgroepen in het dieet. In de praktijk kwam het er op neer dat de meeste insectenordes tot op familieniveau werden gedetermineerd, terwijl kevers vaak tot op geslachts- of soortsniveau op naam werden gebracht. Alle overige ongewervelden werden in ieder geval tot op ordeniveau gedetermineerd. Van iedere soort of soortengroep is tevens het levensstadium vastgesteld (larve, pop of adult). Van alle taxa zijn de getelde aantallen omgerekend naar dichtheden per vierkante meter grondoppervlak, teneinde vergelijkingen tussen de territoria en de vegetatietypen te kunnen maken.

Resultaten en discussie

Tabel 4.4 geeft de gemiddelde dichtheden per hoofdgroep voor de verschillende territoria en vegetatietypen weer, terwijl in bijlage 6 het totaaloverzicht staat van alle onderscheiden taxa. Wat vooral opvalt is dat bij vrijwel alle ongewervelden en in vrijwel alle territoria

Tabel 4.4. Gemiddelde dichtheden ongewervelden per taxonomische groep voor de verschillende territoria en vegetatietypen op basis van de plaggen.

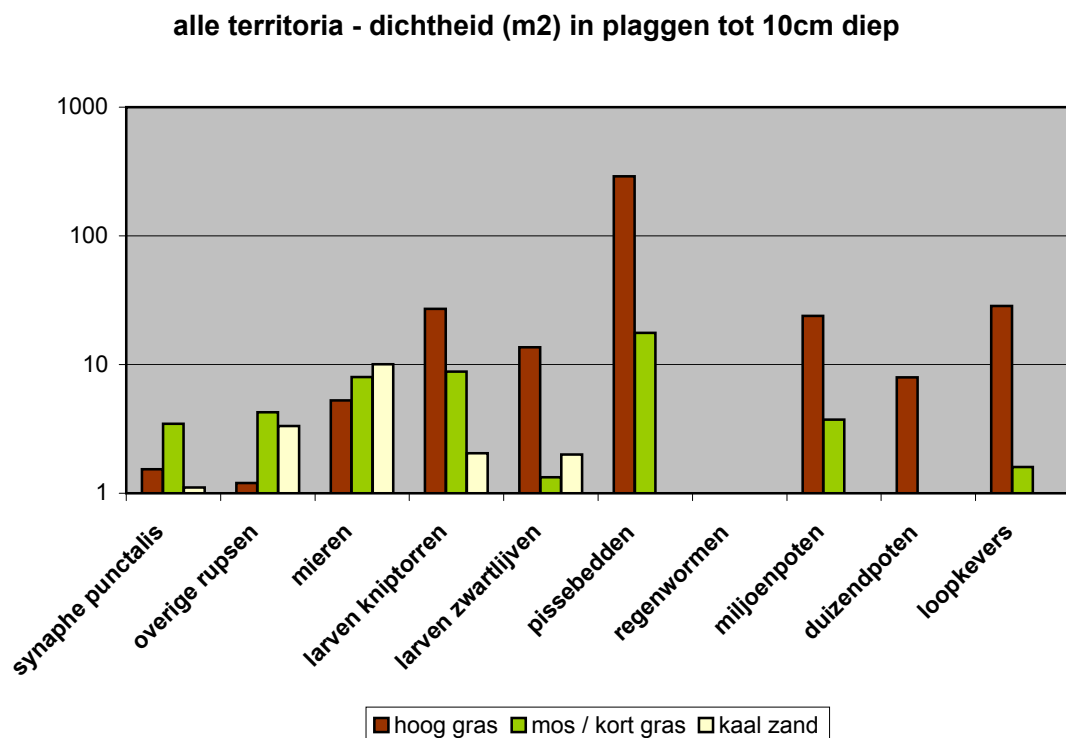
		# plaggen			EG-G	EG-M	EG-Z	VD1-G	VD1-M	VD1-Z	VD2-gras	VD2-mos	VD2-zand
		4	5	5	5	5	5	4	5	6			
stadium	groep												
adult	pissebedden Isopoda	273,0	52,8		200,8					399,0			
adult	miljoenpoten Diplopoda	16,0	1,6		20,8	8,8	0,8			35,0	0,8		
adult	duizendpoten Chilopoda	6,0			12,8					5,0			
adult	regenwormen Oligochaeta	2,0											
adult	wantsen Heteroptera	1,0	0,8		0,8					2,0			
adult	cicaden Homoptera									2,0			
adult	kakkerlakken Blattodea	1,0			0,8	0,8							
adult	spinnen Arachnida	7,0	0,8	1,6	14,4					19,0		1,2	
adult	vliesvleugeligen												
adult	Hymenoptera	4,0	8,0	0,8	4,8	13,6	28,0			7,0	2,4	2,4	
adult	tweevleugeligen Diptera						0,8						
adult	kevers Coleoptera	36,0	3,2		28,0		4,0			47,0	4,8	6,0	
larve	kokerjuffers Trichoptera				2,4								
larve	tweevleugeligen Diptera	1,0		1,6	3,2		1,6			3,0	0,8	1,2	
larve	kevers Coleoptera	34,0	23,2	4,8	60,0	4,8	9,6			53,0	7,2	13,2	
larve	vlinders Lepidoptera	3,0	7,2		3,2	13,6				2,0	2,4	24,0	
pop	vlinders Lepidoptera		0,8			0,8				1,0		1,2	
pop	vliesvleugeligen												
pop	Hymenoptera				2,4	4,0				1,0	0,8		
pop	tweevleugeligen Diptera				0,8	0,8				1,0			
pop	kevers Coleoptera	1,0	1,6	0,8		4,8	3,2				2,4	14,4	
totale dichtheid (aantal/m²)		385,0	100,0	9,6	355,2	52,0	48,0			577,0	21,6	63,6	

de hoogste dichtheden voorkomen in lang grazige (G) plaggen en dat deze het laagst zijn in de zanderige (Z) plaggen, terwijl kortgras/mos (M) een tussenpositie inneemt. Uitzonderingen hierop vormen mieren (behorend tot de vliesvleugeligen), die bij Egmond in kortgras/mos en bij Vogelduin1 in zand het talrijkst zijn, rupsen (vlinderlarven), die bij Egmond en Vogelduin1 in mos en bij Vogelduin2 in zand het talrijkst zijn en een aantal keverfamilies en keversoorten, die in verschillende samenstellingen van territorium en vegetatietype de hoogste dichtheden bereiken. In alle drie territoria worden de hoogste dichtheden bereikt door pissebedden, met in lang grazige vegetaties tot wel 400 individuen per m². Daarnaast zijn het vooral miljoenpoten, duizendpoten, spinnen, volwassen kevers, keverlarven en vlinderrupsen die opvallen door hun hoge dichtheden, hoewel die nooit boven de 60 individuen per m² uitkomen. Enkele keverfamilies zijn duidelijk in de meerderheid, met name adulte loopkevers (met name *Amara curta*), larven van zwartlijven *Tenebrionidae* en larven van diverse soorten kniptorren *Elateridae*. Vooral de kniptorsoort *Melanotus punctolineatus* werd in hoge dichtheden als larve verzameld (max. 25 ind./m²), bij Egmond zelfs vrijwel evenveel in lang grazige als in kortgras/mos vegetaties. Deze typische kustsoort is in Engeland de laatste jaren zeer zeldzaam geworden en wordt in verband gebracht met het dichtgroeien van de duinen; voor deze kever is zelfs een soortbeschermingsplan opgezet (zie www.rspb.org.uk).

Mogelijk is dit een goede indicatorsoort ter beoordeling van Tapuit-habitats, aangezien kniptorren een niet onbelangrijk deel van het dieet vormen (zie 4.3).

In figuur 4.15 zijn alleen de prooigroepen weergegeven die minimaal één keer in het dieet van de Tapuit zijn aangetroffen. De meeste groepen bereiken de hoogste dichtheden in hoog gras en de laagste dichtheden in kaal zand, terwijl kort gras en/of mos een tussenpositie inneemt. Op gewichtsbasis zijn echter met name de vlinderrupsen en kniptorlarven belangrijk in het dieet. De kniptorren zijn net zoals de meeste andere groepen het talrijkst in hoog gras en het minst talrijk in kaal zand. Ze worden door Tapuiten echter vooral in kort grazige vegetaties en in mindere mate open zand gevangen (paragraaf 4.5). Dit zou betekenen dat de aanwezigheid van kniptorren in het dieet eerder gestuurd wordt door de bereikbaarheid (Tapuiten kunnen in hoog gras niet goed genoeg uit de voeten) dan door het aanbod.

Vlinderrupsen daarentegen bereiken de hoogste dichtheden in vegetaties met kort gras en mos, zowel de rups van de Mosmot als de overige rupsen. In VD2 zaten ook hoge aantallen rupsen in kaal zand. Rupsen van Mosmotten worden door Tapuiten ook vooral in kort gras en mosvegetaties gevangen, overeenkomstig het aanbod. De overige vlinderrupsen worden zowel in open zand, kort gras als lang gras gevangen, variërend



Figuur 4.15. Gemiddelde dichtheden ongewervelden per taxonomische groep per vegetatietypen op basis van de plaggen. De drie territoria zijn samengevoegd en alleen de in het dieet van de Tapuit geregistreerde prooien zijn opgenomen.



Uitzeven van plaggen om bodembewonende fauna te bemonsteren (foto J. Aben).

per territorium (paragraaf 4.5). In de plaggen is echter maar een zeer klein deel van de rupssoorten uit het dieet van de Tapuiten vastgesteld, en de aantallen zijn laag.

Met plaggen lijken dus twee belangrijke prooigroepen uit het dieet van de Tapuiten goed bemonsterd te worden, kniptorlarven en Mosmotrupsen. De steekproefgrootte zou echter sterk vergroot moeten worden om de beschreven verschillen ook statistisch hard te maken. Bij een grotere steekproef zouden mogelijk ook de andere (grondbewonende) vlinderrupsen uit het dieet goed bemonsterd kunnen worden. Vooral de grotere rupssoorten zijn immers nauwelijks in de plaggen aangetroffen. Het steken en uitwerken van plaggen is echter een zeer arbeidsintensieve methode. In aanvulling op de steekproefopzet is desondanks verspreid over de territoria willekeurig een groot aantal extra plaggen gestoken in verschillende vegetatietypen (totaal minimaal 6 vierkante meter). Hierbij werden wel verschillende soorten rupsen aangetroffen, maar slechts één exemplaar van de Graswortelvlinder. Het bemonsteren van aanbod met behulp van plaggen op een manier dat alle vlinderrupsen goed zijn vertegenwoordigd zijn in de steekproef is dus enorm arbeidsintensief. Tapuiten hebben gelukkig een veel efficiëntere manier gevonden om deze rupsen op te sporen.

4.6.2. Potvallen

Inleiding en methode

Een veel gebruikte manier om bodemactieve fauna te bemonsteren is met behulp van vangbekers die in de grond worden geplaatst (potvallen), gevuld met een laagje 4% formaline-oplossing om de vangsten te doden en te conserveren. Nadeel hiervan is dat alleen de op de bodem lopende dieren worden gevangen (en vooral in adult stadium) en dat bovendien de vangkans evenredig is met de loopactiviteit. Het is echter een relatief eenvoudige methode waarmee van bepaalde prooigroepen (bijv. loopkevers, spinnen) in korte tijd grote aantallen verzameld kunnen worden en vaak soorten gevonden worden die bij gebruik van andere methoden gemist worden. Net als bij de plagbemonstering werden alle drie vegetatietypen per territorium weer bemonsterd (G, M en Z). In ieder type werden drie bekertjes geplaatst, op een afstand van ca. 5 meter van elkaar. Het inzetten vond plaats op 20 juni en op 19 juli zijn ze geleegd. Van de vangsten zijn alleen loopkevers, kniptorren en spinnen gedetermineerd.

Resultaten en discussie

Er werden 22 soorten loopkevers, 2 soorten kniptorren en 41 soorten spinnen (uit 9 families) gevonden (bijlage 7). Het totaal aantal verzamelde loopkevers was bij Vogelduin1 ongeveer twee keer zo laag als bij de andere territoria, terwijl het aantal soorten bij

Vogelduin2 dubbel zo hoog was als bij de andere territoria. Meest gevangen soorten betroffen *Amara convexior*, een typische soort van open duinvegetaties, die in Nederland plaatselijk algemeen kan zijn; *Calathus fuscipes*, een in ons land overal algemeen voorkomende soort van droge terreinen; *Cicindela hybrida*, de Bronzen Zandloopkever, een grote dagactieve soort die vrij algemeen in zandige terreinen langs de kust en het binnenland voorkomt en dus niet geheel toevallig het meest in de Z-series is gevangen; *Amara curta*, een droogteminnende vrij algemene kustsoort, die het meest in de plaggen voorkwam. Bijzonder is verder de vangst van enkele exemplaren van de vrij zeldzame tot zeldzame soorten *Harpalus xanthopus*, *Masoreus wetterhallii* en *Panageus bipustulatus*. Slechts twee soorten (volwassen) kniptorren werden gevangen, en bijna allemaal de soort *Agrypnus murinus*. Van *Melanotus punctolineatus*, de meest voorkomende kniptorlarve in de plaggen, werd slechts 1 exemplaar gevonden. Bij de spinnen werden minimaal 32 soorten gevonden, met in Egmond veel hogere aantallen dan in de beide andere territoria, hoewel het aantal soorten per territorium niet veel verschilt. Meest gevangen soorten zijn de Duinwolfspin *Pardosa monticola*, de Duinkrabspin *Xysticus ninnii* en diverse soorten uit het geslacht der Kampootspinnen *Zelotus* sp.

Loopkevers en spinnen zijn niet of nauwelijks belangrijk in het dieet van nestjonge Tapuiten. Kniptorlarven zijn dat wel, maar deze werden in de potvallen slechts in zeer kleine aantallen gevangen. Potvallen vormen daarom geen zinvolle aanvulling op de plaggen en wij beschouwen het daarom niet als een geschikte bemonsteringsmethode om het aanbod van voor Tapuiten belangrijke prooien in beeld te brengen.

4.6.3. Overige methoden

In territorium Egmond zijn op twee dagen (11 juni en 14 juni) transecten gelopen op verschillende momenten van de dag. Hoewel kleine aantallen vliegende insecten werden vastgesteld, betrof het niet of nauwelijks soorten uit het dieet van de jonge Tapuiten. Beusink et al. (2003) geven op basis van meerjarig onderzoek aan dat met transecttellingen alleen sprinkhanen, libellen, vlinders, tweevleugeligen en vliesvleugeligen goed bemonsterd kunnen worden. Dit zijn geen van alle belangrijke prooien voor de Tapuiten. Kevers, rupsen en spinnen worden te vaak gemist in transecten. Voor massaal vliegende bladspruitkevers zouden transecten mogelijk wel een goede methode kunnen zijn, indien er per territorium veel worden uitgezet en ze frequent worden gelopen. Adulte kevers hebben echter slechts beperkt binding met de in het territorium aanwezige vegetatietypen, dus dit zou weinig bruikbare informatie opleveren. Er is derhalve afgezien van het uitvoeren van transecttellingen in de andere territoria. De verzamelde resultaten zijn ook niet verder uitgewerkt.

Daarnaast zijn in alle drie de territoria ‘plottellingen’ uitgevoerd op een of meerdere dagen (Egmond 16 en 17 juni; Vogelduin 1 20 juni; Vogelduin 2 27 en 28 juni). Hierbij werd een oppervlakte van één vierkante meter op zicht uitgekamd op de aanwezige insecten. Dit leverde alleen enkele nymfen van sprinkhanen en andere zeer kleine insecten op, die geen belangrijk deel uitmaken van het dieet van de Tapuiten. Deze methode is derhalve niet doorgezet, en de resultaten zijn niet verder uitgewerkt.

In territorium Egmond is tenslotte op een aantal momenten bij wijze van experiment een sleepnet, met een breedte van ongeveer een meter, al lopende over het bodemoppervlak door de vegetatie getrokken. Dit bleek alleen werkbaar in kort grazige vegetaties. Ook hier werden echter in het geheel geen ongewervelden gevangen, dus van het gebruik van deze methode is verder afgezien.

4.7. Synthese

In 2006 is voedsel生态学 onderzoek uitgevoerd aan drie Tapuit-nesten in het Noordhollands Duinreservaat. In alle drie territoria is zowel het dieet van de nestjongen bepaald als het voedselaanbod bemonsterd. Gezien de late start van het onderzoek zijn alleen relatief ‘late’ broedsels gevolgd. Dit heeft ongetwijfeld invloed op de samenstelling van het beschreven dieet. De onderzochte nesten leverden respectievelijk 5, 4 en 2 vliegvlugge jongen op. Bij het laatste nest traden weliswaar verliezen op tijdens de nestfase, maar die zijn zeer waarschijnlijk een gevolg van een instabiele nestconstructie. Omdat behalve het broedsucces ook de conditie van de nestjongen goed was in vergelijking met de beschikbare referentiegegevens, zijn er geen aanwijzingen voor voedselproblemen in de drie onderzochte territoria. We hebben in 2006 dus waarschijnlijk alleen in ‘goede’ territoria gemeten. Uitbreiding van het onderzoek in de komende jaren, naar andere gebieden en naar het eerste deel van het broedseizoen, is dan ook essentieel om de relatie tussen broedsucces en voedselkeuze en –aanbod op te helderen. Een andere verklaring is dat voedselgebrek in de jongenfase geen knelpunt vormt voor Tapuiten, maar dat het juist een probleem is in de periode direct na aankomst, als de vrouwtjes op moeten vetten (Tye 1992).

Het gebruik van geautomatiseerde camera-opstellingen bij het nest voldoet goed om het dieet van nestjonge Tapuiten op hoofdlijnen te kwantificeren. In totaal kon iets meer dan de helft van de 2626 geanalyseerde prooien tot op soortniveau worden gedetermineerd. Voor de overige prooien moest worden volstaan met een determinatie tot op geslacht of familie. Slechts 4%-11% van de prooien kon niet worden gedetermineerd. Het dieet is zeer divers van samenstelling, maar op gewichtsbasis

is slechts een beperkt aantal prooigroepen belangrijk. Van meer naar minder belangrijk: twee soorten adulte bladsprietkevers (Rozenkever en Kleine Junikever), een onbekend aantal soorten larven van kniptorren, een onbekend aantal soorten rupsen van Macrolepidoptera vlinders (vooral nachtvlinders uit de Uilen-familie) en één soort rups van een Microlepidoptera vlinder, zeer waarschijnlijk de Mosmot. Gezamenlijk hebben deze soorten een gewichtsaandeel van 86%, 88% en 83% in het dieet van de nestjongen in respectievelijk Egmond, Vogelduin 1 en Vogelduin 2. In alle gevallen is het dus een beperkt aantal prooisorten dat het merendeel van het voedsel uitmaakt. Indien een dieet grotendeels uit een of enkele soorten bestaat, is het aanbod kennelijk zo groot dat ook min of meer continu gekozen kan worden voor de meest profijtelijke prooisort. Prooisorten die in grote aantallen beschikbaar zijn ('bulkvoedsel'), zorgen dus in principe voor een goede voedselsituatie. Opvallend is dat een deel van bovengenoemde prooien in de bodem leeft. Deze prooien worden waarschijnlijk op het gehoor opgespoord, hetgeen aangeeft dat de Tapuit niet alleen een zichtjager is.

De verschillen in dieet tussen de nesten zijn behoorlijk groot ten aanzien van het relatieve belang van de verschillende prooien, met name Rozenkevers, Kleine Junikevers, vlinderrupsen en kniptorlarven. Diverse factoren kunnen deze verschillen verklaren, maar het is gezien de kleine steekproef niet goed mogelijk om deze te ontrafelen. Eén van de factoren is de periode in het broedseizoen: als gevolg van verschillende activiteitspieken van insecten varieert het aanbod en dus het dieet naarmate het broedseizoen vordert. De bijdrage van Rozenkevers in het dieet in het eerste nest wordt bijvoorbeeld overgenomen door de later vliegende Kleine Junikevers in de latere nesten. Daarnaast zijn de verschillende prooien op andere momenten van de dag en onder andere weersomstandigheden belangrijk als voedselbron. Ook dit zal voor een groot deel een gevolg zijn van verschillende activiteitspatronen van de insectensoorten. Bladsprietkevers worden het meest 's middags en bij zonnig weer gegeten, rupsen en kniptorlarven vooral 's ochtends en 's avonds en bij bewolkt of regenachtig weer. Het is onduidelijk of ook de activiteit of beschikbaarheid van deze laatste groepen varieert in de loop van de dag, of dat deze meest bodembewonende prooien alleen gegeten worden als het aanbod aan bladsprietkevers laag is. De laatste hypothese lijkt het meest logisch, hetgeen zou betekenen dat bladsprietkevers de meest profijtelijke prooien zijn, hetzij omdat ze een groter drooggewicht hebben (ten opzichte van o.a. Mosmotrupsen en kniptorlarven) of omdat ze door hun massale aanwezigheid of makkelijke vangbaarheid efficiënter te verzamelen zijn (ten opzichte van grotere vlinderrupsen). Dit werpt eens te meer de vraag op hoe de voedselkeuze eruit zou zien als bladsprietkevers niet beschikbaar waren, bijvoorbeeld wanneer vroeger in het seizoen wordt

gebroed of in duingebieden waar de dichtheden minder hoog zijn. Het is dus belangrijk om in de toekomst nesten gedurende het hele broedseizoen en in andere gebieden te volgen.

Hoewel de dieetsamenstelling tussen de territoria dus sterk verschilt, zijn er geen indicaties dat dit ook resulteert in grote verschillen in de hoeveelheid aangevoerde biomassa van prooien. In alle drie de onderzochte territoria zijn de Tapuiten in staat voldoende voedsel voor hun jongen te verzamelen. Bij nesten waarin relatief kleinere prooien worden gevoerd, zullen deze prooien dus ook relatief vaker worden aangesleept. In de namiddag en avond wordt minder biomassa per uur aangevoerd dan eerder op de dag, maar er is geen duidelijke invloed van weersomstandigheden of leeftijd van de jongen op de hoeveelheid aangevoerde biomassa per tijdseenheid.

In alle territoria worden absoluut gezien de meeste prooien gevangen in vegetaties met korte grassen of mos. Relatief gezien, dus rekening houdend met de oppervlakte van de onderscheiden vegetatietypen, is het beeld meer variabel. In twee van de territoria worden kort grazige vegetaties en open zand positief geselecteerd, terwijl lang grazige vegetaties met verspreide opslag negatief worden geselecteerd. In het derde territorium wordt opmerkelijk genoeg aan geen van de onderscheiden vegetatietypen ogenschijnlijk de voorkeur gegeven. Lang gras met verspreide opslag lijkt vooral belangrijk tijdens regenachtig weer.

Alle onderscheiden vegetatietypen lijken belangrijk voor een of meer van de belangrijke prooigroepen in het dieet van jonge Tapuiten. Bladsprietkevers worden onevenredig veel in hoge grassen met verspreide opslag gevangen. Hierbij zijn geïsoleerde struikjes waarschijnlijk vooral van belang als uitkijkpost om vliegende kevers in de lucht of rustende kevers in de hoge vegetatie te vangen. Daarnaast zijn zachte bladeren van wilgen of rozen waarschijnlijk een geschikte voedselbron. Kniptorlarven worden vooral in kort grazige vegetaties en in mindere mate open zand gevangen. De aanbodsmonsteringen wijzen echter uit dat kniptorlarven het talrijkst voorkomen in hoog gras en het minst talrijk zijn in open zand. Dit zou betekenen dat de aanwezigheid van kniptorren in het dieet eerder gestuurd wordt door hun bereikbaarheid (in hoog gras kunnen Tapuiten niet uit de voeten) dan door het aanbod. Voor (nacht)vlinderrupsen ligt dat waarschijnlijk anders. Ze bereiken de hoogste dichtheden in vegetaties met kort gras en mos en in open zand. In deze vegetatietypen worden ze ook bij voorkeur gevangen, hetgeen eerder een sturing door aanbod dan door bereikbaarheid suggereert.

We hebben het aanbod van de belangrijkste prooigroepen echter niet goed kunnen bepalen, ondanks het gebruik

van vijf bemonsteringsmethoden. Verschillen in dichtheden kniptorlarven en Mosmotrupsen tussen de vegetatietypen konden alleen met plaggen redelijk in beeld worden gebracht. De andere (deels grondbewonende) vlinderrupsen zijn echter nauwelijks in de plaggen aangetroffen, met name de grotere soorten die een belangrijke voedselbron vormen. Waarschijnlijk zijn de dichtheden dermate laag dat zeer veel plaggen gestoken moeten worden om eventuele verschillen aan te tonen, hetgeen het tot een zeer arbeidsintensieve methode maakt.

Op basis van bestaand onderzoek weten we echter wel meer over de habitateisen van Kleine Junikevers, ook voor Tapuiten een belangrijke prooi. De larven van Kleine Junikevers leven van graswortels, waarbij de vitaliteit van de wortelgroei bepalend is voor het voedselaanbod van de larven. Ze bereiken de hoogste dichtheden in duingebieden waar Helm vitaal is en nieuwe scheuten vormt. De biomassa van stevige, niet houtige wortels met een hoog vochtgehalte is het grootst in de dynamische delen van duinen met veel overstuiving. De aanvoer van vers zand is dus nodig voor een vitale groei van Helm en de productie van wortelbiomassa. Naast de hogere dichtheid aan larven, kan op dit soort plekken de larvale ontwikkeling van de kevers waarschijnlijk ook in één jaar worden voltooid, terwijl die in meer vastgelegde delen van het duin twee jaar duurt. Dit verschil in ontwikkelingssnelheid is van belang voor de aanwezigheid van de adulte kevers bovengronds, die voor Tapuiten beschikbaar zijn. Immers, bij gelijke larvendichtheden in de bodem zijn de dichtheden van volwassen kevers boven de grond aanzienlijk lager, omdat de larvale ontwikkeling een jaar langer duurt (gegevens Stichting Bargerveen). Omdat volwassen kevers gaan rondzwerven, zou de aanwezigheid van stuivende terreindelen in het duin dus ook belangrijk kunnen zijn voor de voedselsituatie van de Tapuiten die op de meer vastgelegde plekken in de omgeving broeden. Het lijkt er inderdaad op dat in veel duingebieden de nog aanwezige Tapuiten vooral in het buitenduin geconcentreerd zijn (van Turnhout et al. 2006), hetgeen deze gedachte ondersteunt. Bovendien leven ook andere belangrijke prooien van de Tapuit, zoals Rozenkever, kniptorlarven en verschillende soorten grondbewonende vlinderrupsen, van graswortels. Mogelijk wordt hun aanwezigheid op vergelijkbare wijze gestuurd door terreindynamiek als die van de Kleine Junikevers. Dit kan dienen als hypothese voor verder onderzoek aan de ecologie van deze prooigroepen. De link met terreinbeheer ligt voor de hand: grootschalige reactivering van verstuiwingsprocessen zou ook voor Tapuiten een kansrijke maatregel kunnen zijn. Maar dan blijft de vraag hoe de situatie verbeterd kan worden in de laag-dynamische binnenduinen.

4.8. Suggesties voor terreinbeheer

Kort grazige vegetaties, open zandige stukken en actieve verstuiwingen blijken voor verschillende prooi-soorten van Tapuiten belangrijk te zijn. Het ligt dan ook voor de hand om beheersmaatregelen te richten op het herstel en uitbreiding van deze ecotopen. Hiervoor komen verschillende maatregelen in aanmerking, zoals plaggen, maaien, begrazing en het reactiveren van vastgelegde duinen. Hoewel deze maatregelen al geruime tijd en soms op vrij grote schaal worden uitgevoerd, is er over de effecten op de fauna nog weinig bekend (Kooijman et al. 2005). Dit geldt zeker voor belangrijke prooien voor Tapuiten (en andere insectivore vogelsoorten), zoals blasprietkevers, kniptorren en nachtvlinders. Momenteel kunnen daarom slechts algemene uitspraken worden gedaan over hoe deze maatregelen het beste uitgevoerd kunnen worden in relatie tot het herstel van faunagemeenschappen.

Het reactiveren van grootschalige verstuiwing kan het beste plaatsvinden in de zeereep en de eerste duinenrijen. Op deze locaties is de windsterkte maximaal en kan er (op sommige locaties) zandtoevoer plaatsvinden vanuit de zee en het strand. Het reactiveren van grote verstuiwingen op meer landinwaarts gelegen plekken is niet altijd succesvol. Maatregelen zijn alleen zinvol op locaties die vanwege hun ligging ten opzichte van de wind en aanwezige duinvormen (bijvoorbeeld oude parabolen) gevoelig zijn voor winderosie. Geomorfologisch vooronderzoek is in alle gevallen noodzakelijk om de juiste locatie en maatregelen goed in te kunnen schatten. Voor het kunnen voorkomen van grote populaties van diersoorten die gebonden zijn aan dynamische ecotopen, is het van belang dat er voldoende oppervlak van deze ecotopen aanwezig is. Over de schaal waarop reactivering voor het herstel van faunagemeenschappen het beste kan plaatsvinden, is echter nog niets bekend. Verwacht wordt dat het reactiveren van een aaneengesloten stuk zeereep, of van verschillende locaties binnen een afstand van enkele honderden meters, het meeste resultaat oplevert.

Voor een groot aantal geschikte prooi-soorten lijkt het herstel van kleine, licht dynamische plekken essentieel. Deze plekken kennen een mozaïek van open zand en lage mos- en grasvegetaties. Regelmatige verstoring – zoals vroeger veroorzaakt door Konijnen – zijn noodzakelijk, maar deze locaties moeten na verstoring gedurende één of meerdere jaren min of meer stabiel zijn om als geschikte leefomgeving te dienen. Om dit soort mozaïeken te herstellen en behouden is waarschijnlijk een combinatie van verschillende maatregelen nodig. Gedacht kan worden aan gefaseerd kleinschalig plaggen of werken met kleinschalige drukkbegrazing, in combinatie met extensieve begrazing. In sterk verruigde terreinen zal het soms nodig zijn om eerst op grotere schaal ‘inleidingsbeheer’ uit te voeren, zoals drukkbegrazing of brandbeheer, om hoge en dichte

vegetaties terug te dringen. Ook hierbij moet echter opgemerkt worden dat onderzoek dat de effecten van (een combinatie van) deze maatregelen op diersoorten evalueert voornamelijk ontbreekt.

De beschreven effecten van begrazing op Tapuiten zijn bijvoorbeeld nogal uiteenlopend. Van Dijk (2001) voert de introductie en (tijdelijke) intensivering van begrazing door schapen en runderen, in combinatie met plaggen, aan als waarschijnlijke oorzaak van het tijdelijke herstel van de Tapuit op heidevelden in Drenthe. Ook van der Hagen (1996) vindt een positief effect van begrazing in de duinen van Meijndel. De Tapuit liet in de begraasde terreinen een minder negatieve ontwikkeling zien dan in de niet begraasde delen. In de Waddenduinen lijkt begrazing door vee echter niet of nauwelijks een positieve invloed te hebben op het aantalsverloop van de Tapuit, zoals blijkt uit een vergelijking van trends in begraasde en onbegraasde duinen (van Dijk et al. 2001). Wel resteren in de Eierlandse duinen op Texel, waar extensief met schapen wordt begraasd, nog enkele paren Tapuiten. In vergelijking met door runderen of paarden begraasde duinen op Texel zijn hier relatief veel eenjarige voorjaarsbloeiërs aanwezig, met mogelijk gevolgen voor het voedselaanbod (Lieuwe Dijkse). Veel zal daarom afhangen van de wijze, intensiteit en periode van begrazing, en deze aspecten verdienen zeker nader onderzoek (Kooijman et al. 2005).

Jaarlijks maaien lijkt voor bovengronds levende diersoorten enkel voordelig te zijn wanneer ze op het tijdstip van de maatregel zich niet in de staande vegetatie bevinden (maar bijvoorbeeld als pop in de grond of als

adult tijdelijk in een ander ecotoop) en wanneer deze soorten niet direct na de maatregel afhankelijk zijn van plantaardig voedsel. Het zal dus van het type terrein en de manier van maaien afhangen (tijdstip, maaihoogte) welke soorten van het beheer kunnen profiteren. Het is echter wel van belang om in achtereenvolgende jaren eenzelfde maaieregime te hanteren. Voor grotendeels ondergronds levende diersoorten kan maai-beheer wellicht positief uitpakken, aangezien het de zoninstraling (en dus warmte van de bodem) positief beïnvloedt, maar de ondergrondse wortelbiomassa niet direct beïnvloedt. Met name van Rozenkevers is bekend dat deze op gemaaide grasvelden zeer hoge dichtheden kunnen bereiken en daar plaagvormend op kunnen treden. Maaien levert naast een kortere vegetatie ook een veel dichtere vegetatie op. Dit in tegenstelling tot bijvoorbeeld konijnenbegrazing, dat zowel een korte als een, door de vele graafjes, opener vegetatie oplevert. De vraag is of een Tapuit profiteert van een kortere vegetatie als deze ook veel dichter en meer aaneengesloten is.

Een gedurende het hele broedseizoen korte vegetatie is essentieel voor de Tapuit. Gezien de hoge atmosferische depositie en de lage aantallen Konijnen van dit moment, is de noodzaak van (natuurlijke) begrazing of andere beheersmaatregelen groter dan vroeger. Voordat we echter concrete en toegespitste beheersadviezen kunnen geven, moet eerst duidelijk worden wat nu de exacte problemen zijn voor de broedpopulatie Tapuiten in de Nederlandse kustduinen. Hierbij dient ook de rol van recreatie bestudeerd te worden.

5. Werkplan 2007

In 2007 zouden we graag doorgaan met het verzamelen van informatie over het broedsucces van Tapuiten in de laatste kerngebieden van Nederland. Hiermee ontstaat gaandeweg een reeks van reproductiecijfers, zinvol als referentie voor de gegevens uit 2005 en 2006 en noodzakelijk om eventuele trends in broedsucces te signaleren en de omvang van jaarlijkse fluctuaties vast te stellen. Dit onderzoek kan grotendeels door vrijwilligers worden uitgevoerd, waarschijnlijk met uitzondering van enkele Waddeneilanden.

Daarnaast zouden we graag het voedsel­ecologisch onderzoek continueren en intensiveren. Om de eventuele relatie tussen het dieet van nestjongen en broedsucces te kunnen leggen, dient de steekproef sterk te worden uitgebreid om over de noodzakelijke variatie in broedsucces te kunnen beschikken. De beste strategie is hierbij ons inziens om vooral in te zetten op het volgen van meer nesten in meer gebieden, in plaats van op meer cameradagen per nest. Naarmate hierbij beter gecontroleerd wordt voor andere variabelen die het dieet bepalen, kunnen verschillen tussen territoria makkelijker worden opgespoord. We denken hierbij aan twee hele, opeenvolgende cameradagen per nest in de laatste vijf dagen voor het uitvliegen van de jongen (wanneer aantal aangevoerde prooien het grootst is). Op deze manier kan met één team/camera-opstelling, operatief gedurende het hele broedseizoen, naar verwachting het grootste deel van de nesten in één (of meerdere aangrenzende) gebieden worden onderzocht, tenzij de timing van broeden binnen het gebied sterk gesynchroniseerd is. Gedurende de twee cameradagen kunnen ook observaties van foeragerende vogels worden gedaan om meer grip te krijgen op de prooivanglocaties. Op basis hiervan wordt een globale beschrijving gemaakt van de omvang en samenstelling van het

territorium. Elk gevolgd nest dient wel gedurende de hele jongenperiode regelmatig gecontroleerd te worden om het broedsucces te kunnen bepalen. Biometrische gegevens van jongen dienen in ieder geval in de laatste dagen voor uitvliegen bepaald te worden, indien mogelijk (jongen makkelijk bereikbaar zonder risico op nestbeschadiging) vaker. Daarnaast verdient het aanbeveling om te starten met een kleurringprogramma van nestjongen, om op termijn gegevens over aandeel tweede legsels, plaatstrouw en overleving te kunnen verzamelen.

Er zouden minimaal twee gebieden of gebiedsclusters in het onderzoek betrokken moeten worden. Hierbij kan gedacht worden aan het Noordhollands Duinreservaat (mogelijk in combinatie met Botgat/Noordduinen?) en Ameland. Dit zijn gebieden met nog relatief veel Tapuiten, die verschillen in (gemiddeld) broedsucces en omgevingscondities (o.a. beheermaatregelen). Per gebied dient één team actief te zijn, bestaand uit minimaal twee personen (bij voorkeur aangevuld met een student). Er dienen zowel vroege als late legsels in het onderzoek betrokken te worden.

We stellen tevens voor om de bemonsteringen van het voedselaanbod vooralsnog los te koppelen van het dieetonderzoek aan Tapuiten. Eerst dient een geschikte bemonsteringsmethode voor de belangrijkste prooigroepen in het dieet gevonden te worden. Hiervoor zou een literatuurstudie naar de ecologie van vlinderrupsen, bladsprietkevers en kniptorlarven een eerste stap zijn. Daarna kunnen deze prooigroepen in het veld gericht bemonsterd worden, op termijn eventueel aangevuld met kweekexperimenten om de sturende factoren in hun larvale ontwikkeling in beeld te brengen. Mogelijk kan dit onderzoek vanuit OBN-gelden worden gefinancierd.

Literatuur

- BEUSINK P., NIJSSEN M., VAN DUINEN G.J. & ESSELINK H. 2003. Broed- en voedsel­ecologie van Grauwe Klauwieren in intacte kustduinen bij Skagen, Denemarken. Rapport Stichting Bargerveen, Nijmegen.
- BROOKE M. 1979. Differences in quality of territories held by Wheatears *Oenanthe oenanthe*. *Journal of Animal Ecology* 48: 21-32.
- CONDER P. 1989. The Wheatear. Poyser, London.
- CRAMP S. 1988. The Birds of the Western Palearctic (Volume 5). Oxford University Press, Oxford, New York.
- VAN DIJK A.J. 2001. Ups and Downs van in Drenthe broedende Tapuiten *Oenanthe oenanthe*. *Drentse Vogels* 14: 25-39.
- VAN DIJK A.J., DIJKSEN L., HUSTINGS F., ZOETEBIER D. & PLATE C. 2001. Broedvogel Monitoring Project, Jaarverslag 1998-99. SOVON-monitoringrapport 2001/03. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U.N. & BAUER K.M. 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 11.1. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- VAN DER HAGEN H.G.J.M. 1996. Paarden en koeien in Meijendel. Een evaluatie van vijf jaar begrazing in Kijfhoek/Bierlap en Helmduinen. Rapport N.V. Duinwaterbedrijf Zuid-Holland.
- JACOBS J. 1974. Quantitative measurement of food selection - a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* 14: 413-417.
- KOOLJMAN A.M., BESSE M., HAAK R., VAN BOXTEL J.H., ESSELINK H., TEN HAAF C., NIJSSEN M., VAN TIL M. & VAN TURNHOUT C. 2005. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in open droge duinen. Eindrapport fase 2. Ministerie van LNV, rapportnr. 2005/dk008-O.
- KRISTINA. & EXNEROVA A. 1992. On the diet and foraging activity of the Wheatear (*Oenanthe oenanthe*) in old grasslands. *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacae* 56 (1): 27-32.
- MORENO J. 1987. Nestling growth and brood reduction in the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ornis Scandinavica* 18: 302-309.
- OLLIVIER P., DEBOUT C. & DEBOUT G. 1999. Importance du choix du territoire dans la reproduction du Traquet motteux *Oenanthe oenanthe* sur une dune fixée de la Manche (N-O France). *Alauda* 67 (3) : 213-222.
- ROBERT J.C. 2005. Nidification u Traquet motteux *Oenanthe oenanthe* en nichoir dans la Somme. *Ornithos* 12 (4) : 177-182.
- SAMPLE B.E., COOPER R.J., GREER R.D. & WHITMORE R.C. 1993. Estimation of insect biomass by length and width. *American Midland Naturalist* 129: 234-240.
- SOVON 2002. Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998-2000. – Nederlandse Fauna 5. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- TYE A. 1992. Assessment of territory quality and its effects on breeding success in a migrant passerine, the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* 134: 273-285.
- VAN TURNHOUT C., VAN MANEN W. & VERGEER J.W. 2006. Jaar van de Tapuit 2005. SOVON-onderzoeksrapport 2006/04. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- VERRIPS M. 2000. De Tapuit in Berkheide sinds 1990. *Duinstag* 15(1): 13-18.

Bijlage 1. Vegetatiekaarten Tapuit-territoria.

Weergeven zijn gedetailleerde vegetatietypen, de locatie van het nest (ster) en de begrenzing van 'jaagterritorium' en 'cirkelterritorium'.

Legend

Vogelduin 1

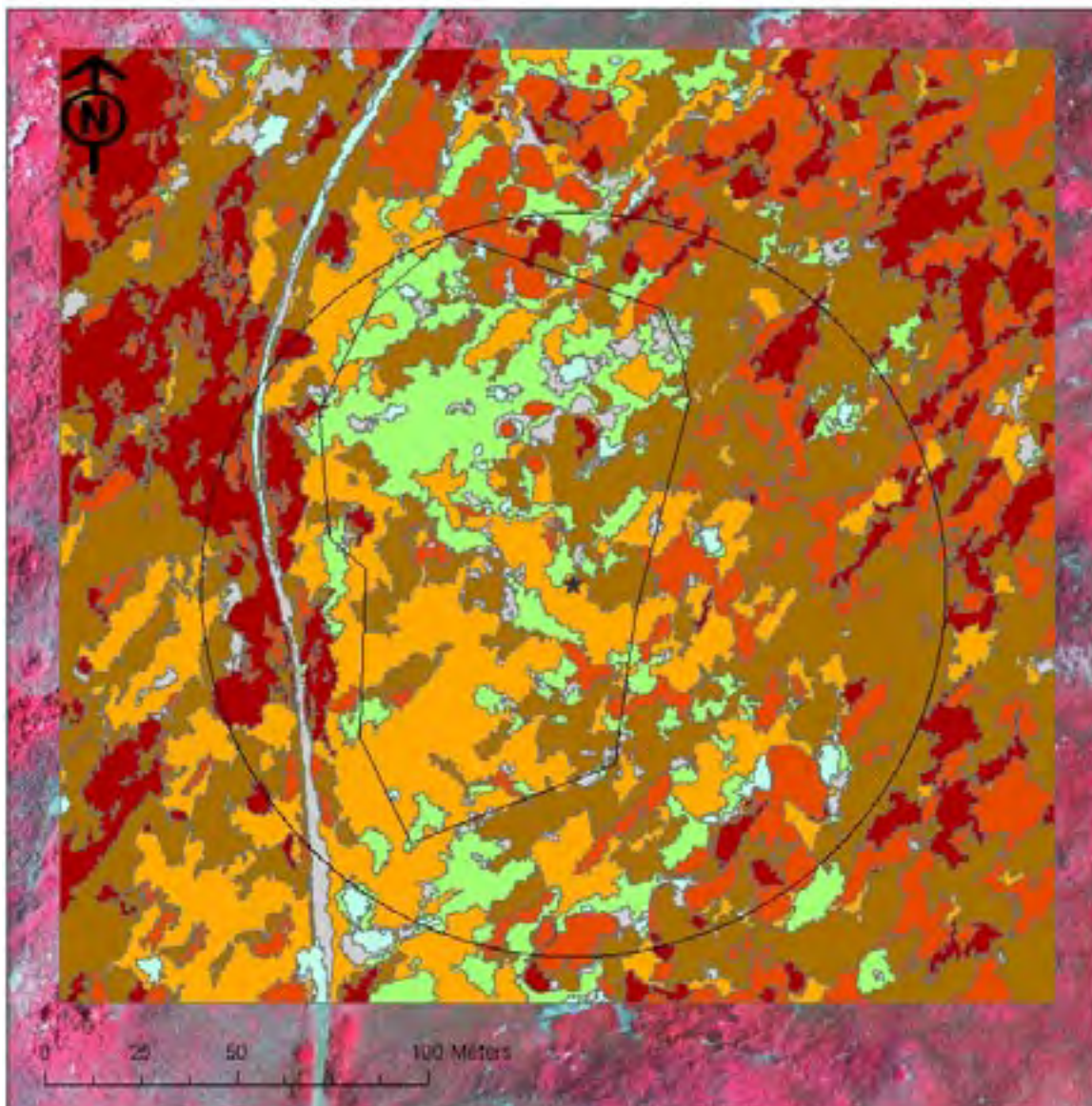
vegclassVD1groot_Dissolve1

<all other values>

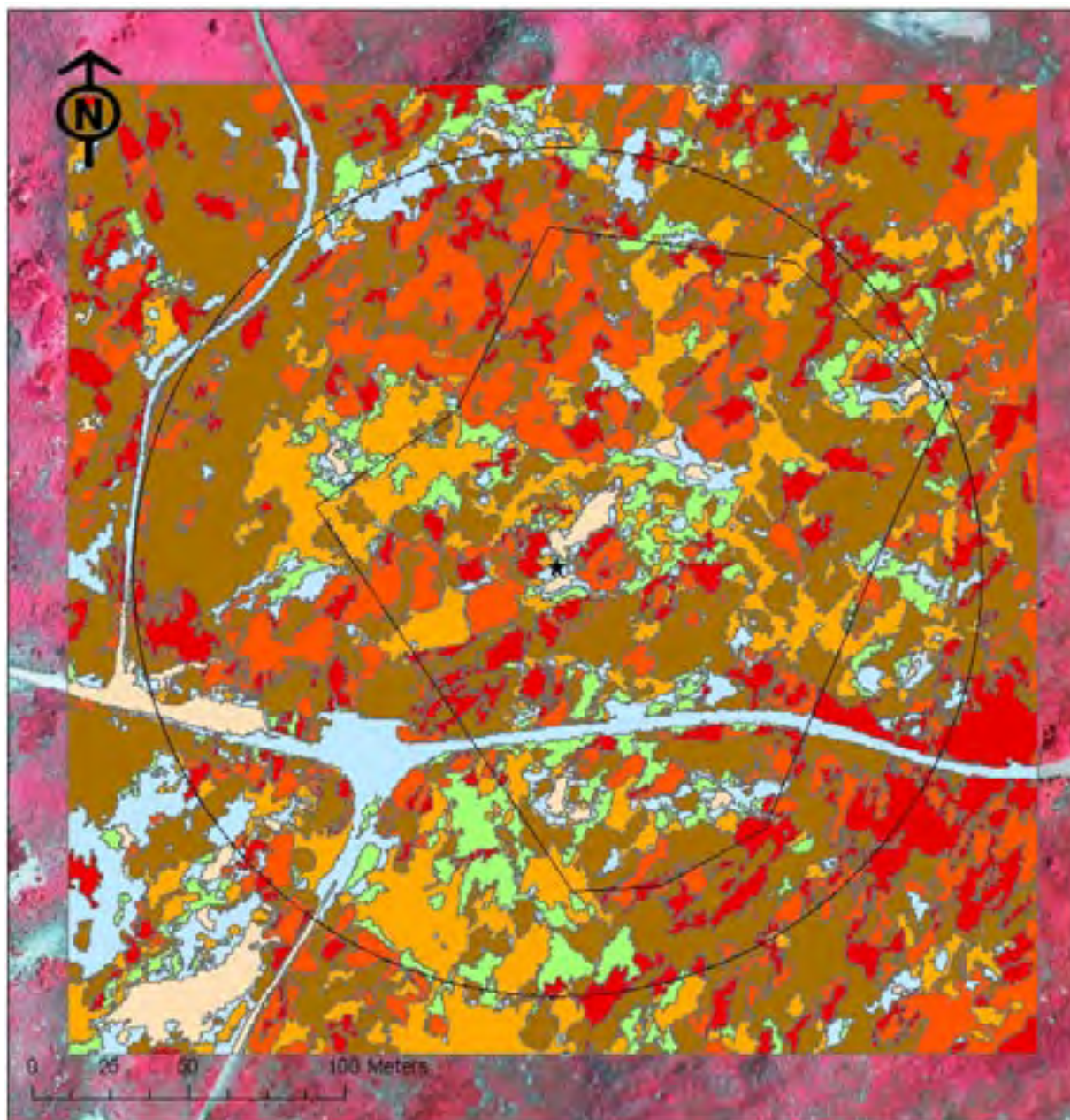
Class

- Lang grasig
- duingrasland
- grijs zand
- kaal zand
- kruipwieg
- mos
- struweel

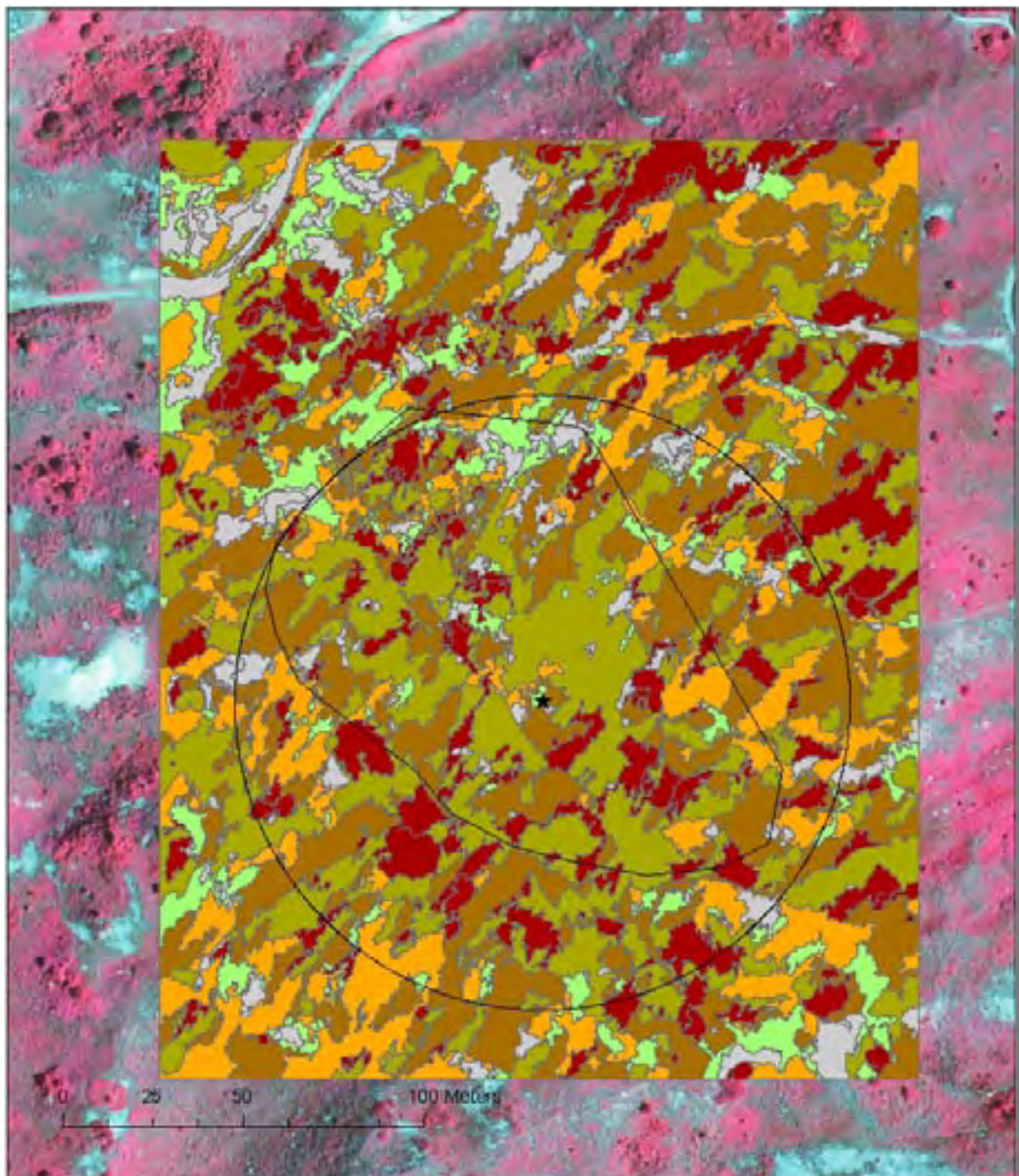
★ VD1_nestpositie



Vogelduin 2



Egmond



Bijlage 2. Gemeten en berekende prooigewichten per soort.

Gewogen massa's

Zweefvlieg (Eristalis spec.)	massa = 25 mg DW
Roofvlieg	massa = 35 mg DW
Kleine parelmoer	massa = 17 mg DW
Mieren	massa = 7 mg DW
Vliegende mieren	massa = 12 mg DW
Kleine junikever	massa = 65 mg DW
Rozenkever	massa = 39 mg DW

Berekende massa's

(l=lengte in mm, d= diameter in mm, massa in mg drooggewicht)

Sprinkhanen	massa = $0.33 * (1.6125 * l^{1.569})$
Spinnen	massa = $0.35 * l^{1.8}$
Kevers	massa = $0.0957 * l^{2.34}$
Insecten onbekend	massa = $0.0305 * l^{2.62}$
Nachtvlinders onbekend	massa = $0.0003 * l^{4.2542}$
Larven, rupsen	massa = $\text{Exp}(-3.103) * ((l * d)^{1.491})$
Keverlarven	massa = $0.33 * l * 0.7854 * d^2$
Regenwormen	massa = $0.2 * l * 0.7854 * d^2$

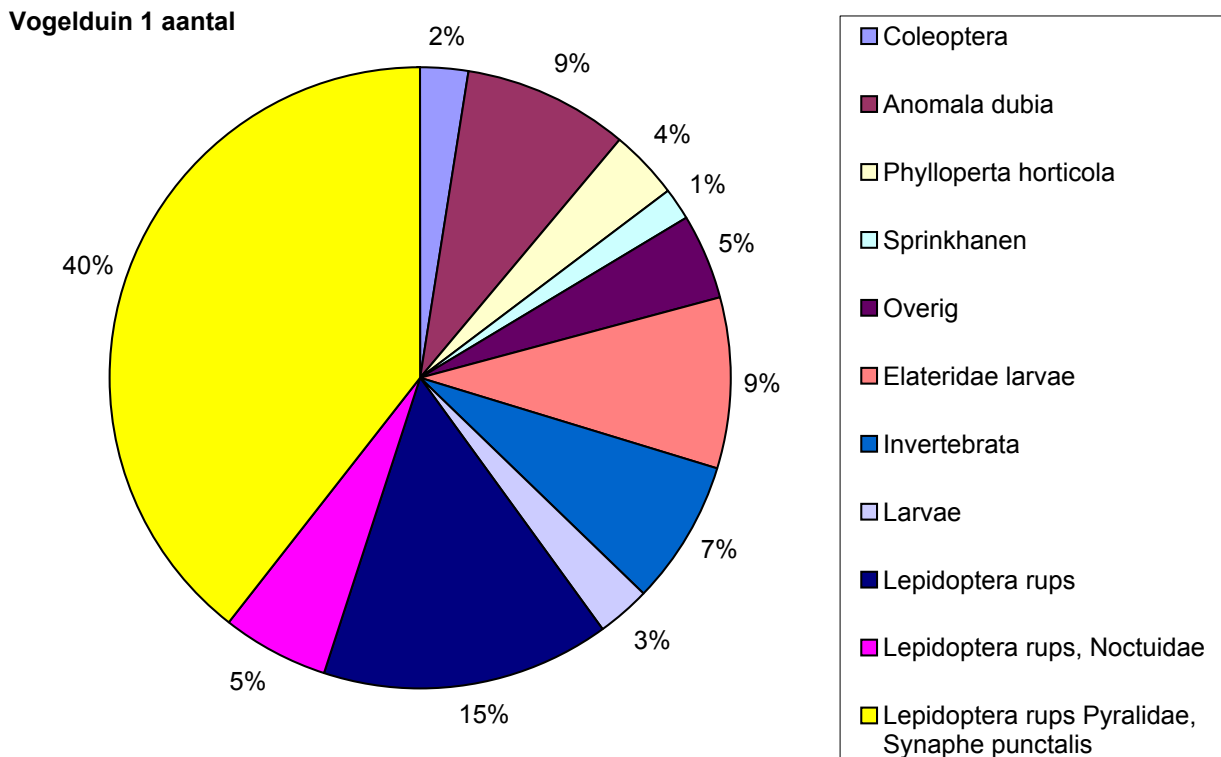
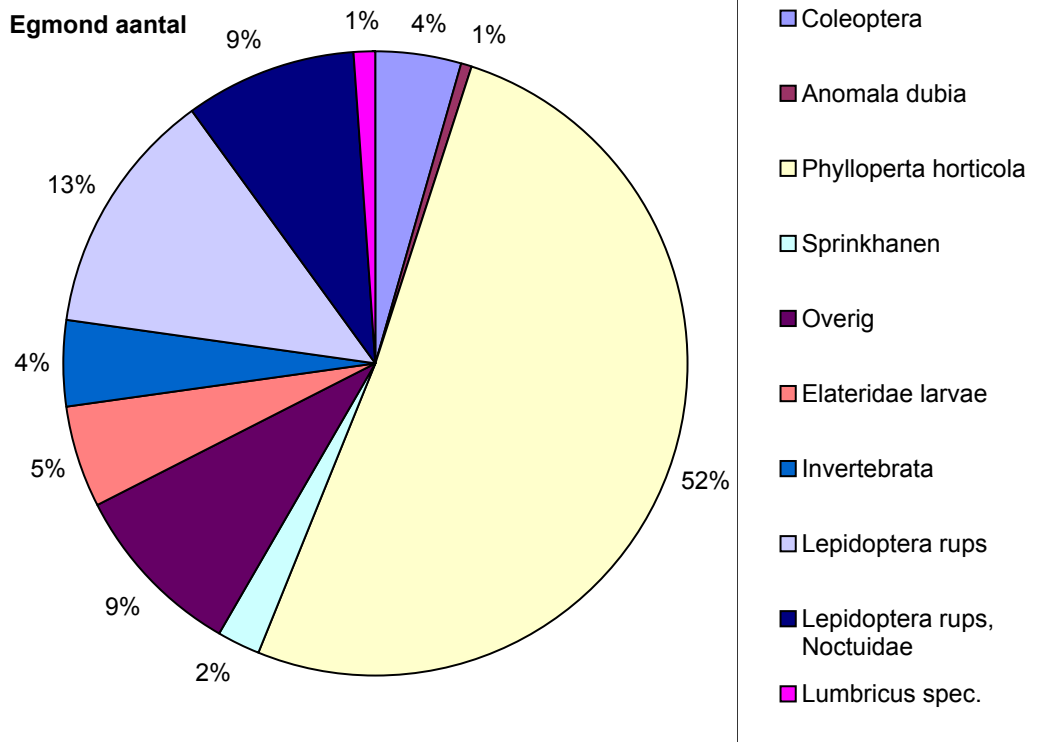
Bijlage 3. Dieetsamenstelling van nestjonge Tapuiten.

Dieetsamenstelling Egmond 2006		N	%
Sprinkhanen		22	2,1
Duinsabelsprinkhaan	<i>Platycleis albopunctata</i>	16	1,6
Veldsprinkhanen	Acrididae	6	0,6
Vlinders		3	0,3
Hooibeestje	<i>Coenonympha pamphilus</i>	1	0,1
Uilen	<i>Noctua</i> sp.	1	0,1
onbekende Uilen	Noctuidae	1	0,1
Rupsen		217	21,1
Kleine Parelmoervlinder	<i>Issoria lathonia</i>	10	1,0
Hageheld	<i>Lasiocampa quercus</i>	1	0,1
Gamma-uil	<i>Autographa gamma</i>	1	0,1
Nunvlinder	<i>Orthosia gothica</i>	22	2,1
Graswortelvlinder	cf. <i>Apamea monoglypha</i>	9	0,9
Uilen	cf. <i>Apamea</i> sp.	17	1,7
Bonte Grasuil	cf. <i>Cerapteryx graminis</i>	5	0,5
Groente-uil	<i>Lacanobia oleracea</i>	3	0,3
grasuil	<i>Tholera</i> sp.	3	0,3
Uilen	<i>Noctua comes</i> /orbona	1	0,1
Uilen	<i>Noctua</i> sp.	1	0,1
Uilen	cf. <i>Plusia</i> sp. / <i>Noctua</i> sp.	15	1,5
onbekende Worteluil	cf. <i>Agrotis</i> sp./ <i>Euxoa</i> sp.	1	0,1
onbekende Uilen	Noctuidae	11	1,1
Mosmot	<i>Synaphe punctalis</i>	1	0,1
onbekende Snuitmotten	Pyralidae	12	1,2
onbekende Rupsen	Lepidoptera	104	10,1
Tweevleugeligen		8	0,8
Roofvliegen	Asilidae	7	0,7
onbekende Vliegen	Diptera	1	0,1
Vliesvleugeligen		5	0,5
Sluipwespen	<i>Ophion</i> sp.	2	0,2
Mieren	Formicidae	3	0,3
Kevers		612	59,5
Rozenkever	<i>Phyllopertha horticola</i>	511	49,7
Kleine Junikever	<i>Anomala dubia</i>	6	0,6
Bronzen Zandloopkever	<i>Cicindela hybrida</i>	1	0,1
onbekende Loopkevers	Carabidae	4	0,4
Kniptorren	Elateridae	9	0,9
larven Kniptorren	Elateridae larvae	53	5,2
onbekende Kevers	Coleoptera	28	2,7
Spinnen		26	2,5
Wolfspinnen	<i>Alopecosa</i> sp.	1	0,1
Wielwebspinnen	<i>Araneus</i> sp.	3	0,3
Komkommerspinnen	<i>Araniella</i> sp.	1	0,1
onbekende Spinnen	Araneida	21	2,0
overige groepen		92	8,9
Rolpissebedden	<i>Armadillidium</i> sp.	11	1,1
onbekende Pissebedden	Isopoda	54	5,3
Duizendpoten	Chilopoda	1	0,1
Regenwormen	<i>Lumbricus</i> sp.	11	1,1
onbekende Larven	Larvae	15	1,5
onbekende ongewervelden		43	4,2

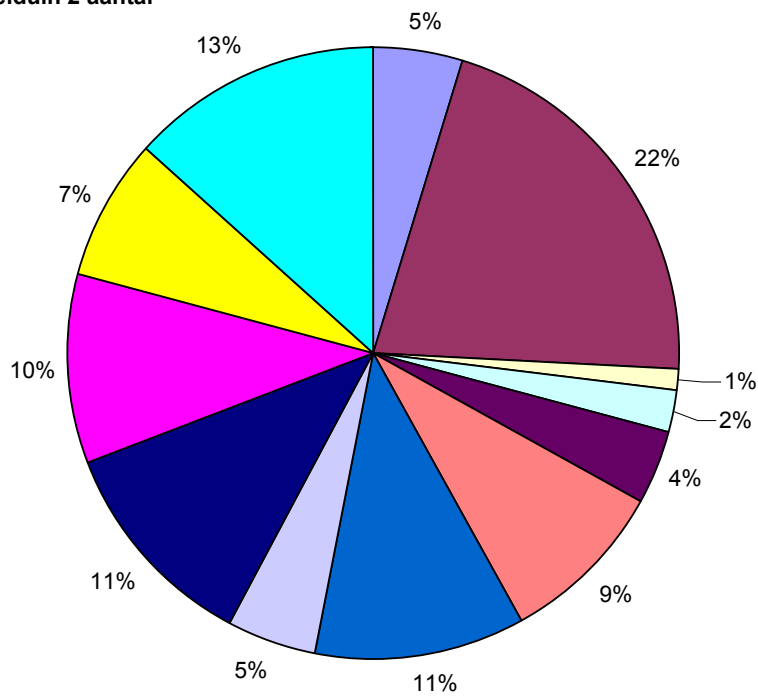
Dieetsamenstelling Vogelduin 1 2006		N	%
Sprinkhanen		13	1,4
Duinsabelsprinkhaan	Platycleis albopunctata	2	0,2
Veldsprinkhanen	Acrididae	11	1,2
Vlinders		6	0,7
Uilen	Noctuidae	5	0,6
onbekende Nachtvinders	Lepidoptera	1	0,1
Rupsen		531	59,0
Kleine Parelmoervlinder	Issoria lathonia	2	0,2
Hageheld	Lasiocampa quercus	4	0,4
Graswortelvlinder	cf. Apamea monoglypha	9	1,0
Uilen	cf. Apamea sp.	24	2,7
Bonte Grasuil	cf. Cerapteryx graminis	2	0,2
Groente-uil	cf. Lacanobia oleracea	1	0,1
Nunvlinder	Orthosia gothica	1	0,1
onbekende Uilen	Noctuidae	11	1,2
Mosmot	Synaphe punctalis	345	38,3
Uilen	cf. Plusia sp.	6	0,7
onbekende Rupsen	Lepidoptera	126	14,0
Tweevleugeligen		18	2,0
Roofvliegen	Philonicus albiceps	7	0,8
onbekende Roofvliegen	Asilidae	10	1,1
Sluipvliegen	Tachina grossa	1	0,1
Vliesvleugeligen		2	0,2
Mieren	Formicidae	2	0,2
Kevers		208	23,1
Rozenkever	Phyllopertha horticola	32	3,6
Kleine Junikever	Anomala dubia	77	8,6
Kniptorren	Elateridae	3	0,3
larven Kniptorren	Elateridae larvae	78	8,7
Kortschildkevers	Staphylinidae	1	0,1
onbekende Kevers	Coleoptera	17	1,9
Spinnen		15	1,7
Rotsmuispin	Drassodes lapidosus	1	0,1
Kampootspinnen	Zelotes sp.	1	0,1
onbekende Spinnen	Araneida	13	1,4
overige groepen		42	4,7
Rolpissebedden	Armadillidium sp.	9	1,0
onbekende pissebedden	Isopoda	5	0,6
Miljoenpoten	Diplopoda	2	0,2
Regenwormen	Lumbricus sp.	1	0,1
onbekende Larven	Larvae	25	2,8
onbekende ongewervelden		65	7,2

Dieetsamenstelling Vogelduin 2 2006		N	%
Sprinkhanen		14	2,0
Duinsabelsprinkhaan	Platycleis albopunctata	1	0,1
Veldsprinkhanen	Acrididae	13	1,9
Vlinders		7	1,0
Donsvlinders	cf. Euproctis sp.	1	0,1
Uilen	Noctuidae	6	0,9
Rupsen		197	28,3
Hageheld	Lasiocampa quercus	2	0,3
Graswortelvlinder	cf. Apamea monoglypha	3	0,4
Bonte Grasuil	cf. Cerapteryx graminis	3	0,4
Nunvlinder	Orthosia gothica	4	0,6
grasuil	Tholera sp.	1	0,1
Uilen	cf. Apamea sp.	45	6,5
onbekende Uilen	Noctuidae	12	1,7
Mosmot	Synaphe punctalis	51	7,3
Sint-Jacobsvlinder	Tyria jacobaeae	5	0,7
onbekende Rupsen	Lepidoptera	71	10,2
Tweevleugeligen		7	1,0
Roofvliegen	Asilidae	5	0,7
Zweefvliegen	cf. Eristalis pertinax	1	0,1
onbekende Vliegen	Diptera	1	0,1
Vliesvleugeligen		94	13,5
Zilveren Behangersbij	Megachile leachella	1	0,1
Mieren	Formicidae	91	13,1
onbekende Vliesvleugeligen	Hymenoptera	2	0,3
Kevers		245	35,2
Rozenkever	Phyllopertha horticola	1	0,1
Kleine Junikever	Anomala dubia	143	20,5
Kortschildkevers	Staphylinidae	1	0,1
Kniptorren	Elateridae	31	4,4
larven Kniptorren	Elateridae larvae	61	8,8
onbekende Kevers	Coleoptera	8	1,1
Spinnen		16	2,3
Wielwebspinnen	Araneus sp.	1	0,1
Muisspinnen	Drassodes sp.	1	0,1
onbekende Spinnen	Araneae	14	2,0
overige groepen		42	6,0
Rolpissebedden	Armadillidium spec.	4	0,6
onbekend Pissebedden	Isopoda	3	0,4
Wantsen	Hemiptera	1	0,1
Regenwormen	Lumbricus spec.	1	0,1
Gaasvliegen	Chrysopidae	1	0,1
onbekende larven	larvae	32	4,6
onbekende ongewervelden		75	10,8

Bijlage 4. Dieetsamenstelling van nestjonge Tapuiten in drie territoria in het Noordhollands Duinreservaat, uitgedrukt als aantalsbijdrage van de verschillende prooien.



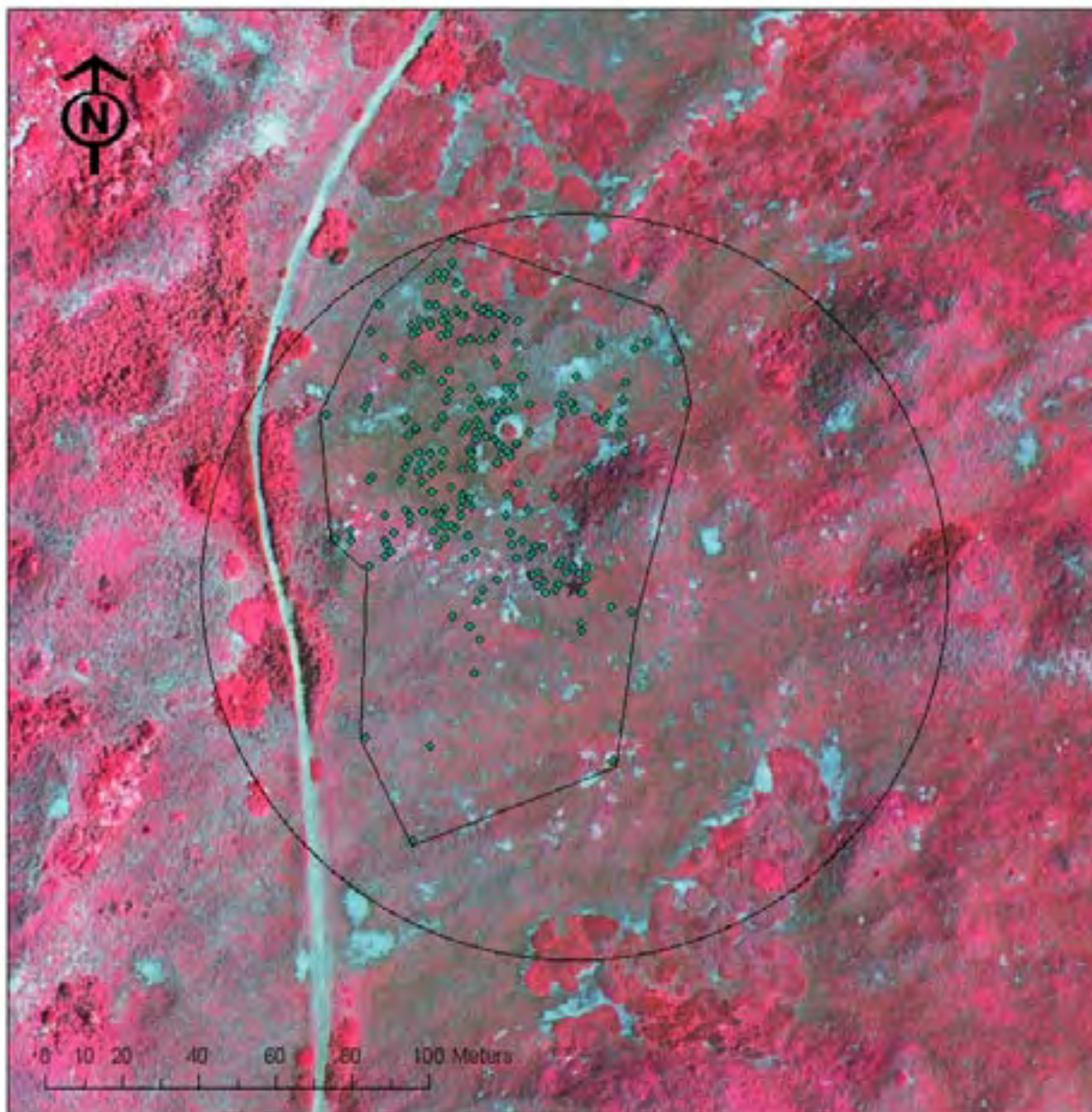
Vogelduin 2 aantal



Bijlage 5. Luchtfoto's Tapuit-territoria.

Weergeven zijn de prooivanglocaties en de begrenzing van 'jaagterritorium' en 'cirkelterritorium'.

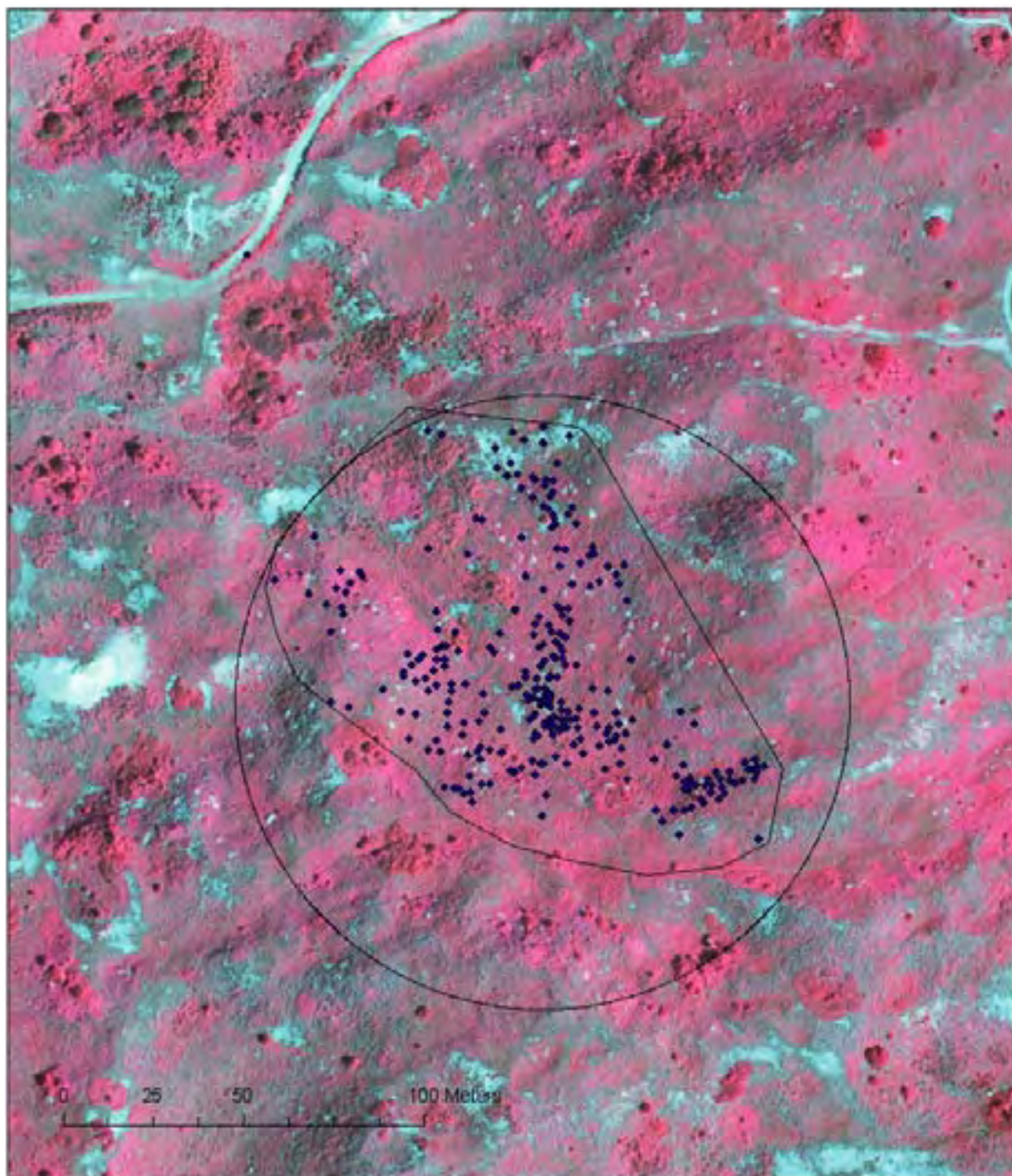
Vogelduin 1



Vogelduin 2



Egmond



Bijlage 6. Totaaloverzicht staat van alle onderscheiden taxa in de plaggen per territorium en vegetatietype.

Verklaring van de codes: G= lang grazig, M= mos (kortgrazig) Z= kaal zand. Weergegeven is aantal per m2 gemiddeld over 4 plaggen van 0,25m2.

stadium	orde	familie	soort	EG-G	EG-M	EG-Z	VD1-G	VD1-M	VD1-Z	VD2-G	VD2-M	VD2-Z
adult	pissebedden	Isopoda		273,0	52,8		200,8			399,0		
adult	miljoenpoten	Diplopoda		16,0	1,6		20,8	8,8	0,8	35,0	0,8	
adult	duizendpoten	Chilopoda		6,0			12,8			5,0		
adult	borstelwormen	Oligochaeta	regenwormen Lumbricidae	2,0								
adult	wantsen	Heteroptera		1,0	0,8		0,8			2,0		
adult	cicaden	Homoptera								2,0		
adult	kakkerlakken	Blattodea		1,0			0,8	0,8				
adult	spinnen	Arachnida		7,0	0,8	1,6	14,4			19,0		0,7
larve	kokerjuffers	Trichoptera	Limnephilidae				2,4					
			Enoicyla pusilla									
rups	vlinders	Lepidoptera	“mosrups”	2,0	7,2		1,6	2,4		1,0	0,8	3,3
rups	vlinders	Lepidoptera	“beige rups”					11,2		1,0	1,6	9,3
rups	vlinders	Lepidoptera	overig	1,0			1,6					0,7
pop	vlinders	Lepidoptera			0,8			0,8		1,0		0,7
adult	vliesvleugeligen	Hymenoptera	mieren Formicidae		8,0	0,8		13,6	27,2		1,6	1,3
adult	vliesvleugeligen	Hymenoptera	mieren Formicidae	4,0			4,8		0,8	7,0	0,8	
pop	vliesvleugeligen	Hymenoptera	mieren Formicidae				2,4	4,0			0,8	
pop	vliesvleugeligen	Hymenoptera	sluipwespen Ichneumonidae							1,0		
adult	tweevleugeligen	Diptera							0,8			
larve	tweevleugeligen	Diptera		1,0		1,6	3,2		1,6	3,0		
larve	tweevleugeligen	Diptera	cf. roofvliegen Asilidae								0,8	0,7
pop	tweevleugeligen	Diptera					0,8	0,8		1,0		
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae	2,0	0,8		0,8					
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae	15,0	0,8		4,0			22,0		
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae	1,0								
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae		0,8		8,0			4,0		
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae							1,0		
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae									
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae	5,0								
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae	4,0			0,8			2,0		
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae						0,8			
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae	1,0							1,0	1,6
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae							3,0		
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae								0,8	
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae				1,6					
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae	1,0			0,8					
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae				1,6			2,0		
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae	3,0								
adult	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae	1,0								
larve	kevers	Coleoptera	loopkevers Carabidae			4,0			0,8		0,8	
adult	kevers	Coleoptera	haantjes Chrysomelidae							1,0		
adult	kevers	Coleoptera	haantjes Chrysomelidae							1,0		
adult	kevers	Coleoptera	wolkevers Lagriidae							2,0		
adult	kevers	Coleoptera	snuitkevers Curculionidae e.a.		0,8		0,8			2,0		
larve	kevers	Coleoptera	snuitkevers Curculionidae e.a.				8,0	0,8	4,8	10,0		
pop	kevers	Coleoptera	snuitkevers Curculionidae e.a.					0,8				0,7
adult	kevers	Coleoptera	soldaatjes Cantharidae							1,0		
adult	kevers	Coleoptera	Cantharis sp.									
adult	kevers	Coleoptera	kortschildkevers Staphylinidae	1,0			1,6					
adult	kevers	Coleoptera	kortschildkevers Staphylinidae overig	2,0			8,0		1,6	4,0		0,7
larve	kevers	Coleoptera	kortschildkevers Staphylinidae				0,8					
adult	kevers	Coleoptera	bladsprietkevers Scarabaeidae						0,8			0,7
larve	kevers	Coleoptera	bladsprietkevers Scarabaeidae				4,0	0,8				
larve	kevers	Coleoptera	bladsprietkevers Scarabaeidae							2,4		
pop	kevers	Coleoptera	bladsprietkevers Scarabaeidae					0,8				
adult	kevers	Coleoptera	zwartlijven Tenebrionidae						0,8		0,8	2,0
adult	kevers	Coleoptera	zwartlijven Tenebrionidae								1,6	
larve	kevers	Coleoptera	zwartlijven Tenebrionidae					0,8			3,2	5,3
larve	kevers	Coleoptera	zwartlijven Tenebrionidae									0,7
pop	kevers	Coleoptera	cf. zwartlijven Tenebrionidae	3,0			12,8			25,0		0,7
			cf. Phylan gibbus	3,0			12,8	0,8		25,0	3,2	6,0
						0,8		0,8	2,4	2,4	2,4	6,0

larve	kevers Coleoptera	kniptorren Elateridae	Agrypnus murinus	2,0		8,0		4,0
larve	kevers Coleoptera	kniptorren Elateridae	Agriotes cf. obscurus	3,0		13,6		
larve	kevers Coleoptera	kniptorren Elateridae	Melanotus punctolineatus cf. Cardiophorus	25,0	20,8	0,8	12,8	11,0
larve	kevers Coleoptera	kniptorren Elateridae	atramentarius			2,4	2,4	1,0 0,8
larve	kevers Coleoptera	kniptorren Elateridae	cf. Dicronychus cinereus cf. Cardiophorus	1,0			1,6	1,3
larve	kevers Coleoptera	kniptorren Elateridae	nigerrimus		2,4			
pop	kevers Coleoptera	kniptorren Elateridae		1,0	1,6		2,4	0,7
adult	kevers Coleoptera	onbekend (zeer klein)						1,0
larve	kevers Coleoptera	onbekend						2,0
pop	kevers Coleoptera	onbekend					0,8	0,7
cocons	(leeg)			2,4		8,0	4,8	0,8

Bijlage 7. Totaaloverzicht staat van alle onderscheiden taxa in de potvallen per territorium en vegetatietype.

Weergegeven is aantal per potval of per serie van drie.

Loopkevers	TOT.	EG					VD1					VD2				
		EG-B braam	EG-G gras	EG-M mos	EG-Z zand	EG TOT.	VD1- B braam	VD1- G gras	VD1- M mos	VD1- Z zand	VD1 TOT.	VD2- B braam	VD2- G gras	VD2- M mos	VD2- Z zand	VD2 TOT.
Agonum sexpunctatum	1					0									1	1
Amara aenea	1					0				1	1					0
Amara convexior	68	1	52	1		54				0		14			14	
Amara curta	18	4	2	1		7	3		4	7	2	1	1		4	
Badister bullatus	5					0				0		5			5	
Brosicus cephalotes	1					0				0				1	1	
Calathus erratus	1		1			1				0					0	
Calathus fuscipes	50	7	19	6		32	3			3	6	11	1		12	
Calathus melanocephalus	4					0		1		1		3			3	
Cicindela hybrida	22				1	1			2	15	17			1	3	4
Harpalus anxius	15				1	1	1	1	2	4	1		9		10	
Harpalus pumilus	3					0	1		1	2			1		1	
Harpalus servus	10	1				1		1		1			5	3	8	
Harpalus tardus	6	4		1	1	6				0					0	
Harpalus xanthopus	2		1			1				0			1		1	
Masoreus wetterhallii	1					0				0				1	1	
Notiophilus germinyi	1					0				0		1			1	
Panageus bipustulatus	2					0				0	1	1			2	
Pseudoophonus rufipes	1					0				0	1				1	
Syntomus foveatus	9	3		1		4	2			2	3				3	
Syntomus truncatellus	2					0				0		1		1	2	
Trechus obtusus	9		1			1	1			1		7			7	
TOTAAL INDIVIDUEN	232	20	76	10	3	109	11	3	9	19	42	19	34	18	10	81
TOTAAL SOORTEN	22	6	6	5	3	10	6	3	4	3	10	6	9	6	6	19

Kniptorren	TOT.	EG					VD1					VD2				
		EG-B braam	EG-G gras	EG-M mos	EG-Z zand	EG TOT.	VD1- B braam	VD1- G gras	VD1- M mos	VD1- Z zand	VD1 TOT.	VD2- B braam	VD2- G gras	VD2- M mos	VD2- Z zand	VD2 TOT.
Agrypnus murinus	25	6	5			11	5	3			8			5	1	6
Melanotus punctolineatus	1		1			1				0						0

Spinnen	TOT.	EG					VD1					VD2				
		EG-B braam	EG-G gras	EG-M mos	EG-Z zand	EG TOT.	VD1- B braam	VD1- G gras	VD1- M mos	VD1- Z zand	VD1 TOT.	VD2- B braam	VD2- G gras	VD2- M mos	VD2- Z zand	VD2 TOT.
Tegenaria sp.	2			1		1	1			1						0
Cheiracanthium virescens	1			1		1				0						0
Clubiona pseudoneglecta	1					0				0	1					1
Drassodes cupreus	10	5	2			7	1			1		1	1		2	
Drassodes pubescens	3					0	2			1	3				0	
Drassodes sp.	7		2			2				0	5				5	
Haplodrassus signifer	9	3	3	2		8				0		1			1	

Haplodrassus sp.	4				0	1			1		3		3		
Zelotes electus	31	4	1	6	11	5	2		1	8	7	5	12		
Zelotes longipes	30	7	3	8	18	1		1	2	4	6	2	8		
Zelotes pusillus	9	3		1	4					0	1	4	5		
Zelotes sp.	86	19	14	20	53	7	9		1	17	2	11	3	16	
Hahnia nava	1		1		1					0				0	
Linyphiidae sp.	2				0	1				1		1		1	
Stemonyphantes lineatus	1				0					0		1		1	
Agroeca cuprea	5		1		1	1	1	1		3		1		1	
Agroeca lusatica	1		1		1					0				0	
Agroeca sp.	10				0	1				1	3	6		9	
Scotina gracilipes	1				0	1				1				0	
Alopecosa barbipes	2	1	1		2					0				0	
Alopecosa cuneata	18	4	7	2	13		3			3	2			2	
Alopecosa sp.	21	6	1	7	14	1	1	2	1	5	2			2	
Arctosa perita	5	1	1		2				1	1			1	1	2
Aulonia albimana	8		7		7		1			1				0	
Pardosa monticola	180	79	40	26	145	14				14	19	1	1	21	
Pardosa nigriceps	2		1		1					0		1		1	
Pardosa palustris	1		1		1					0				0	
Pardosa sp.	5	2		1	3	1				1	1			1	
Trochosa sp.	15	1	2		3		1			1		11		11	
Trochosa terricola	16	3	6	2	11		3			3	1	1		2	
Aelurillus v-insignitus	7	1		3	4	2		1		3				0	
Euophrys frontalis	4				0					0	2	2		4	
Phlegra fasciata	6		1		1	1	2			3		2		2	
Misumeninae sp.	1				0					0			1	1	
Ozyptila atomaria	3				0					0		3		3	
Ozyptila sp.	1				0					0		1		1	
Thanatus striatus	1				0					0		1		1	
Xysticus erraticus	1		1		1					0				0	
Xysticus kochi	4	2	1	1	4					0				0	
Xysticus ninnii	96	43	17	10	70	2	1	1	1	5	12	1	8	21	
Xysticus sp.	8		1	2	3		1			1		4		4	
TOTAAL INDIVIDUEN	619	184	116	93	393	43	25	6	8	82	64	64	14	2	144
MIN. AANTL SOORTEN	32	13	19	12	23	12	7	5	7	17	11	17	5	2	22