

Stikstof als mogelijke oorzaak van
contrasterende aantalstrends bij
insectivore vogels van droge bossen
en heide



Colofon

©2022 IPO, Vereniging het Interprovinciaal Overleg, BIJ12, uitvoeringsorganisatie van de gezamenlijke provincies, Utrecht.

Rapport- en projectnummer UPN-2021-002-DZ
Driebergen, juli 2023

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van BIJ12 en het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.

Deze uitgave is online gepubliceerd op www.natuurkennis.nl

Auteursrecht

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Foto voorzijde	Roodborsttapuit
Fotograaf	Mark van der AA

Wijze van citeren

Nijssen, M., J. Vogels, C.A.M. van Turnhout, P. Alefs, R. Foppen, J. van Dijk, A. van den Burg, K. Koenraads & C. Hallmann, 2023. Stikstof als mogelijke oorzaak van contrasterende aantalstrends bij insectivore vogels van droge bossen en heide. Rapport nummer UPN-2021-002-DZ, Kennisnetwerk OBN, Driebergen.

Samenstelling:

Marijn Nijssen	Stichting Bargerveen
Joost Vogels	Stichting Bargerveen
Chris van Turnhout	Sovon Vogelonderzoek Nederland
Pauline Alefs	Sovon Vogelonderzoek Nederland
Ruud Foppen	Sovon Vogelonderzoek Nederland
Jacintha van Dijk	Sovon Vogelonderzoek Nederland
Arnold van den Burg	Zoological Museum Netherlands
Kas Koenraads	Zoological Museum Netherlands
Caspar Hallmann	Radboud Universiteit Nijmegen

Productie

Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren (VBNE)

Adres Princenhof Park 7, 3972 NG Driebergen

Telefoon 0343 – 745 250

E-mail obn@vbne.nl

Voorwoord

Behoud maar zeker ook het herstel van biodiversiteit behoort tot de kerndoelen van de overheid. Om dit doel te realiseren ontwikkelt en verspreidt het OBN Kennisnetwerk daarvoor toepasbare kennis over herstelmaatregelen voor Natura 2000, de aanpak van stikstof, de leefgebiedenbenadering, de ontwikkeling van nieuwe natuur én het cultuurlandschap.

Dat stikstof een negatieve invloed heeft op de vegetatie en op de bodem is inmiddels, mede door OBN-onderzoek, wel duidelijk geworden. Waar we tot nu toe minder zicht op hebben is de invloed van de overmatige depositie op de fauna. In dit onderzoek is onderzocht wat het effect van de stikstofverbindingen is op het voorkomen van insectenetende broedvogels. Onderzoekers hebben bekeken of er een relatie is tussen de mate van stikstof-depositie en de trends in verschillende vogelsoorten.

Het blijkt dat afhankelijk van onder andere het dieet, levenswijze en ecologie verschillende vogelsoorten anders reageren op de stikstofdepositie. Deze nieuwe kennis is een eerste stap op weg naar gerichte maatregelen per soort en per habitat. Het is daarmee een schoolvoorbeeld van OBN-onderzoek omdat het fundamentele kennis oplevert die uiteindelijk praktische handvatten voor beheer en beleid opleveren.

Ik wens u veel leesplezier

Teo Wams
Voorzitter van de OBN Adviescommissie



Inhoud

Samenvatting	6
Summary	8
1 Inleiding	10
1.1 Aanleiding van het onderzoek	10
1.2 Leeswijzer	11
2 Trends van insectivore broedvogels in bos en heide op de zandgronden	12
2.1 Selectie vogelsoorten	12
2.2 Trends van vogelsoorten	13
2.3 Trends per leefgebied	16
3 Literatuurstudie relaties insectenetende vogels en voedselaanbod	18
3.1 Overzicht literatuurstudie.....	18
3.2 Stikstof en insectenetende vogels	19
3.3 Verzuring en insectenetende vogels.....	20
3.4 Interferentie met andere stressfactoren	21
3.5 Behoeften en mogelijkheden van vogelsoorten	22
3.6 Bouwstenen voor hypothesevorming.....	30
4 Effecten van N-depositie op broedvogels: soorteigenschappen en terreincondities	32
4.1 Te toetsen hypothesen	32
4.2 Analysegegevens en -methoden.....	35
4.3 Resultaten	40
5 Conclusies en discussie	58
5.1 Effecten van stikstof op trends en dichtheden	58
5.2 Verklaren soorteigenschappen de variatie in dichtheid en trends?	60
5.3 Kennislacunes en herstelmaatregelen	61
6 Interspecifieke variatie in ecologische eigenschappen als handvat	62
6.1 Het concept van de aanpak	62
6.2 Eigenschappen en stikstof	63
6.3 Roodborsttapuit, Tapuit en Paapje	65
6.4 Zanglijster en Nachtegaal	67
7 Aanzet voor vervolgonderzoek	69
7.1 Te onderzoeken soortgroepen	70
7.2 Synthese van maatregelen	72
8 Literatuur	73

Bijlagen	86
Bijlage 1. Selectie insectenetende vogelsoorten op hoge zandgronden per leefgebied	87
Bijlage 2. Trends per vogelsoort	89
Bijlage 3. Methoden literatuuronderzoek	96
Bijlage 4. Overzicht bronnen literatuuronderzoek	102
Bijlage 5. Soorteigenschappen en bronnen	105



Samenvatting

Verhoogde atmosferische depositie van stikstofverbindingen (NO_x en NH_x) en voorheen ook zwavel (S) heeft geleid tot ingrijpende veranderingen in bodemchemische processen. Vooral op droge, niet door grondwater beïnvloede gebieden leidt dit tot bodemverzuring en –vermesting. In dit onderzoek is voor insectivore broedvogels (soorten die leven van ongewervelden) van droge bossen en heide op zandgronden geanalyseerd of stikstofdepositie gecorreleerd is met de dichtheid en aantalstrend van populaties. Daarbij is ook onderzocht of deze correlatie afhangt van verschillen tussen gebieden (o.a. bodemtype, historisch gebruik en beheer) alsook van verschillen in ecologische eigenschappen van vogelsoorten (o.a. dieetkeuze, foerageerstrategie en kalkbehoefte).

Uit een landelijk en regionale trendanalyse blijkt dat insectivore broedvogels op de zandgronden tussen 1990-2020 gemiddeld sterk negatieve trends laten zien in heide en stuifzand, nadat ook in de periode 1975-1990 al sprake was van achteruitgang. Insectivore vogels van loof- en gemengd bos kenden in de periode 1975-1990 gemiddeld een vrij stabiele trend en laten na 1990 juist een sterke toename zien. Soorten van halfopen landschappen met heide en bos, inclusief overgangen tussen bos en heide, namen in 1990-2020 gemiddeld enigszins af, terwijl die voor soorten van naald- en gemengd bos gemiddeld stabiel is. Binnen alle leefgebieden is de trendvariatie tussen soorten groot. De regionale trends zijn in alle leefgebieden gemiddeld gunstiger in noord Nederland dan in zuid Nederland, waarbij regio midden een tussenpositie inneemt. Verschillen in gemiddelde stikstofdepositie – hoog in het zuiden en midden en relatief laag in noord Nederland – kunnen hierbij een rol spelen, maar dit kan met deze analyse niet worden getoetst.

Uit een literatuurstudie van 97 publicaties over effecten van verzuring en vermesting op vogels (gepubliceerd tussen 1977 en 2021) werden aanknopingspunten voor hypothesen over werkingsmechanismen geëxtraheerd. Verreweg de meeste publicaties gaan over effecten van verzuring op de broedbiologie van vogels, waarbij vaak het voedselaanbod experimenteel is aangepast. Verhoogde stikstofdepositie wordt vaak als bepalende factor genoemd, maar slechts in zeer weinig gevallen zijn data opgenomen over hoe hoog de druk van stikstofdepositie en verzuring is in het onderzoeksgebied. In combinatie met een literatuurstudie naar de variatie in eigenschappen van vogelsoorten zijn er toetsbare hypothesen opgesteld over effecten van stikstofdepositie op broedvogels.

Met behulp van modelanalyses is er per soort een ‘gevoeligheid’ voor stikstof bepaald in relatie tot de mate van buffering van de bodem in de telgebieden (goede of slechte buffering). Deze gevoeligheid voor stikstof is geen absolute maat, maar relatief ten opzichte van de gemiddelde trend van de soort over alle onderzochte gebieden. Gemiddeld is er sprake van een significant negatief effect van stikstof op de *dichtheid* aan insectenetende broedvogels. Dit effect is het grootst in naaldbos en heide en bos, kleiner in loofbos en afwezig in heide en stuifzand. Er is geen negatief effect van stikstofdepositie op de *trend* van insectenetende broedvogels op de hogere zandgronden. Tussen de dichtheid en de trend van broedvogels blijkt echter een negatief verband te bestaan. Een waarschijnlijke verklaring voor het gevonden patroon is dat in gebieden met slechte buffering van de bodem de vogelpopulaties al voorafgaand aan de onderzoeksperiode (vóór 1990) zijn afgenomen,

resultierend in lagere dichtheden. Bij deze lage dichtheid is er meer kans op een stabiele tot positieve schatting voor de trends, de aantallen kunnen nauwelijks nog verder afnemen. Bij hoge dichtheden is de kans dat er nog verdere populatiegroei mogelijk is kleiner en zijn trendschattingen vaker negatief.

Ecologische eigenschappen van vogels verklaren slechts een zeer klein deel van de variatie in effecten van stikstofdepositie op populaties van insectivore broedvogels. Eigenschappen van gebieden, zoals variatie in bodembuffering, begroeiingstypen, leeftijd, samenstelling en structuurrijkdom van bossen, beheermaatregelen etc. zijn hiervoor veel bepalender. Echter, gecorrigeerd voor de invloed van al deze factoren wordt in gebieden met een lage buffering van de bodem 38% van de resterende variatie in invloed van stikstofdepositie op de *dichtheid* verklaard door de volgende relevante ecologische eigenschappen: soorten met een kleine gemiddelde territoriumgrootte (dus een kleine actieradius), een hoge relatieve groeisnelheid en een relatief dikke eischaal, en soorten die gemiddeld grote prooien eten, ondervinden een sterker negatief effect van stikstof op dichtheid. Bij een hoge buffercapaciteit van de bodem wordt slechts 19% van de variatie in invloed van stikstofdepositie op de dichtheid door soorteigenschappen verklaard; hier worden soorten met een hoge relatieve nestgroei en een relatief dikke eischaal juist in hogere dichtheden gevonden bij hogere stikstofdepositie, maar habitatspecialisten en prooispecialisten in lagere dichtheden. De verklaring door soorteigenschappen van de variatie in effecten van N-depositie op de *trend* van broedvogels is veel lager, en hier zijn ecologische eigenschappen van vogels niet significant verklarend voor de gevonden resterende variatie.

Concluderend wordt de meeste 'verklaring' voor de effecten van stikstof op insectivore broedvogelpopulaties van droge bossen en heide gegeven door eigenschappen die linken aan verzuring, en dan met name de beschikbaarheid van voldoende kalk voor productie van eischalen en de botgroei van jongen. Voor een verandering in prooiaanbod als gevolg van vermessing zijn de aanwijzingen minder sterk, maar zowel de grootte van de prooien als de relatieve groeisnelheid van de jongen in het nest wijzen ook hier op mogelijke knelpunten. Deze effecten treden voor de gemiddelde dichtheid van broedvogels met name op in naaldbossen en in halfopen gebieden met heide en bos, minder in loofbos en vrijwel niet in open heide en stuifzand (althans niet binnen de onderzoeksperiode, toen een aantal karakteristieke heidevogels al dermate zeldzaam waren geworden dat ze niet meer in de analyses konden worden meegenomen).

De resultaten uit dit rapport geven handvatten om paren of groepen van (meestal nauw verwante) vogelsoorten te identificeren, waarvan op basis van verschillen in dichtheid en/of trend en op basis van verschillen in specifieke ecologische eigenschappen wordt verwacht dat deze anders zullen reageren op herstelmaatregelen. Door vergelijkend onderzoek aan deze paren of groepen van soorten in gebieden waar wel en waar geen herstelmaatregelen worden genomen, kan de effectiviteit van deze maatregelen worden getoetst.

Summary

Increased atmospheric deposition of nitrogen compounds (NO_x and NH_x) and previously also sulfur (S) has led to drastic changes in soil chemical processes. Especially in dry areas that are not affected by groundwater, this leads to soil acidification and eutrophication. In this study, for insectivorous breeding birds (species that feed on invertebrates) in dry woodland and heathland on sandy soils, it was analyzed whether nitrogen deposition is correlated with the density and trend of populations. It was also investigated whether this correlation depends on differences between study areas (e.g. soil type, historical use and management) as well as differences between ecological traits of bird species (e.g. food choice, foraging strategy and calcium requirement).

A national and regional trend analysis shows that between 1990 and 2020 insectivorous breeding birds on sandy soils shows strong negative trends in heathland and inland drift sand, after a decline in the preceding period 1975-1990. Insectivorous birds of deciduous and mixed woodland showed a fairly stable trend on average in the period 1975-1990, whereas after 1990 they show a strong increase. Species of semi-open landscapes with heath and woodland, including edge habitats, show an average modest decrease in 1990-2020, while the average trend of birds of coniferous and mixed woodland is rather stable. Within all habitats, the trend variation between species is large. The regional trends for all species groups are on average more favorable in the north of the Netherlands than in the south of the Netherlands, with the central region occupying an intermediate position. Differences in average nitrogen deposition – high in the south and central parts and relatively low in the north of the Netherlands – may play a role, but this cannot be tested with this analysis.

Hypotheses on mechanisms were formulated based on a literature study of 97 publications on the effects of acidification and eutrophication on birds (published between 1977 and 2021). By far the majority of publications concerns the effects of acidification on the breeding biology of birds, in which the food supply has often been experimentally adjusted. Increased nitrogen deposition is often mentioned as a determining factor, but only in very few cases data on how high the pressure of nitrogen deposition and acidification is in the study area has been included. In combination with a literature study on the variation in ecological traits of bird species, testable hypotheses have been formulated about the effects of nitrogen deposition on breeding birds.

Using a modelling approach, a metric for 'sensitivity' to nitrogen has been assessed for each species in relation to the extent of buffering of the soil (good or poor). This sensitivity is not an absolute measure, but relative to the average trend of the species over all sites studied. On average, there is a significant negative effect of nitrogen on the *density* of insectivorous breeding birds. This effect is strongest in coniferous woodland and heath and woodland, smaller in deciduous woodland and absent in heath and inland drift sand. There is no negative effect of nitrogen deposition on the *trend* of insectivorous breeding birds on sandy soils. However, there appears to be a negative relationship between the density and the trend of breeding birds. A likely explanation for the pattern found is that in areas with poor soil buffering, bird populations already declined prior to the study period (before 1990), resulting in lower densities. At this low density there is more chance of a stable to

positive estimate for the trends. At high densities, the chance of further population growth is smaller and trend estimates therefore more often result in negative results.

Ecological traits of birds alone explain only a very small part of the variation in effects of nitrogen deposition on breeding bird populations. Properties of study areas, such as variation in soil buffering, vegetation types, age, composition and structure of woodland, habitat management, etc. are much more decisive for this. However, corrected for the influence of all these habitat-related factors, in areas with poor soil buffering, 38% of the variation in the effect of nitrogen deposition on densities is explained by the following relevant ecological traits: species with a small average territory size (i.e. a small activity radius), a high relative growth rate and a relatively thick egg shell, and species that forage on medium-sized prey have a negative effect of nitrogen on density. In areas with a high buffer capacity of the soil, only 19% of the variation in densities is explained; here, species with a high relative nest growth and a relatively thick eggshell are found in higher densities under high nitrogen deposition, but habitat specialists and prey specialists in lower densities. The species trait explanation of the variation in effects of N deposition on *trends* is much lower, and here ecological traits of birds do not significantly explain any of the variation found.

In conclusion, the effects of nitrogen on insectivorous breeding bird populations of heathland and woodland on sandy soils are best explained by ecological traits that are linked to acidification, in particular the availability of calcium for egg shell production and the bone growth of nestlings. The indications for a change in prey supply as a result of eutrophication are less strong, but both the prey size and the relative growth rate of the nestlings represent possible bottlenecks as well. For the average density of breeding birds, these effects mainly occur in coniferous woodland and in semi-open areas with heathland and woodland, less so in deciduous woodland and hardly any in open heathland and drift sand.

The results from this report provide guidelines for identifying pairs of groups of (usually closely related) bird species that, based on differences in density and/or trend and differences in specific ecological characteristics, are expected to respond differently to habitat management actions. Comparative research between these species in areas with and without restoration measures can test the effectiveness of these measures.

1 Inleiding

1.1 Aanleiding van het onderzoek

Verhoogde atmosferische depositie van verbindingen met stikstof (N) en voorheen ook zwavel (S) heeft geleid tot ingrijpende veranderingen in bodemchemische processen. De veroorzaakte bodemverzuring en –vermesting zijn belangrijke oorzaken voor veranderingen in flora en fauna (o.a. Bobbink *et al.* 2017, Nijssen *et al.* 2017) en de sterke achteruitgang van natuurkwaliteit in het Pleistocene zandlandschap. De effecten op planten en dieren kunnen echter verschillen tussen gebieden en tussen soorten en hangen onder meer af van initiële verschillen in bodemkwaliteit, historisch gebruik en beheer, waardoor gebieden meer of juist minder gevoelig zijn voor de effecten van stikstofdepositie. Daarnaast maken verschillen in ecologische eigenschappen zoals dieetkeuze en foerageerstrategie de ene diersoort gevoeliger of juist minder gevoelig voor (indirecte) effecten van verzuring en vermesting dan de andere soort (Vogels *et al.* 2020, 2023).

Van alle diergroepen is van vogels verreweg de meeste informatie beschikbaar, zowel met betrekking tot aantalstrends als ecologische eigenschappen. Desondanks zijn tegengestelde trends bij verschillende vogelsoorten vaak moeilijk te duiden, omdat er te weinig inzicht is in de werkingsmechanismen van stikstofdepositie, de relatie met soorteigenschappen en de variatie in populatierespons tussen gebieden met verschillende kenmerken. De mate waarin, én de manier waarop stikstofdepositie invloed heeft op contrasterende populatieontwikkelingen van insectenetende vogels¹ op zandgronden is dan ook onduidelijk. Dit geldt ook voor de interactie met andere drukfactoren, zoals klimaatverandering en reductie van de hoeveelheid insectenbiomassa in natuurgebieden (o.a. Hallmann *et al.* 2017), die mogelijk deels indirect veroorzaakt worden door verhoogde stikstofdepositie (Wereld Natuur Fonds 2020, Vogels *et al.* 2020). Door dit gebrek aan inzicht in de causale mechanismen en het relatieve belang van verschillende drukfactoren blijft ook onzekerheid over de te verwachten effecten van herstelmaatregelen bestaan. Voor welke insectenetende vogels, in welke mate en in welke gebieden kunnen herstelmaatregelen problemen oplossen voor de betreffende vogelsoorten? Het verklaren van de verschillen in populatierespons, zowel tussen insectenetende vogelsoorten binnen één gebied, als tussen verschillende gebieden waarin dezelfde vogelsoort voorkomt, is noodzakelijk om strategieën te ontwikkelen voor ecologisch herstel.

Dit onderzoek bestaat uit het uitvoeren van een literatuurstudie waarbij *a priori* hypothesen worden opgesteld over de werkingsmechanismen waarmee N-depositie en die hieraan gerelateerde processen aangrijpen op:

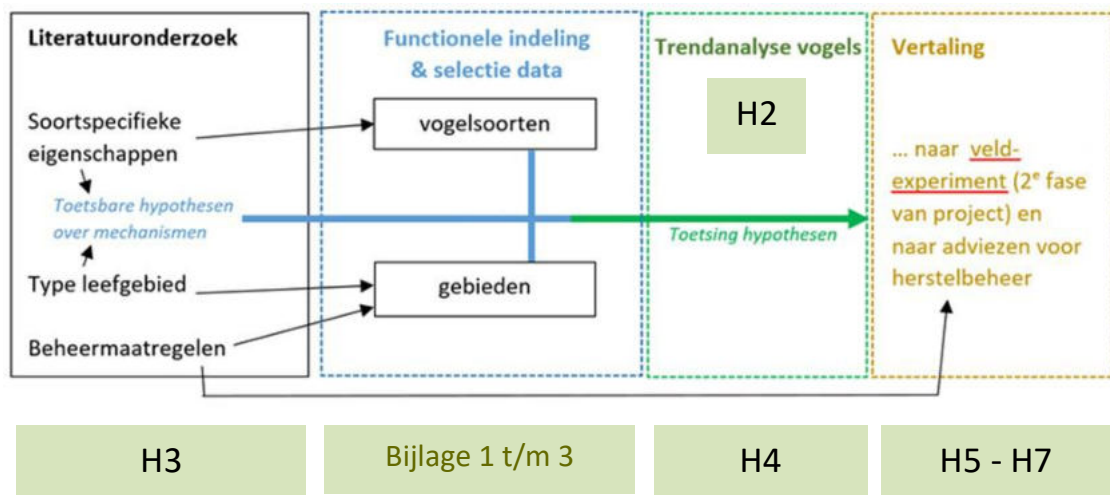
1. (populaties van) insectenetende vogelsoorten van droge bossen en heide;
2. eigenschappen die een vogelsoort meer of minder gevoelig maken voor N-depositie;
3. terreinkenmerken van gebieden die de omvang van de effecten van N-depositie beïnvloeden, waardoor ze een sterkere of juist minder sterke invloed hebben op de populatierespons van de betreffende vogelsoorten.

¹We spreken in dit rapport over insectenetende ofwel insectivore vogelsoorten; hiermee worden vogelsoorten bedoeld die in ieder geval een deel van hun leven voor hun voedsel afhankelijk zijn van ongewervelde diergroepen, ook andere dan insecten.

Vervolgens zijn deze *a priori* hypothesen getoetst aan de hand van monitoringsgegevens per gebied en per soort, welke verzameld zijn in het kader van het Meetnet Broedvogels, onderdeel van het Netwerk Ecologische Monitoring (NEM, Sovon/CBS). Op basis van deze monitoringsgegevens is getoetst of verschillen en overeenkomsten in populatieresponsen samenhangen met de eerder opgestelde hypothesen over het effect van verschillen in eigenschappen van soorten en gebieden.

1.2 Leeswijzer

Dit onderzoek is uitgevoerd vanuit een gefaseerde aanpak (Figuur 1-1) die in de opeenvolgende hoofdstukken van dit rapport zijn beschreven. In hoofdstuk 2 is de selectie van vogelsoorten en hun trend in Nederland beschreven. In hoofdstuk 3 is de literatuurstudie uitgewerkt naar doorwerking van verandering in aanbod van ongewervelden en de reproductie en overleving van vogelsoorten en de causale mechanismen hier achter. De hypothesen die uit deze literatuurstudie volgen zijn beschreven aan het einde van hoofdstuk 3 en worden in hoofdstuk 4 getoetst aan de hand van een grote dataset bestaande uit monitoringsgegevens van vogelsoorten die voldeden aan de criteria zoals omschreven is in hoofdstuk 2. In hoofdstuk 5 volgt de discussie van deze analyse, gevolgd door een verdiepende analyse met alternatieve hypothesen voor de gevonden resultaten (hoofdstuk 6) die niet met literatuur, maar wel met ervaringen uit veldonderzoek onderbouwd kunnen worden. In hoofdstuk 7 worden de resultaten doorvertaling naar beheermaatregelen en vervolgonderzoek. De data en methoden die voor dit onderzoek zijn gebruikt, worden per hoofdstuk kort behandeld. De volledige methoden en overzicht van de gebruikte data zijn opgenomen in de bijlagen en literatuurlijst.



Figuur 1-1. Schematische aanpak van dit onderzoek. De groene blokken verwijzen naar de hoofdstukken waarin de analyse en resultaten van de verschillende stappen zijn opgenomen. De criteria en methodiek voor het selecteren en analyseren van literatuur, vogelsoorten, vogeieigenschappen en terreineigenschappen zijn opgenomen in Bijlage 1 t/m 3.

Figure 1-1 Schematic approach of the research. The green blocks refer to the chapters containing the analysis and results of the different steps in this study. Criteria and methodology for selecting and analyzing literature, bird species, bird traits and nature area characteristics are included in Appendices 1 to 3.

2 Trends van insectivore broedvogels in bos en heide op de zandgronden

2.1 Selectie vogelsoorten

Als start is er een selectie gemaakt van 65 insectenetende broedvogelsoorten die in Nederland voorkomen in droge bossen en heiden op de hogere zandgronden (Tabel 2-1 en Bijlage 1). Als basis is het boek 'Nederlandse vogels in hun domein' (Kwak & Louwe Kooijmans 2021) gebruikt. De geselecteerde vogelsoorten zijn in ieder geval in de eileg- en nestfase (waarin het vaakst problemen met voedselbeschikbaarheid optreden) van insecten afhankelijk. Het betreft 18 soorten van droge heide en stuifzand, 16 soorten die voornamelijk in naaldbos (en gemengd bos) voorkomen, 12 soorten die vooral in loofbos (en gemengd bos) voorkomen, en 19 soorten die zowel gebruik maken van de overgang tussen óf de combinatie van open habitats en bossen. Natte habitats op droge zandgronden, zoals hoogveen en vennen, zijn in dit onderzoek bewust buiten beschouwing gelaten. De indeling in deelhabitats is enigszins arbitrair en kent uiteraard geen harde grenzen, maar biedt een handvat voor de analyse en bespreking van de resultaten in de volgende hoofdstukken. Overigens worden veel soorten van open vegetaties door Kwak & Louwe Kooijmans (2021) ingedeeld bij 'boerenland' en verschillende soorten die (deels) afhankelijk zijn van bos bij 'stedelijk gebied'; deze soorten zijn hier meegenomen als soorten van heide, stuifzanden en bossen, simpelweg omdat ze als 'generalist' ook in deze leefgebieden in substantiële aantallen voorkomen. De selectie van 65 insectenetende vogelsoorten is gebruikt bij de zoektocht naar relevante literatuur.

Table 2-1. Selectie van insectenetende vogelsoorten per deelhabitat, zoals gebruikt in deze studie (voor categorieën zie Bijlage 1).

Table 2-1. Selection of insectivorous bird species per sub-habitat, as used in this study (for categories see Appendix 1).

Heide, stuifzand, veen	Heide en bos	Naaldbos + gemengd bos	Loofbos + gemengd bos
Boomleeuwerik	Boomvalk	Bonte Vliegenvanger	Appelvink
Boompieper	Fitis	Boomkruiper	Boomklever
Braamsluiper	Gekraagde Roodstaart	Goudhaan	Fluiter
Draaihals	Groenling	Goudvink	Glanskop
Duinpieper	Grote lijster	Grauwe Vliegenvanger	Groene Specht
Geelgors	Houtduif	Grote Bonte Specht	Heggenmus
Grasmus	Koekoek	Kuifmees	Holenduif
Graspieper	Koolmees	Matkop	Houtsnip
Grauwe Klauwier	Nachtzwaluw	Merel	Kleine Bonte Specht
Klapekster	Putter	Pimpelmees	Middelste Bonte Specht
Kneu	Roodborst	Sijs	Vuurgoudhaan
Korhoen	Spotvogel	Staartmees	Wielewaal
Roodborsttapuit	Spreeuw	Vink	
Steenuil	Tjiftjaf	Zanglijster	
Tapuit	Tuinfluiter	Zwarte Mees	
Veldleeuwerik	Wespendief	Zwarte Specht	
Witte Kwikstaart	Winterkoning		
Wulp	Zomertortel		
	Zwartkop		

In de volgende paragraaf worden de gecombineerde trends van deze soorten besproken, m.u.v. Wespendief waarvoor te weinig data beschikbaar zijn om regionale trends te berekenen.

2.2 Trends van vogelsoorten

Dit hoofdstuk geeft een beknopte beschrijving van de populatieontwikkelingen van insectivore broedvogels op hoge zandgronden in Nederland. Dit geeft op hoofdlijnen een beeld van de trends van soorten in bos en heide, en van de variatie in trends tussen soorten van verschillende leefgebieden, alvorens we in hoofdstuk 4 op zoek gaan naar verbanden tussen aantalsveranderingen enerzijds en soorteigenschappen en omgevingsvariabelen anderzijds (met focus op stikstofdepositie), die de waargenomen trends kunnen verklaren.

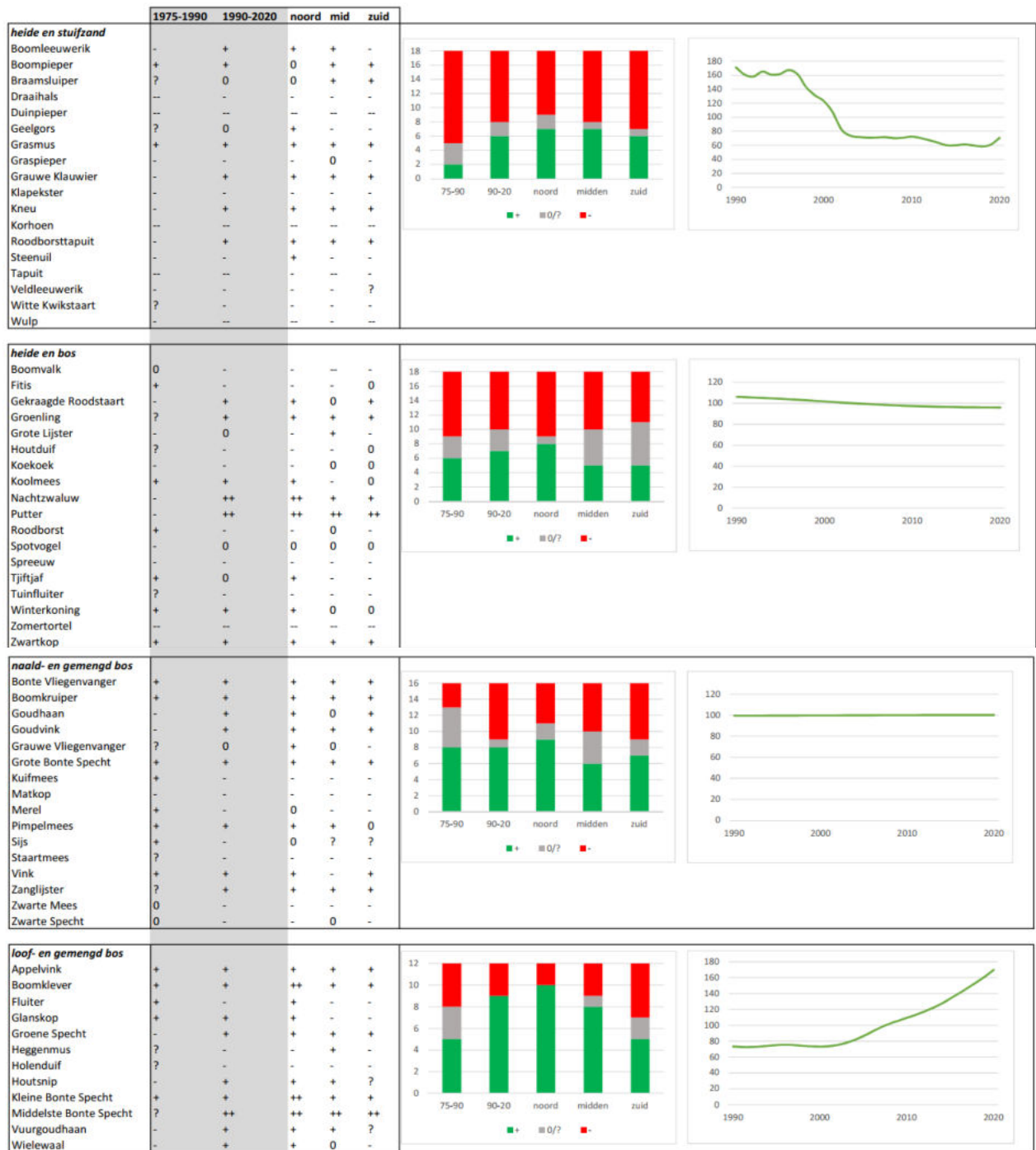
Aanpak

De populatieontwikkelingen zijn gebaseerd op een trendanalyse van aantallen territoria per soort in vast begrensde, meerjarig onderzochte telgebieden uit het Broedvogel Monitoring Project (BMP), georganiseerd door Sovon en CBS, onderdeel van het NEM (Boele *et al.* 2022). Voor dit onderzoek zijn alleen telgebieden geselecteerd op de hoge zandgronden die voor het grootste deel uit bos en/of heide en stuifzand bestaan. Behalve aantalstrends per soort voor de zandgronden als geheel, zijn ook trends voor drie separate regio's berekend, namelijk de zogenaamde 'Fysisch-Geografische Regio's' Hoge Zandgronden Noord (Drenthe, delen van Friesland, Groningen en Overijssel), Hoge Zandgronden Midden (Utrechtse Heuvelrug, Veluwe, Twente en Achterhoek) en Hoge Zandgronden Zuid (Brabant, Limburg en Rijk van Nijmegen). Deze regio's representeren ruwweg een gradiënt in stikstofdepositie: deze is in Nederland nergens laag, maar loopt van hoog (noorden) naar zeer hoog (zuid), met daarbij veel variatie binnen de regio's (WNF 2020). Daarnaast verschillen deze regio's uiteraard ook in andere factoren als bodemtype, klimaat en recreatiedruk.

De trends zijn berekend met het programma TRIM van het CBS en hebben betrekking op de periode 1990-2020, omdat pas vanaf 1990 voldoende gegevens beschikbaar zijn voor robuuste trendanalyses voor de meeste soorten. Daarnaast zijn de trends in de periode 1975-1990 meer kwalitatief beschreven op basis van meer fragmentarisch beschikbare aantalsreeksen en verspreidingsveranderingen zoals die bijeen zijn gebracht in de Vogelatlas (Sovon 2018, www.vogelatlas.nl). In figuur 2-1 zijn de trendklassen per soort gepresenteerd en geaggregeerd per leefgebied (voor trends per soort per regio zie Bijlage 2).

Figuur 2-1 (volgende pagina). Aantalstrends van insectivore broedvogels in bos en heide op de zandgronden. Achtereenvolgens worden soorttrends gegeven voor de periodes 1975-1990 en 1990-2020, waarbij voor deze laatste periode de trends tevens regionaal zijn opgesplitst (noord, midden en zuid). Voor de trends is de standaardclassificatie van het CBS gebruikt, met onderscheid in sterke aantalstoename (++), matige toename (+), stabiel/fluctuerend (0/?), matige afname (-) en sterke afname (--). De staafdiagrammen geven de verdeling van de trends per regio voor de vier leefgebieden en de trendgrafieken geven het meetkundig gemiddelde van de jaarindexen van alle onderliggende soorten voor de zandgronden als geheel in 1990-2020 (alle soorten tellen in deze combi-trend even zwaar mee, dus onafhankelijk van hun populatiegrootte).

Figure 2-1 (next page). Trends of insectivorous breeding birds in forest and heathland on sandy soils. Species trends are given successively for the periods 1975-1990 and 1990-2020, with the trends for the latter period calculated regionally (north, center and south). Standard classification of trends (after CBS; Statistics Netherlands) is used, with a distinction between strong increase in numbers (++), moderate increase (+), stable/fluctuating (0/?), moderate decrease (-) and strong decrease (--). Bar charts show the distribution of the trends per region for the four habitats; trend graphs show the geometric mean of the annual indices of all underlying species for the sandy soils as a whole in 1990-2020 (all species count equally in this combi-trend, therefore independent of their population size).



2.3 Trends per leefgebied

Broedvogels van heide en stuifzand

De 18 soorten die vooral voorkomen in heide en stuifzand laten gemiddeld de sterkste aantalsafname zien in vergelijking met andere leefgebieden. Hun populaties zijn gemiddeld met bijna twee derde afgenomen sinds 1990. In de periode 1975-1990 nam een nog groter deel van de soorten af dan in de periode 1990-2020. Duinpieper en Klapekster zijn inmiddels verdwenen als broedvogel uit Nederland (Sovon 2018), van Korhoen resteren alleen uitgezette Zweedse exemplaren (Sallandse Heuvelrug; Jansman *et al.* 2023) en van Tapuit is nog maar één heidebolwerk over (Aekingerzand; Sovon 2018). Wulpen zijn op de heide zeldzaam geworden (Sovon 2018). Vier soorten hebben rond 1990 een verrassende ommekeer laten zien, en nemen sindsdien weer (sterk) toe in aantal op de zandgronden. Dit zijn Boomleeuwerik, Grauwe Klauwier, Kneu en Roodborsttapuit. Draaihals laat in de recente tien jaar een onverwacht sterk herstel zien, vooral in de regio's noord en midden.

Het aantal soorten dat is afgenomen sinds 1990 is het grootst in regio zuid en het kleinst in regio noord. Berekend over alle soorten, exclusief de verdwenen broedvogels (die het in noord of midden het langst volhielden), bedraagt de gemiddelde aantalsverandering in regio's zuid, midden en noord respectievelijk -23%, -19% en -13% in 1990-2020. Boomleeuwerik en Geelgors laten zelfs contrasterende regionale trends zien, met toenames in noord en afnames in zuid.

Broedvogels van heide en bos

De 18 soorten die voorkomen in zowel heide als bos laten gemiddeld ook enige aantalsafname zien sinds 1990 (-10%), maar die is veel beperkter dan voor de soorten die in het open heidelandschap leven. Het aantal toe- en afnemende soorten is dan ook meer in balans. In deze groep zitten zowel soorten met sterk negatieve trends, zoals Zomertortel en Boomvalk, als soorten met sterk positieve trends, zoals Putter en Nachtzwaluw. Beide laatste soorten hebben vanaf 1990 een verrassende ommekeer laten zien ten opzichte van de periode voor 1990, hetgeen ook geldt voor Gekraagde Roodstaart. Daarentegen is de trend van de Fitis in bos en heide omgeslagen van een toename in een afname.

Ook regionaal houden toe- en afnemende soorten elkaar redelijk in balans, met in de regio's midden en zuid meer soorten met stabiele of fluctuerende aantallen dan in regio noord.

Berekend over alle soorten bedraagt de gemiddelde aantalsverandering in regio's zuid, midden en noord respectievelijk -12%, -22% en +3% in de periode 1990-2020; ook in dit leefgebied zijn de trends in regio noord dus het meest gunstig. Dit geldt op soortniveau voor o.a. Koolmees, Tijftjaf en Winterkoning. Daarentegen doen Fitis, Houtduif en Koekoek het juist in regio zuid relatief beter.

Broedvogels van naald- en gemengd bos

De 16 soorten die voorkomen in zowel naald- als gemengd bos laten gemiddeld stabiele aantallen zien sinds 1990. Het aantal toe- en afnemende soorten is nagenoeg in balans. Desondanks was de situatie positiever in 1975-1990, toen slechts drie soorten een afname vertoonden. Zwarte Mees, Matkop en Kuifmees namen sinds 1990 het sterkst af. Bonte Vliegenvanger en Boomkruiper namen het sterkst toe.

Het aandeel soorten dat is afgenomen sinds 1990 is, net als in heide, het grootst in regio zuid en het kleinst in regio noord. De gemiddelde aantalsverandering berekend over alle soorten springt er juist in regio midden in negatieve zin uit: die is met -12% duidelijk ongunstiger dan in regio zuid (+7%) en regio noord (+10%) in de periode 1990-2020. Onder andere Matkop en Kuifmees nemen in regio midden duidelijk sterker af dan in beide andere regio's. Vink laat zelfs contrasterende regionale trends zien, met afnames in regio midden en toenames in regio's noord en zuid.

Broedvogels van loof- en gemengd bos

De 12 soorten die voorkomen in zowel loof- als gemengd bos laten gemiddeld een sterke toename zien op de zandgronden. Hun populaties zijn gemiddeld met een factor 2,5 gegroeid sinds 1990. In de periode 1990-2020 nam bovendien een nog veel groter deel van de soorten toe dan in de periode 1975-1990. Middelste Bonte Specht (her)vestigde zich als broedvogel. Boomklever, Kleine Bonte Specht en Appelvink namen sterk toe en breidden uit. Alleen Fluiters, Holenduif en Heggenmus namen sinds 1990 af. Groene Specht, Houtsnip, Vuurgoudhaan en Wielewaal namen af in 1975-1990, maar herstelden zich in de periode daarna.

Ook in dit leefgebied is het aandeel soorten dat is afgenomen sinds 1990 het grootst in regio zuid en het kleinst in regio noord. Berekend over alle soorten, exclusief de verschenen Middelste Bonte Specht, bedraagt de gemiddelde aantalsverandering in de regio's zuid, midden en noord respectievelijk +7%, +11% en +147% in 1990-2020. Fluiters, Glanskop en Wielewaal laten zelfs contrasterende regionale trends zien, met toenames in regio noord en afnames in regio zuid.

Conclusie trends insectivore vogels

Samenvattend laten de insectivore broedvogels op de zandgronden in 1990-2020 gemiddeld sterk negatieve trends zien in heide en stuifzand, nadat ook in de periode 1975-1990 al sprake was van een achteruitgang. Insectivore vogels van loof- en gemengd bos kenden in de periode 1975-1990 gemiddeld een vrij stabiele trend en laten na 1990 juist een sterke toename zien. In heide en bos is in 1990-2020 gemiddeld over alle soorten van een bescheiden afname sprake, terwijl die in naald- en gemengd bos gemiddeld stabiel is. Binnen alle leefgebieden is de trendvariatie tussen soorten groot.

De regionale trends zijn in alle leefgebieden gemiddeld gunstiger in de regio noord dan in regio zuid, waarbij regio midden een tussenpositie inneemt. Alleen in naald- en gemengd bos is de situatie in regio midden het meest ongunstig. Belangrijke veranderingen in beheer, zoals de omzetting van naaldbos naar loofbos en het ouder worden (niets doen) van loofbossen zullen zeker een sterke rol spelen in deze ontwikkelingen. In hoeverre de verschillen in gemiddelde stikstofdepositie een rol spelen bij de vastgestelde regionale trends wordt in hoofdstuk 4 geanalyseerd.

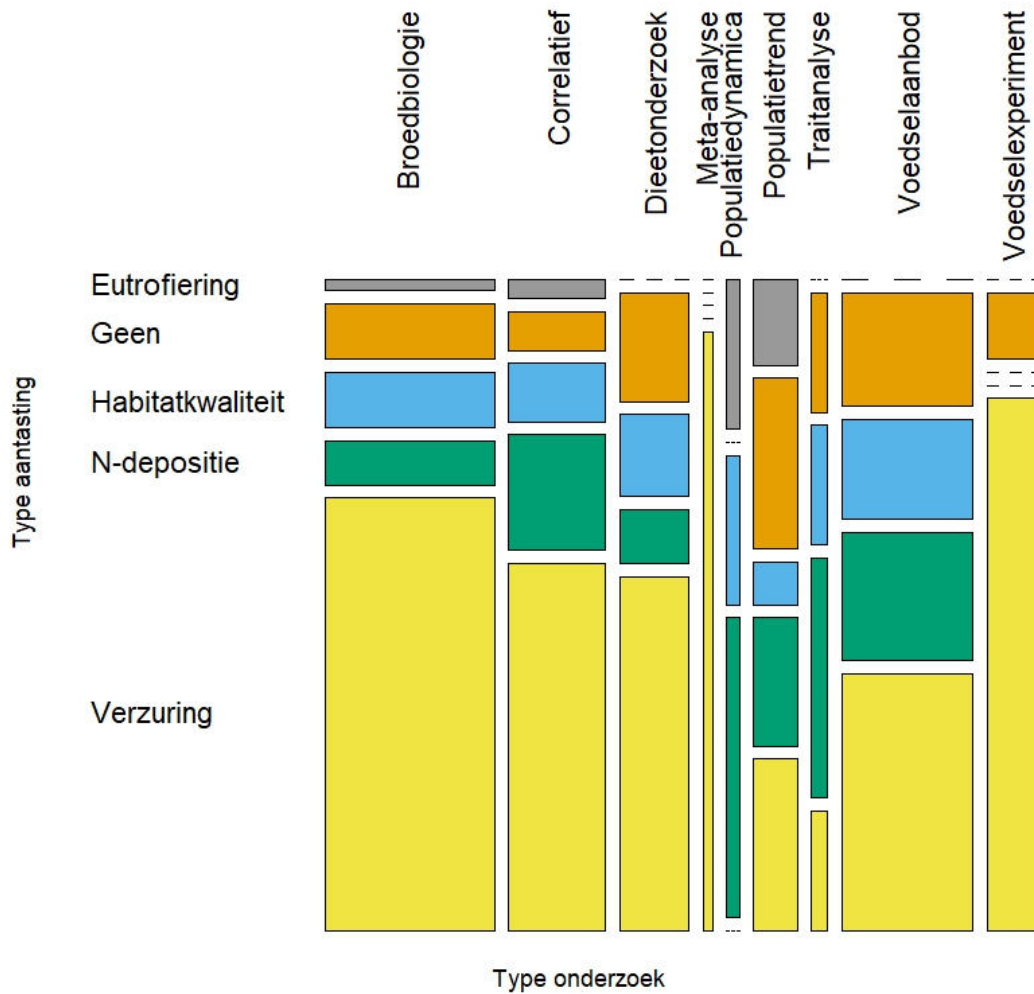
3 Literatuurstudie relaties insectenetende vogels en voedselaanbod

3.1 Overzicht literatuurstudie

Voor deze literatuurstudie werden 97 publicaties gelezen met een publicatiejaar gelegen tussen 1977 en 2021. De selectiemethodiek en –criteria waaruit deze studies naar voren zijn gekomen zijn besproken in Alefs *et al.* (2022) en zijn opgenomen in Bijlage 3 van dit rapport. Kort samengevat is er gezocht op Engelse, Nederlandse en wetenschappelijke soortnaam (voor soortselectie zie hoofdstuk 2) in combinatie met a) mogelijke effecten op vogelsoorten en achterliggende mechanismen hiervoor (o.a. abundance, density, breeding success, clutch size, nestling growth, invertebrat*, ...) en b) de mogelijke reden voor aantasting van de kwaliteit van het leefgebied (o.a. nitrogen deposition, acidification, acid deposition, ...). Zoekacties met deze termen leverden 75 Engelstalige artikelen en honderden Nederlandstalige publicaties op, die vervolgens door het lezen van titel en abstract/samenvatting geselecteerd zijn op relevantie. Alle publicaties zijn samengevat in een Excel-datasheet; deze datasheet is gebruikt voor de uitwerking van de hypothesen (zie § 3.6) en voor de soorteigenschappen (traits) die bij de toetsing van de hypothesen zijn gebruikt (zie hoofdstuk 4). Een samenvatting van dit Excel bestand met daarin alle geraadpleegde bronnen is opgenomen in Bijlage 4.

Daarnaast biedt deze datasheet de mogelijkheid om te analyseren van welke soorten de meeste kennis aanwezig is en om kennisleemtes op te sporen. Van de 97 publicaties betrof het in 71 gevallen een peer-reviewed artikel in een internationaal tijdschrift, in 12 gevallen betrof het een Nederlandstalig artikel, in 11 gevallen betrof het een (wetenschappelijk) rapport en in enkele gevallen ging het om een PhD-thesis, een studentenonderzoek of een sectie van een boek. In de meerderheid van de publicaties (ruim 30%) is de Koolmees de onderzochte soort. De andere publicaties betreffen onderzoek naar een veelheid van vogelsoorten, in enkele gevallen Noord-Amerikaanse soorten die in Nederland niet voorkomen. Wat betreft onderzoeklocaties is de meerderheid van de publicaties (bijna 40%) gestoeld op onderzoek dat in Nederland is uitgevoerd en van de onderzochte habitats is bos met 45% van de publicaties het meest vertegenwoordigd.

Zowel het type onderzoek als de specifieke deelonderwerpen zijn niet gelijk verdeeld in de set van 97 artikelen (Figuur 3-1). Verreweg de meeste publicaties betreft de effecten van verzuring op de broedbiologie van vogels (legselgrootte, legdatum, broedsucces), met name van Koolmees en Bonte Vliegenvanger. Vaak is in dit onderzoek ook gekeken naar het voedselaanbod of is het voedselaanbod experimenteel aangepast (aanbod van eischalen of grit). In veel studies wordt verhoogde stikstofdepositie wel als bepalende factor genoemd (N-depositie) of worden de effecten alleen in de algemene term ‘verandering habitatkwaliteit’ benoemd, maar slechts in zeer weinig gevallen zijn er ook data opgenomen over hoe hoog de druk van stikstofdepositie en verzuring is in het onderzoeksgebied. Slechts in vijf publicaties zijn effecten van beheermaatregelen beschreven; in alle gevallen betrof dit bekalking/steenmeel. Waar de effecten van verzuring redelijk goed zijn onderzocht, zijn de effecten van het vermestende effect van stikstofdepositie (eutrofiering) op voedselaanbod, dieet, broedbiologie of populatie-aantallen en -trends van broedvogels sterk onderbelicht.



Figuur 3-1. Overzicht van relatieve verdeling literatuur met betrekking tot het type onderzoek waarop de studie is gebaseerd (x-as: broedbiologie, correlatief, dieetonderzoek, meta-analyse, populatiedynamica, populatietrend, trendanalyse, voedselaanbod en voedselexperiment) en de aantasting veroorzaakt door stikstofdepositie (y-as: N-depositie, verzuring, eutrofiering, habitatkwaliteit). N = 97 artikelen, waarbij artikelen die meerdere typen aantasting en/of meerdere typen data bevatten ook meerdere keren zijn opgenomen.

Figure 3-1. Relative distribution of literature sources with regard to the type of research on which the study is based on (x-axis; breeding biology, correlations, dietary research, meta-analysis, population dynamics, population trend, trend analysis, natural and experimental food availability) and the way effects of nitrogen deposition are described (y-axis; N-deposition, acidification, eutrophication, habitat quality). N = 97 articles, in which articles containing multiple effects and/or multiple types of data are included multiple times.

3.2 Stikstof en insectenetende vogels

Er is geen enkele studie die een causaal verband aantoonst – direct of met tussenliggende stappen - tussen verhoogde beschikbaarheid van stikstof en een verandering in aantallen van vogelsoorten. De enige studies die daadwerkelijk een mechanisme beschrijven op basis van metingen zijn die aan het Korhoen op de Sallandse Heuvelrug (Vogels 2013, 2019, Vogels *et al.* 2021). Hier is aangetoond dat in droge heideterreinen met een hoge N-depositie de bladeren van struikheide een verlaagde C:N-ratio en een verhoogde N:P-ratio kennen, waarden die gecorreleerd zijn aan een lager aanbod van voor Korhoen-kuikens geschikte insecten, met name rupsen. Een te laag voedselaanbod is een belangrijke oorzaak voor de lage overleving van korhoenkuikens in het gebied (Jansman *et al.* 2023). Voor Tapuit is aangetoond dat verruiging van de grasvegetatie het foerageergedrag hindert en hiermee tot een beperking van

de voedselbereikbaarheid leidt (van Oosten *et al.* 2014, van Oosten 2016, Kämpfer & Fartmann 2019), maar bij deze verzuiving speelt naast verhoogde N-depositie ook een afname van Konijnen een rol. In vergraste duinvegetaties zijn echter niet minder voor Tapuiten geschikte prooien aanwezig dan in niet vergraste duinvegetaties.

Voor de Grauwe Klauwier is in kustduinen aangetoond dat de gemiddelde prooigrootte positief gecorreleerd is met het broedsucces en populatietrend. De prooigrootte is in de kustduinen van de Nederlandse Waddeneilanden tussen begin en eind jaren '90 van de vorige eeuw sterk afgenomen, in de periode dat ook de Grauwe Klauwier als broedvogel is verdwenen. De gemiddelde prooigrootte in vergelijkbare kustduinen in Noord-Denemarken was begin deze eeuw nog groot en hier kwam een grote stabiele populatie van de Grauwe klauwier voor (Kuper *et al.* 2000). Klauwieren zijn waarschijnlijk gevoelig voor afname van gemiddelde prooigrootte, omdat ze slechts één prooi tegelijk kunnen vervoeren naar het nest; bij kleinere prooien moeten ze vaker vliegen en komen ze energetisch in de knel. Bij de achteruitgang van gemiddelde prooigrootte lijkt de mate van verzuiving en verstuiwing van belang, omdat enkele belangrijke grote prooi-soorten voornamelijk in het open, dynamische deel van kustduinen voorkomen (Beusink *et al.* 2003). Deze balans slaat door naar verzuiving bij hoge N-depositie, maar ook hier is de invloed van de achteruitgang van Konijnen onderdeel van de veranderingen. De link tussen verhoogde N-depositie, afname van prooigrootte en trend van de Grauwe Klauwier is dus enkel correlatief aangetoond en niet met metingen aan mate van N-depositie onderbouwd. Ook andere studies beschrijven een mogelijke relatie tussen verhoogde N-depositie en een afname in populaties van broedvogels, maar deze zijn gebaseerd op inschattingen van N-gevoeligheid van vogelsoorten en hun leefgebied (o.a. Broekmeyer *et al.* 2012, Lemaire *et al.* 2012), niet op gemeten data van N-depositie en voedselaanbod.

3.3 Verzuring en insectenetende vogels

Naar de effecten van verzuring is veel meer onderzoek gedaan dan naar effecten van verhoogde beschikbaarheid van stikstof ('vermesting') (zie Figuur 3-1). Er is vooral veel onderzoek gedaan naar holenbroeders zoals Koolmees en Bonte Vliegenvanger (Graveland 1991, Graveland *et al.* 1994, Graveland 1995, 1996, Graveland & vanderWal 1996, Graveland & Berends 1997, Graveland & Drent 1997, Tilgar *et al.* 1999, Tilgar *et al.* 2002, Reynolds *et al.* 2004, Tilgar *et al.* 2005, Mägi *et al.* 2012, Ruuskanen *et al.* 2014), waarbij in nestkasten reproductie en broedsucces eenvoudig gestandaardiseerd gevolgd kunnen worden. Andere Noord-Europese soorten waar een verband tussen verzuring en broedsucces zijn gerapporteerd zijn Waterspreeuwen in snelstromende beken (Ormerod *et al.* 1991), Blauwborst, Rietgors en Fitis nabij verzuurde meren (Nyholm & Myhrberg 1977), Pimpelmees in Spaanse eikenbossen (Sanz & García-Navas 2009, Garcia-Navas *et al.* 2011) en Graspiepers en Waterpiepers in verzuurde en niet verzuurde berggebieden (Bureš & Weidinger 2001). In Noord-Amerikaanse studies worden vergelijkbare effecten van verzuring op daar inheemse (bos)vogels gerapporteerd (Mahony *et al.* 1997, Hames *et al.* 2002, Hames *et al.* 2006, Pabian & Brittingham 2007, Mulvihill *et al.* 2008, Pabian & Brittingham 2011, Pabian *et al.* 2012a, Pabian & Brittingham 2012, Pabian *et al.* 2012b, Trevelline *et al.* 2018) Voor vogels lijkt calcium ook in niet verzuurde leefgebieden een limiterende factor te zijn: wanneer er extra kalk wordt aangeboden in onverstoorde systemen wordt de legdatum vervroegd, is de eischaal dikker,

worden er meer eieren gelegd, lijken jongen een iets hogere fitness te hebben (Mänd *et al.* 2000a, 2000b, Tilgar *et al.* 2005) en wordt in sommige studies een toename van broeddichtheid gemeld (Pabian & Brittingham 2007). Effecten van verzuring op de chemie van prooisorten en de beschikbaarheid van huisjesslakken zijn al meetbaar voordat er meetbare effecten op het broedsucces van broedvogels optreden (Mahony *et al.* 1997). Echter, onder doorgaande verzuring is de afname van kalkrijke prooien (met name huisjesslakken) dermate sterk dat ook effecten op broedvogels gemeten worden. De dikte van de eischaal en het broedsucces nemen onder deze condities af (Graveland & Drent 1997, Graveland 1998). Echter, een recenter nestkastonderzoek op de Hoge Veluwe (op dezelfde locaties met vooral grofzandige haarpodzolen als waarop het onderzoek van Graveland betrekking had) concludeerde dat stikstofdepositie hier waarschijnlijk geen grote gevolgen heeft voor de hoeveelheid beschikbare kalk en ook niet op het broedsucces van de koolmees (Schuitemaker 2017). Ook een analyse van enkele duizenden nestgegevens van Kool- en Pimpelmees en Bonte Vliegenvanger op basis van het landelijke Meetnet Nestkaarten, naar aanleiding van nestjongen van mezen met gebroken pootjes, vond geen aanwijzingen dat het broedsucces op verzuringgevoelige zandbodems lager was dan op minder verzuringgevoelige bodems (Alefs & Borst 2018).

Koolmezen vertonen in vrijwel alle studies een sterker effect op calciumgebrek (of juist het bijvoeren van calcium) dan Bonte Vliegenvanger. De reden hiervoor is dat de laatstgenoemde soort voor het aanvullen van de calciumbehoefte actief op zoek gaat naar relatief verzurings-ongevoelige pissebedden en miljoenpoten (Graveland 1995, Bureš & Weidinger 2003), terwijl Koolmezen zich richten op veel verzuringsgevoeligere huisjesslakken (Graveland 1995). In een studie naar de respons van 38 soorten op verzuring in Duitse beukenbossen werden in respons tussen soorten gevonden, variërend van een sterke afname in broeddichtheid, aanpassingen in territoriumkeuze, tot een toename in broeddichtheid (Schlender *et al.* 2007); verschillen in foerageergedrag tussen de soorten werden verondersteld als belangrijke sturende factor in deze respons.

Op plekken met vervuiling door zware metalen werkt extra calcium als mitigerende factor. Bij kalkgebrek nemen ook de gehalten aan cadmium en lood in de eieren toe en daalt het reproductiesucces (Scheuhammer 1991, Eeva & Lehikoinen 2004, Dauwe *et al.* 2006, Eeva *et al.* 2009).

3.4 Interferentie met andere stressfactoren

Klimaatverandering

Zowel vermisting als klimaatopwarming versnellen de ontwikkeling van biomassa in het ecosysteem, waardoor belangrijke voedselpieken naar voren verschuiven in het seizoen en een 'mismatch' kunnen vertonen met de broedcyclus van vogels (Both *et al.* 2010). Vermisting als gevolg van verhoogde N-depositie kan dus de gevoeligheid van ecosystemen voor klimaatopwarming beïnvloeden. Loofbossen en graslanden zijn daarbij gevoeliger voor verschuiving van voedselpieken dan naaldbossen en heide, die door het jaar heen groen blijven en geen gesynchroniseerde 'budburst' kennen. Daarnaast leidt klimaatverandering ook tot het frequenter optreden van weersextremen, met zowel aaneengesloten lange regenval als lange droge periodes. Deze weersextremen hebben grote invloed op de beschikbaarheid van

prooien, waarbij in droge warme periodes oogjagers lijken te profiteren van de hogere activiteit van ongewervelden, terwijl kalkrijke prooien zoals slakken en pissebedden slechter bereikbaar worden, aangezien deze veelal gevoelig zijn voor droogte en diep wegkruipen in mos en strooisel. Omgekeerd komen deze prooien bij nat weer relatief makkelijk beschikbaar, terwijl dan de activiteit van andere prooidieren afneemt.

Habitatvernietiging

In verschillende artikelen wordt aangegeven dat verzuring en vermeting de afgelopen decennia tegelijk op zijn getreden met habitatvernietiging en habitatfragmentatie (Sovon 2018). Uit de analyse van broedvoegeigenschappen moet blijken of specialistische soorten – die gebonden zijn aan specifieke habitats waarvan relatief veel kwaliteit en kwantiteit verloren is gegaan – ook juist die eigenschappen hebben die ze gevoelig maken voor veranderingen in voedselaanbod en afname van kalkrijke prooien.

Bosbeheer en -ontwikkeling

Voor bosvogels is vastgesteld dat de gemiddelde trend in Nederland stabiel tot positief is over de afgelopen decennia (§ 2.2). Bos beslaat momenteel zo'n 11% van het grondgebruik in Nederland (Schelhaas *et al.* 2014, 2022). Van dit oppervlak staat 40% te boek als 'natuurbos' (beheer gericht op biodiversiteit), 60% betreft zogenaamd 'multifunctioneel' bos (ook voor houtproductie en recreatie) (Oldenburger 2019). Het Nederlandse bos is de afgelopen decennia gemiddeld fors ouder geworden: bos jonger dan 20 jaar nam met 63% in oppervlakte af tussen 1980 en 2013, ouder bos kwam er voor in de plaats. Inmiddels is 13% zelfs ouder dan 100 jaar. Daarnaast is het bos steeds meer gemengd en kent een steeds groter verschil in leeftijdsopbouw van bomen. De bedekking met staand en liggend dood hout is als gevolg van een natuurlijker bosbeheer meer dan verdubbeld tussen 1990 en 2013. Ook de bedekking van bos in Nederland is decennialang toegenomen. Tussen 2013 en 2020 is de oppervlakte bos echter weer iets afgenomen, voor twee derde omdat naaldbos heeft plaatsgemaakt voor heide en stuifzand (Oldenburger 2019, Schelhaas *et al.* 2022). Door deze kap van ongemengd naaldbos, deels bestaande uit exoten, en omvorming tot gemengd naaldbos of gemengd loofbos, hebben loofboomsoorten voor het eerst sinds eeuwen een groter aandeel dan naaldhoutsoorten. De gemiddelde voorraad levend en dood hout is toegenomen. Bij het ouder worden van de relatief jonge bossen in Nederland neemt zowel de complexiteit van structuur en de hoeveelheid en variatie aan broedgelegenheid voor broedvogels toe. Het positieve effect van het ouder worden van bossen, met een groter aanbod van dood hout, alsook omvorming van naaldbos naar loofbos heeft mogelijk een sterker effect op de ontwikkeling van broedvogelgemeenschappen dan verhoogde N-depositie.

3.5 Behoeften en mogelijkheden van vogelsoorten

De belangrijkste aanleiding voor dit onderzoek is dat verschillende soorten insectivore zangvogels, levend in hetzelfde gebied, soms tegengestelde aantalstrends laten zien (zie ook dit rapport § 2.2). De verklaring van deze verschillen in trends kan besloten liggen in (kleine) verschillen in eigenschappen en behoeften van vogelsoorten, zoals dieetvoorkeuren of de

mogelijkheden van soorten om met hun gedrag of fysiologie nadelige effecten in hun leefgebied te mitigeren of compenseren.

In deze paragraaf is per deelonderwerp inzichtelijk gemaakt hoe variatie in eigenschappen van vogelsoorten kan leiden tot verschillen in aantalstrends tussen deze soorten. De teksten zijn hypothese-vormend, maar tegelijkertijd moet opgemerkt worden dat kennis en onderzoeksdata over eigenschappen van vogels nog zodanig beperkt is dat deze nog niet meegenomen kunnen worden in de analyses van broedvogeldata (hoofdstuk 4).

Variatie in dieetsamenstelling

De diëten van insectenetende vogels lopen sterk uiteen. Een belangrijk onderscheid betreft de obligate insecteneters en vogelsoorten die hun dieet aanvullen met plantaardig voedsel. Deze aanvulling kan seizoensgebonden zijn, of het dieet kan jaarrond gedeeltelijk insectivoor zijn (Wilson *et al.* 1999). Veel zaadeters vullen hun dieet aan met insecten tijdens de jongenperiode, en veel soorten voeren hun jongen alleen ongewervelden. Ook bij obligate insecteneters bestaan er grote verschillen in dieetsamenstelling tussen vogelsoorten.

Bovendien vullen sommige insectivore vogelsoorten hun dieet soms tijdelijk aan met specifieke ongewervelde prooien of met plantaardig materiaal, bijvoorbeeld om voldoende calcium of suikers binnen te krijgen.

De samenstelling van het dieet én de mate waarin vogels aanvullingen op dit dieet kunnen bemachtigen, is zowel afhankelijk van de manier waarop ze (kunnen) jagen als van de kans om een specifieke prooien tegen te komen in hun habitat. Zo zullen vogels die veel op de bodem foerageren, zoals Roodborsten, minder in aanraking komen met hoog in de boom levende prooien en zullen in de lucht jagende vogels naar verwachting minder vaak verscholen of niet-bewegende prooien bemachtigen. De foerageertechniek en de lichamelijke of gedragsbepalende aanpassingen daarvoor, zijn daarom een belangrijke factor voor de mogelijkheden per vogelsoort om hun dieet samen te stellen en indien nodig aan te vullen.

Bemachtigen van kalkrijke prooien

Aangezien het dieet van zangvogels, met in het bijzonder insectenetende vogels, doorgaans niet voldoende calcium bevat om eischalen te kunnen produceren (Graveland & van Gijzen 1994), worden veel insecteneters genoodzaakt om gericht extra calciumbronnen uit hun omgeving te bemachtigen. De mate waarin vogels hun dieet moeten aanvullen met calciumrijk voedsel is afhankelijk van de hoeveelheid calcium die vogels uit hun standaard dieet kunnen opnemen, hoewel calcium ook in niet-verzuurde systemen doorgaans sterk beperkt beschikbaar is (Graveland & Drent 1997). Welk type calciumbronnen een vogel als aanvulling kan gebruiken, is afhankelijk van de foerageertechniek van de betreffende vogel, de trefkans en de verwerkingstijd van dergelijke prooien en het calciumgehalte daarvan. Zo maken bijvoorbeeld enerzijds Koolmezen en Graspiepers gebruik van dierlijke calciumbronnen als huisjesslakken (Graveland *et al.* 1994, Bureš & Weidinger 2000) of uit niet-dierlijke bronnen als schelpgruis of grit (Van den Burg 2019). Anderzijds lijken gerichte insectenjagers in de lucht, zoals Bonte Vliegenvangers, en soorten als Winterkoning en Roodborst zich te beperken tot (bewegende) dierlijke calciumbronnen, zoals pissebedden en miljoenpoten (Bureš & Weidinger 2003).

Los van de foerageertechniek en habitat kan ook de verwerking van het standaard dieet de calciumbehoefte bepalen: een plantaardig of omnivoor dieet vergt een sterke spiermaag met grit om het voedsel efficiënt te kunnen vermalen (Gionfriddo & Best 1999). Dergelijke vogels, zoals Boerenwaluw, zijn standaard op zoek naar stenen /grit, welke vaak ook calcium bevatten (Turner 1982). Het bijkomende effect van grit en stenen als calciumbron zou de extra calciumbehoefte kunnen beperken (Davies 1977). Vogels die grit en stenen eten, herkennen wellicht gemakkelijker niet-dierlijke calciumbronnen en kunnen daarvan profiteren, in tegenstelling tot vogels die hun calcium enkel uit dierlijk voedsel halen en geen gebruik lijken te maken van andere calciumbronnen (Bonte Vliegenvangers; Bureš & Weidinger 2003).

Niet alle insectivore zangvogelsoorten kunnen even gemakkelijk uitwijken naar andere prooien wanneer bepaalde insectengroepen schaars zijn geworden, bijvoorbeeld door hoge stikstofdepositie. Dit geldt ook voor de calciumbronnen in het dieet. Als prooien die echt nodig zijn in het menu schaars worden, neemt aanvankelijk de zoektijd toe, wat een verminderd reproductief succes tot gevolg kan hebben.

Foerageerstrategie

Insectenetende vogels die prooien vliegend bemachtigen, zoals vliegenvangers, zullen naar verwachting meer energie moeten investeren in hun foerageerstrategie dan vogels die voornamelijk lopend foerageren (Schmidt-Nielsen 1972, Bautista *et al.* 2001). De energiekosten om een prooi te vangen ten opzichte van wat een prooi aan energie oplevert, kunnen sterk verschillen (vergelijk een 'sit-and-wait' insectenjager in vlucht met een gericht zoekende omnivoor in alle lagen van het bos met de verscheidenheid aan prooien die daarbij hoort). Vogelsoorten hebben aanpassingen om hun jachttechniek te kunnen uitoefenen, zoals vleugelvorm, vliegspierontwikkeling of bekbreedte (Eckhardt 1979), die van invloed zijn op de efficiëntie van hun strategie.

Reproductie strategie

Er bestaan grofweg twee strategieën om een broedsel voort te brengen: 'capital breeders' sparen voorafgaand aan de reproductie reserves op om de energie voor hun voortplanting te bekostigen, terwijl 'income breeders' hun voedselopname kort voorafgaand en tijdens de reproductie aanpassen aan de extra benodigde energie voor reproductie (Jönsson 1997). De hoeveelheid energie die in een legsel moet worden geïnvesteerd en de tactiek die een vogelsoort gebruikt om te reproduceren (income vs capital) zijn van invloed op de benodigde energie in het voortplantingsseizoen. Een manier om grofweg de relatieve benodigde hoeveelheid energie voor het legsel uit te drukken is door bijvoorbeeld de totale legselmassa (aantal eieren x eimassa) ten opzichte van de lichaamsmassa van het vrouwtje te bepalen.

Hoewel vogels verschillende strategieën hebben om eieren te produceren, moeten bijna alle vogels hun jongen grootbrengen als 'income breeder'. Het is daarom des te belangrijker dat vogels ook aan de energiebehoefte van hun jongen kunnen voldoen met wat ze aan voedsel uit hun leefgebied kunnen halen in de jongenperiode. Deze energiebehoefte hangt onder andere af van de benodigde termijn tot de jongen zelfstandig kunnen foerageren (nestvlinders of nestblijvers, lengte van de nestperiode) en de daarmee gepaard gaande hoeveelheid voedsel die oudervogels moeten verzamelen om hun jongen mee te kunnen voorzien. Deze behoefte

maakt dat ook een 'capital breeder' niet kan ontsnappen aan een aangetaste habitat- en voedselkwaliteit. Sommige soorten zijn als gevolg van een flexibele reproductiestrategie beter uitgerust om met voedselschaarste om te kunnen gaan dan andere soorten. Op deze manier vormen aanpassingen in de fysiologie van vogels dus ook mogelijke (deel-)verklaringen voor waarom populatietrends tussen soorten verschillen.

Migratie

Migratie naar overwinteringsgebieden kan uiteenlopen van lokale verplaatsing (bijvoorbeeld vanuit het bos naar de stad) tot aan langeafstandsvluchten van duizenden kilometers, die soms non-stop worden uitgevoerd. De afstand die vogels (non-stop) trekken, hangt samen met de hoeveelheid energiereserve die voorafgaand aan of op de route wordt opgeslagen: hoe meer energiereserves meegenomen worden, hoe zwaarder de massa die moet worden getransporteerd, wat het voordeel van zulke energiereserves beperkt. De tijdsdruk die vogels ervaren om van en naar hun broedgebieden te migreren, is bepalend voor de tijd die ze kunnen gebruiken om reserves aan te leggen. De benodigde energie om na aankomst in de broedgebieden direct te starten met het leggen van eieren speelt een rol in de benodigde energiereserve en kan vogels dwingen om na aankomst in het broedgebied in zeer korte tijd hun reserves aan te vullen. Vogels hebben verschillende strategieën om met deze tijdsdruk om te gaan, waaronder fenotypische flexibiliteit (het variëren van bijvoorbeeld orgaanmassa's; Piersma 1998, Piersma *et al.* 1999), het switchen van dieetsamenstelling (o.a. Bairlein & Simons 1995) of de beschikking over morfologische aanpassingen in bijvoorbeeld de vleugelvorm, vliegmodus of borstspieren die een efficiëntere vlucht mogelijk maken.

Locomotie

Verwante vogels, die qua uiterlijk sterk op elkaar lijken, kunnen desondanks sterk verschillen als het gaat om de manier waarop ze voortbewegen en de optimalisaties die daartoe in hun lichaam zijn verankerd. Denk bijvoorbeeld aan een Tapuit en Roodborsttapuit: de één jaagt vooral rennend op de grond, terwijl de ander gespecialiseerd is in vluchten vanuit een uitkijkpost om een prooi te vangen (Moreno 1984). Ook tussen populaties van dezelfde soort (Roodborsttapuit) zijn verschillende jachtvormen bekend, afhankelijk van bijvoorbeeld openheid van het landschap en dichtheid van prooien in combinatie met de energetische kosten van het jagen (Moreno 1984, Pudil & Exnerová 2015). Hoe meer een vogel gespecialiseerd is in een bepaalde manier van voortbewegen, hoe meer moeite het doorgaan zal kosten om daarvan af te wijken. Ook de mate waarin de bouw van een vogel is aangepast aan vliegen, bijvoorbeeld in samenhang met migratie, kan bepalend zijn door het foerageersucces of de mogelijkheden om uit te wijken naar andere foerageerstrategieën. Zo is bekend van Grauwe Vliegenvangers dat zij in afwezigheid van voldoende voorkeursprooien over kunnen gaan tot het actief achterna vliegen van alternatieve prooien (Davies 1977). Mogelijk zijn vogels die minder aangepast zijn aan (behendig) vliegen minder in staat tot het gelijkaardig wisselen tussen jachttechnieken (denk bijvoorbeeld aan Goudhaantjes).

De bouw van een vogel en daarmee gepaard gaande energetische kosten van de locomotie zouden dan ook bepalend kunnen zijn voor de grenzen waarbinnen een vogel kan omgaan met lagere prooidichtheden, lagere voedselkwaliteit of de alternatieven die een vogelsoort tot zijn beschikking heeft om zijn voedsel bij elkaar te krijgen.

Prooiopname

Vogels die leven in hetzelfde gebied en jagen op vergelijkbare prooien, kunnen zeer uiteenlopende methoden hebben om hun prooien te bemachtigen. Een Nachtzwaluw foerageert voornamelijk vliegend, wat veel energie kost (Schmidt-Nielsen 1972), maar heeft een grote snavelopening waarmee snel veel prooien worden gevangen en doorgeslikt of opgeslagen in een krop (Jackson 2009). Een Tapuit daarentegen, kan prooien te voet achtervolgen en uit de ondiepe bodem en vegetatie trekken, maar moet gevangen prooien nog verwerken tot hapklare delen (Dunn *et al.* 2020) en heeft daarvoor een haakje aan de snavelpunt.

In combinatie met de prooidichtheid en -voedingswaarde kan de benodigde energie om prooien te vangen en verwerken bepalend zijn voor vogels om, indien mogelijk, een andere foerageertechniek te kiezen, korter of langer op dezelfde plek te foerageren of een andere verwerkingstijd per prooi te hanteren (gekoppeld aan 'optimal foraging theories'; o.a. Grubb 1979). Zo kan een Kleine Bonte Specht bij schaarste aan grote prooien overschakelen op bladluizen die van twijgen worden 'geritst'. Bijvoorbeeld Koolmezen beheersen deze prooiopnametechniek niet en zijn tijdens het grootbrengen van de jongen veel afhankelijker van grotere prooitypen.

De mate waarin een vogelsoort gespecialiseerd is in een bepaalde manier van foerageren en verwerken van prooien kan heel voordelig werken als de omstandigheden goed zijn, maar dezelfde specialisatie kan de flexibiliteit beperken bij sterke veranderingen van type prooien, prooidichtheden of voedselkwaliteit. Grauwe Klauwieren kunnen bijvoorbeeld heel goed grote prooien vangen en verwerken (haaksnavel) maar brengen daardoor ook maar één prooi per voedselvlucht naar het nest. Wanneer grote prooien ontbreken hebben klauwieren niet de mogelijkheid om op kleine prooien terug te vallen: ze moeten dan te vaak naar het nest vliegen, waardoor het energetisch niet uit komt (Kuper *et al.* 2000). Op deze manier zijn aspecten van de bouw, gedrag en broedbiologie volledig met elkaar verweven.

De prooiopname verschilt sterk tussen soorten vogels. Daardoor ervaren insectivore vogels, ook al leven ze in hetzelfde gebied, een heel ander voedselaanbod. Dit geldt net zo voor variatie in de manieren waarop vogels hun leefgebied exploiteren, ook al leven ze in hetzelfde gebied. Het ligt voor de hand dat wanneer bepaalde prooitypen toe- of afnemen of wanneer habitatkenmerken veranderen, verschillen in de exploitatie van het habitat ertoe kunnen leiden dat de ene vogelsoort vooruit gaat en een andere achteruit.

Maag-darmstelsel

De beschikbaarheid van (essentiële) aminozuren voor fauna wordt in veel ecosystemen veranderd door een overmaat aan stikstof als gevolg van een verstoorde balans tussen stikstof en andere nutriënten in planten. Deze verstoorde balans werkt door tot in hogere niveaus in de voedselketen, zoals in Koolmezen en Sperwers (Siepel *et al.* 2009, Van den Burg *et al.* 2018), maar en studies naar de invloed van door stikstofdepositie veranderde aminozuursamenstelling zijn tot op heden schaars, en de kennis over de werkingsmechanismen is vooralsnog onvolledig (Vogels *et al.* 2023). De effecten van een beperkte aminozuurbeschikbaarheid op een vogel zijn in de eerste plaats afhankelijk van de efficiëntie waarmee een vogel het voedsel kan verteren, met name de mate waarin eiwitten

uit de prooien in voldoende mate door proteasen kunnen worden verknipt tot afzonderlijke aminozuren. De verteringsefficiëntie hangt voornamelijk af van de omvang van de verteringsorganen, waarbij de lengte van de dunne darm positief gecorreleerd is met verteringsefficiëntie (Barton & Houston 1993). Sommige vogels kunnen wat betreft hun energie typische 'income breeders' zijn, terwijl ze voor bepaalde aminozuren (deels) als 'capital breeder' kunnen functioneren. Mogelijk kunnen vooral grotere soorten door eigen spiermassa te metaboliseren tekorten aan schaarse essentiële aminozuren opvangen. Doorgaans geldt dat vogels met een plantaardig dieet over een relatief lange dunne darm beschikken (Al-Dabbagh *et al.* 1987). Bij herbivoren is voornamelijk de hoeveelheid aanwezige vezels in het voedsel bepalend voor de benodigde darmlengte, waarbij een langere darmlengte samengaat met langere verblijfsduur van het voedsel in de darm en daarmee een efficiëntere vertering tot gevolg heeft (Barnes 1985). Ook bij carnivoren bestaat een verband tussen darmlengte en verteringsefficiëntie (Barton & Houston 1993, Bijlsma & Piersma 2002). Ondanks deze verbanden is de darmlengte van vogels zeer variabel, ze hangt onder andere samen met het formaat van de vogel, de dieetsamenstelling, de wijze waarop voedsel wordt bemachtigd en eventuele migratie, waarbij massabesparing door bijvoorbeeld een kort verteringssysteem een rol speelt (Barton & Houston 1993).

Sommige vogels beschikken over functionele blindzakken, ook wel caeca genoemd, waarin door aanwezige bacteriën voedsel wordt gefermenteerd en uiteindelijk opneembaar wordt gemaakt. Blindzakken komen veelal voor in vogelfamilies met een zeer vezelrijk, plantaardig dieet, zoals (ruigpoot)hoenders en ganzen (McLelland 1989, Svihus *et al.* 2013) en zijn over het algemeen afwezig of zeer matig ontwikkeld bij zaad- of insecteneters, waaronder zangvogels (Svihus *et al.* 2013). Echter, functionele blindzakken worden ook in bepaalde vlees, insecten- of visetende vogels aangetroffen, zoals in Nachtzwaluwen, steltlopers en uilen (in tegenstelling tot bijna alle dagroofvogels; McLelland 1989). Van onder andere uilen is bekend dat urinezuur, uitgescheiden door de nieren, in de blindzakken door bacteriën in aminozuren wordt omgezet (Clench & Mathias 1995, Van den Burg 2009, 2021).

Afgezien van de verteringsefficiëntie is het formaat van de maag (en eventueel krop), waarin voedsel aanvankelijk wordt opgeslagen, gekoppeld aan de hoeveelheid voedsel dat kan worden getransporteerd. Voor vogels die hun voedsel vermalen in de maag kan de omvang van de klier- en de spiermaag bijdragen aan de snelheid waarmee of de mate waarin voedsel efficiënt vermalen kan worden. Zo is bekend dat vogels met een vezelrijk dieet meer maalbewegingen moeten maken en daarom doorgaans over een zwaardere spiermaag beschikken (Piersma *et al.* 1993, Fritz *et al.* 2011). Insecteneters beschikken doorgaans ook over een goed ontwikkelde spiermaag (Schwenk & Rubega 2005), die nodig is om harde insectenpanters te kunnen vermalen. Insectenetende vogels lijken een relatief grotere kliermaag te hebben dan vogels met een ander dieet (Siddique 2017). Hiermee worden enzymen geproduceerd om eiwitrijke insecten te verteren en biedt vogels de mogelijkheid om een groter deel van het voedsel in de kliermaag te verteren, waardoor ze mogelijk een minder lange darm nodig hebben om voedsel efficiënt te verteren. Daarnaast kan een relatief grote kliermaag en/of spiermaag voordelen bieden voor insectenetende vogels als ze daardoor een groter prooienspectrum aankunnen.

Vogels die beschikken over een efficiënter verteringsstelsel, bijvoorbeeld door de aanwezigheid van blindzakken, een langere darm of een sterkere maag, zijn waarschijnlijk

beter uitgerust om te functioneren in aangetaste systemen met verstoorde nutriëntenbalansen of verminderd prooiaanbod. Soorten die van nature leven in omstandigheden waarvoor de kosten die geassocieerd zijn met het hebben van een dergelijk uitgerust verteringsstelsel niet opwegen tegen de baten, zullen veel van deze aanpassingen in het verteringsstelsel niet hebben. Deze soorten zullen naar verwachting dan ook eerder negatieve populatietrends laten zien als habitats worden aangetast als gevolg van stikstofdepositie.

Lever

Via de bloedstroom worden in de darm opgenomen aminozuren getransporteerd naar de lever, waar deze omgezet worden in andere aminozuren en eiwitten, die op hun beurt als bouwstenen voor het lichaam of eieren dienen (White 1991). De omvang van de lever is zeer waarschijnlijk gecorreleerd met de snelheid en/of mate waarin deze aminozuromzettingen plaats kunnen vinden. Bij langeafstandtrekkers als Kanoeten is bijvoorbeeld bekend dat levers in enkele weken tijd bijna verdubbelen in massa, zodat in zeer korte tijd en met hoge efficiëntie voedingsstoffen omgezet kunnen worden in vet, eiwit en glycogeen als reserve voor de lange migratietocht (Piersma *et al.* 1999). Toename van het levergewicht treedt ook op bij sperwervrouwtjes in de periode voor de eileg (Van den Burg 2000), mogelijk om de aminozuursynthese ten behoeve van de eiproductie te bevorderen.

Vogels met (voortdurend of tijdelijk) grote levers hebben de mogelijkheid om extra nutriënten om te zetten en op te slaan. Cruciaal is echter de beschikbaarheid van essentiële voedingsstoffen, ofwel de bestanddelen die de vogel niet zelf kan maken, maar welke per se in het voedsel aanwezig moeten zijn. Als dit aspect geen beperkende limitaties kent, kan een grote lever sterk bijdragen aan bijvoorbeeld de opvetsnelheid, de hoeveelheid voedingsstoffen per ei en de eilegfrequentie. Zo is te verwachten dat voor soorten met een relatief kleine lever (ten opzichte van de lichaamsmassa) geldt dat de samenstelling van het voedsel meer overeen moet komen met de samenstelling van het ei om efficiënt eieren te kunnen produceren (er zijn dan minder omzettingen nodig). Aantasting van de voedselkwaliteit waarbij deze overeenkomst minder wordt, zal bij soorten met een kleine lever sneller haperingen opleveren in de eiproductie. Het is onduidelijk of dit zich daadwerkelijk voordoet.

Skelet als calciumbron in relatie tot eiproductie

Limitatie door calcium bij fauna als gevolg van verzuring door stikstofdepositie is een bekend fenomeen (o.a. Drent & Woldendorp 1989, Graveland 1990; zie ook §3.3). Aangezien de meeste ongewervelden relatief weinig calcium bevatten, gemiddeld veel minder dan gewervelde prooien of dan planten, zullen herbivore en carnivore soorten minder problemen hebben om voldoende kalk binnen te krijgen dan insectvore soorten (Vogels *et al.* 2020). Eventuele calciumlimitatie voor vogels hangt grofweg af van twee factoren: de hoeveelheid benodigde calcium om het lichaam te onderhouden en eieren te produceren in combinatie met de hoeveelheid calcium die kan worden verzameld uit het dieet of uit lichaamsreserves. Hierbij geldt voor alle gewervelde soorten dat er een allometrische verhouding is tussen lichaamsgrootte en aandeel van botweefsel, waarbij grote soorten relatief grotere botten hebben dan kleine soorten, en daarmee ook een relatief grotere kalkbehoefte, maar ook grotere relatieve kalkreserve. Daarnaast vergt de productie van eieren in korte tijd een enorme

hoeveelheid calcium voor vogels; minstens 10-15 maal zoveel per dag als zoogdieren of reptielen tijdens de reproductie (Simkiss 1967a, 1967b): het complete legsel van veel kleine zangvogels bevat meer calcium dan in het gehele skelet van het broedende vrouwtje aanwezig is (Graveland 1995). Vrouwtjes van veel vogelsoorten onttrekken daarom tijdelijk calcium aan delen van hun skelet die sponsbeen bevatten, dat later weer wordt aangevuld met calcium uit het dieet (Taylor 1970, Canoville *et al.* 2019).

Vogelsoorten die standaard miljoenpoten, pissebedden of andere calciumrijke prooien in hun dieet hebben, lijden normaal gezien niet aan calciumtekorten (Graveland & Berends 1997). Echter, het dieet van insectenetende vogels bevat doorgaans niet voldoende calcium om eischalen mee te kunnen produceren (Graveland & van Gijzen 1994). Voor broedparasieten (bijvoorbeeld Koekoek) geldt dit mogelijk in extreme zin, gezien de grote aantallen eieren die broedparasieten doorgaans produceren (Holford & Roby 1993), waarbij het opeten van eieren van de gastheer – in plaats van simpelweg verwijderen – hier voor een deel aan kan bijdragen. De fors teruggedrongen dichtheden van met name landslakken in Nederlandse bossen gedurende eind vorige eeuw (Graveland *et al.* 1994, Graveland & van der Wal 1996) maakt de zoektocht naar calciumbronnen in de eilegfase naar verwachting alleen maar een grotere uitdaging voor insectenetende vogels.

De dagelijkse hoeveelheid benodigde calcium voor de eiproduktie hangt af van het aantal eieren dat geproduceerd wordt, de tijd tussen het produceren van eieren en de omvang (schaalmaat) van de eieren. De hoeveelheid calcium die daarvoor kan worden aangesproken, is afhankelijk van het dieet (inclusief specifieke, calciumrijke prooien of grit) en de skeletreserves die kunnen worden aangesproken en bijgevuld. De mogelijkheden van vogels om calcium te onttrekken aan hun skelet, deze reserves weer op te vullen vanuit hun dieet en de mate waarin ze daarvoor van hun standaard dieet moeten afwijken, zijn daarom bepalend voor het kunnen produceren van voldoende en kwalitatief goede eischalen.

Een andere wijze van calciumtekort is zogenaamde indirecte calciumlimitatie als gevolg van aanwezige gifstoffen in vogels (Reynolds *et al.* 2004, Thompson 2010). Het gaat hier om bijvoorbeeld zware metalen als aluminium en cadmium in sterk verzuurde gebieden of DDT (met name roofvogels & visetende soorten). Giftige kationen kunnen hierdoor opstapelen en weefsels beschadigen, waardoor calciumopname in de darmwand kan worden gehinderd (Thompson 2010). Vogelsoorten die vatbaarder zijn voor het binnenkrijgen van dergelijke gifstoffen, zouden een grotere kans kunnen lopen op deze vorm van calciumlimitatie. Andersom mitigeert voldoende Ca beschikbaarheid de stress van zware metalen (zie §3.3).

De noodzaak om lichaamsmassa te beperken, bijvoorbeeld om efficiënt te kunnen vliegen, brengt een bepaalde vorm en structuur van skeletonderdelen met zich mee. Zo zijn veel vogelbeenderen relatief zwaar, maar door hun vorm relatief erg stevig en klein (licht) vergeleken met bijvoorbeeld zoogdieren (Dumont 2010). De mate waarin calcium kan worden opgeslagen in en/of onttrokken aan het skelet, hangt daarom mogelijk samen met de relevantie van efficiënt vliegen voor een soort. Anderzijds zouden skeletaanpassingen die samenhangen met bepaald gedrag (lange pootbeenderen bij rennende vogels of lange vleugelbeenderen bij zwevende vliegers) een extra mogelijkheid voor calciumopslag mogelijk kunnen maken. Hoe meer calcium kan worden onttrokken aan het skelet, hoe kleiner de noodzaak wordt om calcium uit het dieet te moeten halen om aan de calciumbehoefte tijdens

eilig te voldoen. Dit zou meer ruimte kunnen bieden om met bijvoorbeeld afgenomen dichtheden van calciumbronnen om te gaan.

3.6 Bouwstenen voor hypothesevorming

In hoofdstuk 4 worden hypothesen getoetst over de verschillen in populatiedichtheden en -trends van broedvogels tussen verschillende leefgebieden en binnen hetzelfde type leefgebied. Deze hypothesen zijn enerzijds opgebouwd uit de combinatie van eigenschappen en gedrag van soorten en anderzijds de gevoeligheid van het betreffende habitatype voor verhoogde stikstofdepositie (verzuring en vermisting). Met de beschikbare dataset kunnen niet alle hypothesen worden getoetst; in § 4.1 zijn de beperkingen van de dataset uitgewerkt en zijn de wél toetsbare hypothesen geformuleerd. Bij het opstellen van de hypothesen is gebruik gemaakt van onderstaande bouwstenen die uit het literatuuronderzoek naar voren kwamen.

Insectenetende vogelsoorten zijn gevoeliger voor gebrek aan kalk dan veel andere diersoorten. Ten eerste bevatten de meeste ongewervelden gemiddeld weinig calcium vergeleken met gewervelde prooi-soorten en planten(zaden). Herbivoren en carnivoren hebben naar verwachting minder moeite met inname van voldoende calcium dan insectivore soorten. Daarnaast hebben vogels relatief weinig botmassa in relatie tot het totale lichaamsgewicht om voldoende vliegvermogen te behouden. Hierdoor hebben zij weinig kans om kalk op te slaan en weer te hergebruiken ('capital breeder strategie').

Voor alle dier- en plantensoorten geldt dat specialisten, die zijn aangepast op specifieke uitdagingen en kansen in een leefgebied, meer moeite hebben met veranderingen in hun leefomgeving dan generalisten, die vaak eigenschappen hebben om juist onder verschillende condities te overleven en reproduceren. Dit lijkt geldt ook voor de effecten van verzuring en vermisting als gevolg van verhoogde N-depositie. Soorten die in een specifiek habitat leven en daar een gespecialiseerd dieet kennen, hebben vaak meer moeite om met veranderingen in voedselaanbod om te gaan dan generalisten. Uiteraard is dit een versimpeld beeld; in werkelijkheid hebben we vrijwel altijd te maken met optimumcurves. Bij een matig verhoogde stikstofdepositie kunnen positieve veranderingen (zoals een toename van de abundantie van specifieke prooigroepen of een toename van de totale biomassa van prooien) het voedselaanbod zelfs verhogen, waarna pas bij een verdere toename van de depositie een afname van de beschikbaarheid plaatsvindt door verzuuring of uitloging van de bodem. Omdat de stikstofdepositie in Nederland al decennia lang erg hoog is, wordt er in deze analyse vanuit gegaan dat de situatie in veel gevallen voorbij het optimum ligt. Verschillen in bodemgesteldheid (rijkere, beter gebufferde bodems versus arme, al decennialang sterk verzuurde bodems) van leefgebieden zullen echter nog steeds sterk bepalend zijn voor de positie in dit traject. Het is bij alle analyses de vraag in hoeverre effecten van verhoogde stikstofdepositie onderscheiden kunnen worden van andere stressfactoren zoals klimaatverandering en versnippering, verlies van geschikt habitat en veranderingen in natuurbeheer. Ook die veranderingen zullen specialisten immers harder raken dan generalisten. Voor zover mogelijk worden deze overige factoren meegenomen in de analyses. Met betrekking tot verzuring en calciumgebrek kunnen uit de literatuur de volgende bouwstenen worden geëxtraheerd:

Verzuring/kalkgebrek

- Kalk is onder natuurlijke omstandigheden vaak al limiterend voor broedvogels gedurende het broedseizoen; door verzuring neemt deze limitatie verder toe en leidt dit tot verminderde reproductie (meer mislukte nesten (dunnere eischal)/ kleinere legfels / latere legfels / kleinere nakomelingen).
- Kalkgebrek treedt sterker op in verzuringsgevoelig leefgebied (bodems met een laag gehalte aan calcium en andere mineralen) dan in meer gebufferd leefgebied.
- Kalkgebrek treedt sterker op bij een hoge en/of langdurige N-depositie, en een hoge en/of langdurige S-depositie in het verleden waarvan de erfenis nog in de bodemkwaliteit is terug te meten.
- Vogelsoorten met een grote homerange – en dus een groot zoekgebied met meer landschappelijke variatie - hebben minder kans op kalkgebrek dan vogelsoorten met een kleine homerange.
- Vogelsoorten met een smal dieet (specialisten) lopen een grotere kans om specifieke nutriënten (bijv. kalk) te missen in hun dieet dan vogelsoorten met een breed dieet (generalisten/opportunisten).
- Vogelsoorten met een hoge relatieve reproductie-investering (grote totale legselgrootte ten opzichte van hun eigen lichaamsgewicht) kennen een hoge 'gepiekte vraag' naar kalk in het seizoen en hebben eerder last van kalkgebrek dan soorten met kleine legfels.
- Vogelsoorten die nutriënten kunnen 'opsparen' voorafgaand aan het broedseizoen (capital breeders) zijn minder gevoelig dan vogelsoorten die vlak voor en tijdens het broedseizoen alle nutriënten moeten verzamelen (income breeders). Capital breeders zijn vaak soorten met een relatief zwaar skelet waaruit calcium kan worden gehaald.
- Langeafstandtrekkers onder vogels hebben veelal lichtere botten dan standvogels, hebben daardoor lagere calcium reserves en zijn daardoor gevoeliger voor effecten van verzuring.

Met betrekking tot veranderingen – veelal een afname – van de biomassa aan ongewervelde prooien kunnen uit de literatuur de volgende bouwstenen worden geëxtraheerd:

Beschikbaarheid van voldoende biomassa aan ongewervelden

- Vanwege verruiging ondervinden vogelsoorten die afhankelijk zijn van bereikbaarheid van prooien in of op de bodem eerder voedselgebrek dan vogelsoorten die in de vegetatie, dood hout of uit de lucht prooien vangen.
- Vogelsoorten die afhankelijk zijn van grote prooien ondervinden eerder problemen dan vogelsoorten die (ook) kleine prooien voeren aan hun jongen.
- Vogelsoorten met een smal dieet (specialisten) zijn gevoeliger voor voedselgebrek dan soorten met een breed dieet, omdat ze vaak afhankelijk zijn van piekmomenten van deze prooigroepen en niet eenvoudig kunnen overstappen op alternatieve prooien.
- Vogelsoorten met één legsel per jaar (en niet of nauwelijks vervollegsels na verloren gaan van nest) zijn gevoeliger voor voedselgebrek dan vogelsoorten met meerdere legfels per jaar.
- Vogelsoorten met een (lange) trekroute hebben grotere kans om de voedselpiek (optimaal aanbod) te missen als gevolg van N-depositie en klimaatverandering dan standvogels en korte-afstand trekkers. Dit effect is het grootste in loofbossen en iets rijkere graslanden die een korte, gesynchroniseerde ontwikkeling van bladgroen kennen.
- Het voedselaanbod in de vorm van herbivore ongewervelden (m.n. rupsen) stijgt bij een licht verhoogde/kortdurende N-depositie door verbetering voedselkwaliteit, maar neemt juist af bij hoge en lang aanhoudende N-depositie; dit effect is het sterkste in arme, verzuringgevoelige leefgebieden.

4 Effecten van N-depositie op broedvogels: soorteigenschappen en terreincondities

4.1 Te toetsen hypothesen

Op basis van de literatuurstudie (hoofdstuk 3) zijn er hypothesen opgesteld over de effecten van stikstofdepositie op insectenetende vogels. Deze hypothesen betreffen een combinatie van 1) de mate van stikstofdepositie (cumulatief over de onderzoeksperiode 1990-2020), 2) de gevoeligheid van de bodem voor verzuring (buffercapaciteit) en 3) eigenschappen van vogelsoorten die de soort gevoeliger of minder gevoelig maakt voor een afname van (kalkrijke) prooien. De hypothesen en methode van toetsing, zijn hieronder uitgewerkt.

Eigenschappen van het gebied; stikstofdepositie en buffercapaciteit

Met betrekking tot gebiedseigenschappen zijn de volgende hypothesen opgesteld:

- A. Op bodems met een laag gehalte aan calcium en andere mineralen (zwak gebufferde bodems) treden sterkere effecten op dan in leefgebied met veel beschikbare mineralen (goed gebufferde bodems).
- B. Bij een hoge en langdurige N-depositie (huidig en historisch) gaan soorten harder achteruit en/of hebben een lagere dichtheid dan bij een lage N-depositie. Dit is een mogelijke reden dat soorten in het noorden van Nederland een relatief gunstigere trend kennen dan dezelfde soorten in zuid Nederland (zie hoofdstuk 2).

Afgezien van de mate van N-depositie en de buffercapaciteit van de bodem zullen er ook andere factoren zijn die de dichtheid en trend van broedvogels bepalen, zoals hoeveelheid neerslag, gemiddelde temperatuur, ouderdom van het bos, soortensamenstelling van bossen, etc. Om deze effecten te kunnen scheiden van effecten van N-depositie is het nodig om deze factoren mee te nemen in de analysemethodiek (zie §4.2 voor de gehanteerde werkwijze).

Eigenschappen van vogelsoorten

Afhankelijk van hun ecologische eigenschappen wordt verwacht dat vogelsoorten meer of juist minder problemen ondervinden met hun kalkvoorziening, wanneer stikstofdepositie leidt tot verzuring van de bodem en een afname van kalkrijke prooien. Hetzelfde geldt voor het vergaren van voldoende voedsel wanneer verhoogde stikstofdepositie leidt tot een lagere abundantie of een verminderde beschikbaarheid van prooidieren. Van vogelsoorten die wel problemen ondervinden van stikstofdepositie wordt verwacht dat deze een lagere dichtheid hebben en/of een negatievere trend kennen dan vogelsoorten met andere eigenschappen die geen problemen ondervinden van verhoogde stikstofdepositie. Dit effect op dichtheid en/of trend zal sterker zijn in gebieden die gevoelig zijn voor verzuring en vermesting (hypothese A) en ook sterker zijn wanneer er sprake is van een hoge en langdurige N-depositie (hypothese B). Met betrekking tot deze eigenschappen zijn de volgende hypothesen opgesteld:

1. Soorten met een kleine homerange zijn gevoeliger dan soorten met een grote homerange, doordat ze minder oppervlak en minder terreinvariatie beschikbaar hebben om kalkrijke prooien te vinden, en omdat ze minder goed in staat zijn om suboptimaal habitat te compenseren door een groter foerageergebied te gebruiken.
2. Soorten die gespecialiseerd zijn op kalkrijke prooien zijn gevoeliger dan soorten die niet gespecialiseerd zijn, omdat ze bij verzuring onvoldoende kalkhoudende prooien aantreffen. Soorten die meer zaden dan ongewervelden voeren aan hun jongen (hier als contrasterende groep meegenomen) zijn ongevoelig voor verhoogde N-depositie.
3. Soorten met hoog relatief kalkgewicht in legsel het legsel (ei-oppervlak x dikte x aantal eieren / lichaamsgewicht vrouwtje) zijn gevoeliger dan soorten met een relatief laag kalkgewicht in het legsel, doordat de kalkbeschikbaarheid te laag wordt voor voldoende eieren en/of voldoende dikke eischalen.

4. Soorten met een snelle ontwikkeling van de nestjongen - gecorrigeerd voor aantal jongen in het nest – zijn gevoeliger dan soorten met een tragere ontwikkeling van de jongen, omdat er een tijdelijk hoge piekbehoefte aan kalk is voor de opbouw van het skelet.
5. Soorten die op open bodem foerageren zijn gevoeliger voor afname van prooibeschikbaarheid (zichtbaarheid en bereikbaarheid) door verruiging dan soorten die elders foerageren.
6. Soorten die op grote ongewervelden foerageren zijn gevoeliger dan soorten die op kleinere ongewervelde prooien foerageren, aangezien vermeting via koeler microklimaat leidt tot afname van grote prooien met lange ontwikkeltijd van ei en/of larve.
7. Soorten die gespecialiseerd zijn op specifieke prooigroepen (vlinderrupsen, bladluizen, mieren, Zwarte vliegen, etc.) zijn gevoeliger dan vogelsoorten zonder specialisatie, omdat er een kans is dat verhoogde N-depositie een specifieke prooigroep sterk doet afnemen.

In Tabel 4-1 zijn de eigenschappen weergegeven die als onafhankelijke variabelen zijn gebruikt in de analyse om bovenstaande hypothesen te testen. In Bijlage 5 zijn onderliggende eigenschappen en bronnen gegeven.

Tabel 4-1. Variabelen die in de modellen gebruikt zijn voor de toetsing van de hypothesen over de invloed van sorteigenschappen van vogelsoorten op de gevoeligheid voor stikstofdepositie.

Table 4-1. Variables used in models to test the different hypotheses on the effect of species traits on the sensitivity of species to changes in nitrogen deposition.

Hypothese	Variabelen	Type variabele	Type variabele	Verklaring
A	Soiltype	Continuous	Continuous	Gemiddelde verzuringsgevoeligheid bodem binnen een afgebakende telplot.
B	NdepCum	Continuous	Continuous	Totale cumulatieve N-depositie periode
1	TerSize / TerVarSize	Semi scalar	Semi scalar	Gemiddelde territoriumgrootte van een soort, waarbij variatie in territoriumgrootte initieel als interactie meenemen.
2	CaSensitivity	Semi scalar	Semi scalar	0=ongevoelig (zaadeter), 1=vrij gevoelig (zoekt actief naar ca rijke prooi), 2=gevoelig (moet aanvullen maar geen literatuur bekend over aard en mate van aanvulling), 3=gevoelig, want Ca rijke prooien nemen substantieel deel van het dieet in
3	MassRelEggThick * CaInvIndex	Continuous	Continuous	Berekend: eischaaldikte/eimassa*gemiddelde clutch grootte*aantal legsels per jaar/gewicht vrouwtje
4	RelNestGrowth	Continuous	Continuous	Benaderd: FemWeight/nestDuration*MeanClutchSize
5	ForLoc	Nominal	Nominal	Foerageerlocatie: bodem wel/niet
6	PreySize	Semi scalar	Semi scalar	Klassen uit literatuurstudie: 0-5 kleinst - grootst
7	PreySpec	Yes/No	Yes/No	Uit literatuurstudie; specialisatie op 1 specifieke prooigroep (mieren, bladluizen, slakken, etc.)

Daarnaast zijn er eigenschappen waarvan weliswaar verwacht wordt dat deze invloed hebben op de gevoeligheid voor hoge N-depositie, maar die niet konden worden meegenomen in de analyses, omdat er a) geen of te weinig informatie over voorhanden is of b) omdat ze sterk correleren met eerder beschreven eigenschappen:

- Vogelsoorten met een hoge relatieve reproductie-investering (grote totale legselgrootte ten opzichte van hun eigen lichaamsgewicht) kennen een hoge 'gepiekte vraag' naar kalk in het seizoen en hebben eerder last van kalkgebrek dan soorten met kleine legsels.
- Vogelsoorten die nutriënten kunnen 'opsparen' voorafgaand aan het broedseizoen (capital breeders) zijn minder gevoelig dan vogelsoorten die vlak voor en tijdens het broedseizoen alle nutriënten moeten verzamelen (income breeders). Capital breeders zijn vaak soorten met een relatief zwaar skelet waaruit calcium kan worden gehaald; deze soorten hebben

echter ook relatief een grotere botmassa en dus een grotere kalkbehoefte om het eigen lichaam in stand te houden.

- Langeafstandtrekkers onder vogels hebben veelal lichtere botten dan standvogels en zijn daardoor gevoeliger voor effecten van verzuring.

4.2 Analysegegevens en -methoden

Stikstofdepositie

De stikstofdepositie is gekwantificeerd door de totale *cumulatieve* stikstofbelasting van NO_x en NH_x over de periode 1981-2021 te bepalen per studiegebied.

Buffercapaciteit van de bodem

Om de buffercapaciteit van de bodem te karakteriseren is een geclassificeerde kaart gemaakt met klassen 1 t/m 5 (weinig naar veel buffering), gebaseerd op de Bodemkaart van Nederland. Per monitoringplot is uit de data van deze kaart een gewogen gemiddelde buffercapaciteit berekend. Hierdoor wordt rekening gehouden met het proportioneel deel (oppervlakte) van elke bufferklasse in de plots. Aangezien de hieruit berekende buffercapaciteit significant verschilde tussen proefvlakken die zijn toegewezen aan heide of aan bos (Figuur 4-2. 2), is er voor gekozen om de plots gezamenlijk te analyseren, maar ook opgesplitst tussen heide en bossen. Bij deze opsplitsing is een deelselectie van daaraan geassocieerde broedvogels gemaakt. Kunstmatig aangereikte bodems (antropogene buffering) zijn buiten beschouwing gelaten, omdat de mate van buffering daarvan onduidelijk is.

Bioklimatologische variabelen

De broedvogeldichtheden en -trends worden door veel meer variabelen bepaald dan enkel bodemtype, begroeiingstype en mate van stikstofdepositie. Om deze covariërende invloed mee te nemen in de analyses, maar tegelijkertijd het aantal benodigde parameters in het model te minimaliseren, zijn 15 bioklimatologische variabelen eerst gebruikt in een PCA analyse (Figuur 4-1). Vervolgens zijn de eerste twee assen van deze PCA-analyse, die samen het allergrootste deel van de variantie tussen gebieden verklaren, gebruikt als verklarende 'proxy-variabelen' voor de bioklimatologische effecten op de model-uitkomsten.

Terreinvariabelen

De volgende ploteigenschappen zijn als covariabelen toegevoegd aan de analyse:

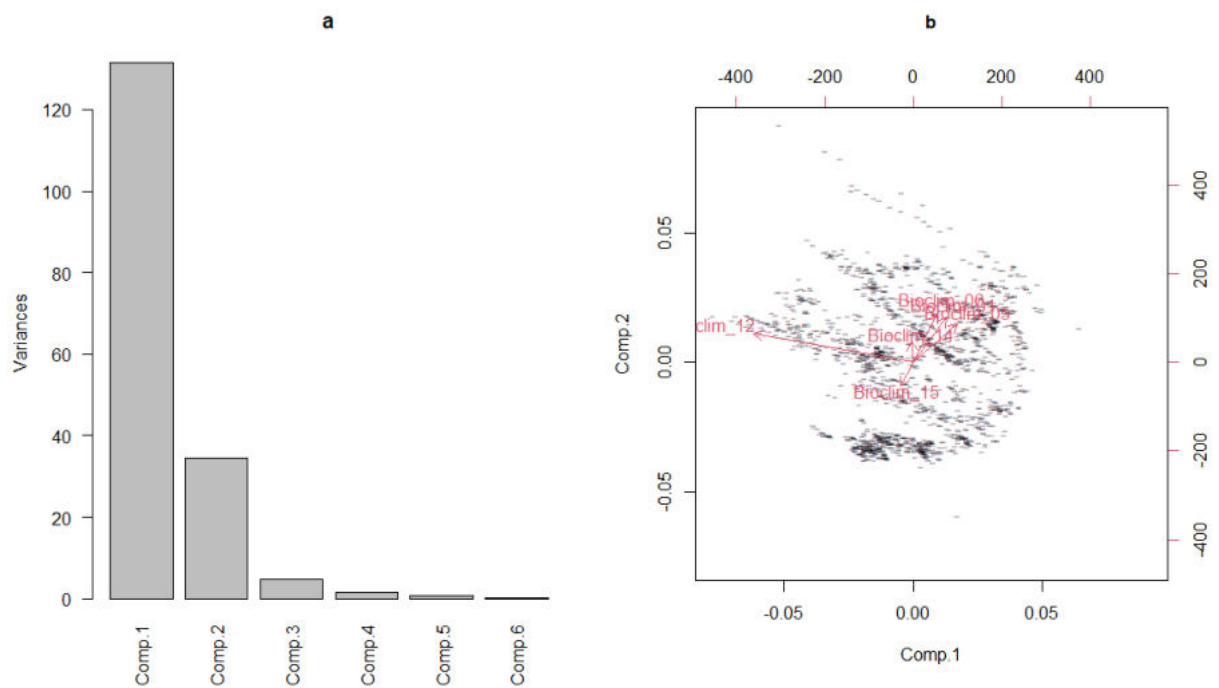
- Oppervlakte plot (ha)
- Oppervlakte bos (met onderscheid naar loofbos, naaldbos en gemengd bos), open zand en hei volgens de top10-kaart van 2006 en 2021 (ha)
- Aandeel bos en heide in de omgeving van het plot (3x3 km) (%)
- Oppervlakte oude bosgroeiplaatsen: oppervlakte bos uit 1900 en oppervlakte oude bosgroeiplaats uit 1850 (ha)
- Gemiddelde boshogte volgens Actueel Hoogtebestand Nederland 1 (m), als proxy voor de leeftijd van het bos
- Spreiding in boshogte (verschil tussen minimale en maximale boshogte) (m), als proxy voor de variatie in bosleeftijd

- Aandeel hoofdboomsoorten volgens 4^e bosstatistiek (eik/beuk, populier/es, wilg/els, den, spar) (%)
- Afstand tot dichtstbijzijnde bebouwing (m)
- Grondwater: gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand (cm)
- Bodem: Oppervlak zand/geen zand en aandeel zandbodem
- Totaal aandeel heide en bos volgens top10 2006 (%).

Voor sommige terreineigenschappen, die (waarschijnlijk) ook van invloed zijn op dichtheden en trends van vogels, konden we binnen het bestek van deze opdracht geen kwantitatieve cijfers achterhalen met voldoende dekking in ruimte en tijd voor de telgebieden, zoals beheerhistorie (o.a. frequentie/intensiteit van dunnen/kappen, plaggen, begrazen, etc.), recreatiedruk, aandeel dood hout en *veranderingen in* bossamenstelling en -leeftijd. Bovendien zijn de gegevens over de samenstelling van het bos en de leeftijdsopbouw van bomen in bospercelen sterk achterhaald: de laatste integrale gegevens hiervan zijn verzameld in de 4e Bosstatistiek (1984-1985), daarna zijn alleen steekproefsgewijs data verzameld die niet in een model meegenomen kunnen worden omdat een verkennende analyse uitwees dat de match met de ligging van de telgebieden van de vogels zeer laag was. Voor een volledige analyse en interpretatie van de invloed van terreinvariabelen op broedvogels van bossen en heide zijn we dan ook beperkt door een gebrek aan relevante, recente data.

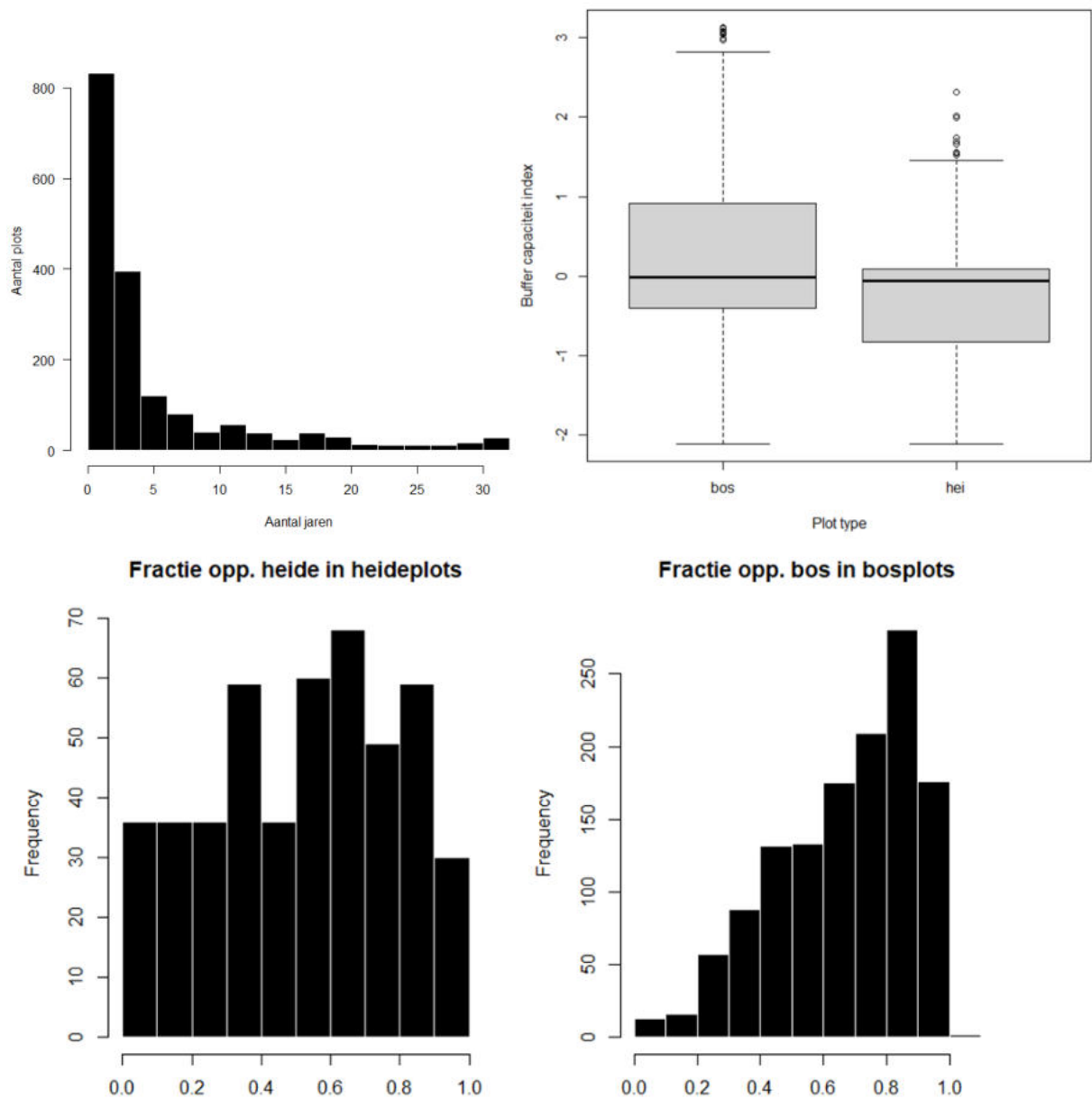
Broedvogelgegevens

In totaal zijn soortspecifieke territoria uit 1750 plots gebruikt uit de periode 1990-2021 en zijn er 58 vogelsoorten betrokken in de analyses. Niet voor alle op voorhand geselecteerde soorten waren dus uiteindelijk voldoende data beschikbaar voor deze analyse. Gemiddeld zijn voor alle plots in 50% van de jaren daadwerkelijk tellingen beschikbaar voor minimaal een soort. De verdeling van aantal jaren per plot met data voor minimaal een soort staan weergegeven in Figuur 4-2. Voor alle soorten zijn er modellen gedraaid voor alle plots (1), plots hoofdzakelijk in bos (2) of hoofdzakelijk hei (3). De indeling 'hoofdzakelijk bos' en 'hoofdzakelijk heide' is gebaseerd op informatie van de teller bij de start van de monitoring. In de praktijk is er uiteraard variatie in hoeverre in heide plots daadwerkelijk uit heide bestaan, en bosplots uit bos. In Figuur 4-2 is het aandeel bos en heide weergegeven voor alle onderzochte plots; bij bos wordt loof + naald + gemengd gehanteerd bij elkaar genomen.



Figuur 4-1. PCA-plot van 15 bioklimatologische factoren (rechts) voor alle gebruikte broedvogel-monitoringsplots. De eerste en tweede as van deze PCA verklaren samen het allergrootste deel van de variantie tussen de plots (grafiek links). De waarden voor deze assen zijn meegenomen als verklarende factoren in het model waarmee hypothesen over effecten van stikstof op broedvogelgemeenschappen zijn getoetst.

Figure 4-1. PCA plot of 15 bioclimatic factors (right) for all breeding bird monitoring plots. The first and second axes of the PCA together account for most of the variance between the plots (graph left). The values for these axes have been included as explanatory factors in the statistical model used to test hypotheses about the effects of nitrogen deposition on breeding bird communities.



Figuur 4-2. Frequentieverdeling van aantal jaar binnen de periode 1990-2021 waarin broedvogelmonitoringsdata zijn verzameld in proefvlakken (linksboven), relatief verschil in buffercapaciteit tussenproefvlakken in heide en in bossen (rechtsboven), en het aandeel heidevegetatie en bosvegetatie in proefvlakken die zijn aangewezen als 'heide' en als 'bos' (onder).

Figure 4-2. Frequency distribution by number of years within the period 1990-2021 in which breeding bird monitoring data were collected in test areas (top left), relative difference in buffer capacity between test areas in heathland and in forests (top right), and the share of heath vegetation and forest vegetation in test areas designated as 'heathland' and as 'forest' (below).

Methode modellering

Of lokale vogelgemeenschappen aangetast worden is afhankelijk van 1) de gevoeligheid van de soorten (zie hypothesen), 2) de hoeveelheid cumulatieve lokale stikstofdepositie en 3) de van nature aanwezige buffercapaciteit van de bodem in het proefvlak. Als er een depositie effect aanwezig is op een soort, kan de lokale dichtheid, de lokale trend (snelheid van groei of krimp van de populatie) of beide beïnvloed worden. Beide variabelen (dichtheid en populatiegroeisnelheid) dienen dus getoetst te worden aan de hand van onafhankelijke variabelen. Hieronder is een beschrijving van het model opgenomen waarmee is gewerkt:

Laat $N_{k,j,i}$ de dichtheid van soort i , in plot k , in jaar j (j in 1990-2021)

$$N_{k,j,i} \sim \text{Pois}(\mu_{k,j,i})$$

een Poisson verdeling volgen met lokale jaarlijkse verwachte aantal territoria $\mu_{k,j,i}$.

Het verwacht aantal territoria wordt uitgedrukt als

$$\mu_{k,j,i} = \lambda_{k,i}^{j-2005} \times A_k \times D_{k,i}$$

met $\lambda_{k,i}$ de gemiddelde jaarlijkse populatie groeisnelheid van soort i in plot k , A_k de oppervlakte van het plot, en $D_{k,i}$ de gemiddelde dichtheid per soort i en plot k in 2005 (gekozen als middelpunt van de tijdreeks).

Zowel $\lambda_{k,i}$ als $D_{k,i}$ worden uitgedrukt als functie van habitat variabelen (\mathbf{X}) $\log(\lambda_{k,i}) = \alpha_{\lambda,i} + \mathbf{X}\mathbf{b}_{i,\lambda}$ de verwachte log-waardes van de gemiddelde trend in plot k voor soort i zijn, met $\mathbf{b}_{i,h}$ de soort specifieke coëfficiënten matrix (p rijen van coëfficiënten en K kolommen voor soorten) naar habitat variabelen (incl depositie, buffering en de interactie ertussen).

De covariaten in X zijn:

$$\begin{aligned} \log(D_{k,i}) \sim & \text{hbt_hei} + \text{naaldbos_2006} + \text{gemengd_bos_2006} + \text{heide_2006} + \\ & \text{zand_2006} + \text{loofbos_2006} + \text{buf} + \text{ntot_gem_8121} + \text{bioclim.pca1} + \\ & \text{bioclim.pca2} + \text{bebdist_mean} + \text{vgv_mean} + (\text{Boshooogte_max...Boshooogte_min}) + \\ & \text{Boshooogte_mean} + \text{Boomsrt_perc.es_en_populier} + \text{Boomsrt_perc.els_en_wilg} + \\ & \text{Boomsrt_perc.eik_en_beuk} + \text{Boomsrt_perc.spar} + \text{Boomsrt_perc.berk} + \\ & \text{opp_bos_1900} + \text{buf.ntot_gem_8121} + \text{offset}(A_k) \end{aligned}$$

$$\log(\lambda_{k,i}) \sim \text{hbthei} + \text{buf} + \text{ntot_gem_8121} + \text{bioclim.pca1} + \text{bioclim.pca2} + \text{buf*ntot_gem_8121}$$

Omdat er in het algemeen voor veel soort-plot combinaties nullen als waardes aanwezig zijn, voldoet een simpele Poisson verdeling vaak niet aan de verdeling van de gegevens. Om de overmaat aan nullen te ondervangen, is het model uitgebreid met een extra respons variabele (aan of afwezigheid) in een zo genoemd *zero-inflated Poisson* verdeling. Hiervoor is een extra parameter p in het model ingebracht, die kans op afwezigheid modelleert. De waarschijnlijkheid van het model luidt als:

$$\mathcal{L}(N_{k,j,i}; D, \lambda, p) \sim \begin{cases} p_{k,j,i} + (1 - p_{k,j,i})e^{-\mu_{k,j,i}} & \text{als } N_{k,j,i} = 0 \\ (1 - p_{k,j,i}) \frac{\mu_{k,j,i}^{N_{k,j,i}} e^{-\mu_{k,j,i}}}{N_{k,j,i}!} & \text{als } N_{k,j,i} > 0 \end{cases}$$

De modelformule voor afwezigheid (p) in alle soort specifieke modellen is:

$$\text{Logit (ABSENCE)} \sim \text{hbthei} + \text{naaldbos_2006} + \text{gemengd_bos_2006} + \text{heide_2006} + \text{zand_2006} + \text{loofbos_2006} + A$$

Let op dat nu het oppervlakte van het plot (A) als een parameter en niet een offset (zoals bij dichtheid) is opgenomen. Voor alle analyses is R gebruikt (R-core-team 2022). Voor de zero-inflated modellen is gebruikt gemaakt van package `pscl` (Jackman 2020).

Analyse effecten stikstof en buffering in relatie tot traits

De coëfficiënten van stikstof, buffercapaciteit en de interactie, zijn de focus van de trait-analyse. Immers meet de coëfficiënt naar stikstof de gevoeligheid van een soort naar depositie. Een negatieve coëfficiënt betekent een hogere gevoeligheid van de soort voor stikstofdepositie (leidend tot een lagere dichtheid en/of een negatievere trend). Omdat er een interactie met buffercapaciteit in de modellen zit, is enkel de coëfficiënt naar stikstof bekijken niet voldoende. Hiervoor word de volgende formule gehanteerd:

$$\text{Effect_stikstof} = b_i * \text{stikstof} + d_i * \text{buffer} + c_i * \text{stikstof} * \text{buffer}$$

“Effect_stikstof” is een relatieve maat die toegespitst is naar situaties met hoge en lage buffering, en hoge en lage stikstof depositie. De coëfficiënten per soort als input voor b_i , d_i , en c_i zijn gebruikt, waarbij -2 resp. 2 voor “laag” en “hoog” zijn gebruikt. Vervolgens is het verschil tussen hoge en lage depositie gebruikt als responsinput voor lineaire modellen met soort-eigenschappen als verklarende variabelen. Dit is 2x herhaald; voor de situatie met lage buffering en met hoge buffering.

Er is een AIC-stepwise selectie op deze lineairemodellen gebruikt om uit de set van voorspellende soorteigenschappen alléén die eigenschappen te behouden in het model die substantieel bijdragen aan het voorspellen van de variatie in de respons (in dit geval het verschil tussen hoge en lage depositie). De coëfficiënten van de finale modellen (laagste AIC waarde) worden gebruikt om de bekijken of(en welke) soorteigenschappen voorspellend zijn voor de gevoeligheid van soorten naar stikstof depositie, zowel in situatie van hoge als bij lage buffercapaciteit van de bodem. Het start model werd gevuld met predictorvariabelen uit Tabel 4-1 en was als volgt;

$$\text{Effect_stikstof} \sim \text{TerSize} + \text{TerVar} + \text{factor}(\text{CaSensitive}) + \log(\text{RelNestGrowth}) + \text{HabSpec} + \text{PreySize} + \text{PreySpec} + \text{MassRelEggThick} + \log(\text{CaInvIndex}) + \text{SDCluchSize}$$

4.3 Resultaten

Gevoeligheid van soorten voor stikstof

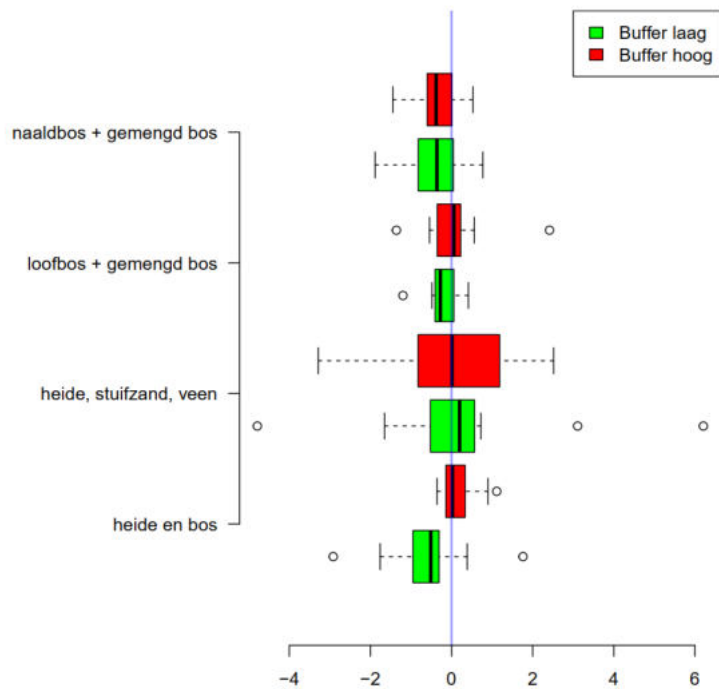
Met behulp van de hierboven beschreven analyses (zie §4.2) is er per soort een modelmatige gevoeligheid voor stikstofdepositie (hoog/laag) bepaald in relatie tot de mate van buffering (hoog/laag). **N.B. Deze gevoeligheid is niet absoluut, maar relatief ten opzichte van de gemiddelde trend van de soort over alle onderzochte gebieden.** Het geeft dus de relatieve effectgrootte van stikstof weer op zowel de dichtheid als de trend van broedvogelpopulaties, met onderscheid tussen gebieden met een relatief lage buffering van de bodem en gebieden met een relatief hoge buffercapaciteit. Zoals in hoofdstuk 2 is beschreven, gaat het met een substantieel deel van de populaties van insecteneters goed, bijvoorbeeld als gevolg van bosontwikkelingen (met name bij loofbosvogels). Een negatief effect van stikstof impliceert in

dergelijke gevallen een minder sterke positieve trend; een positief effect van stikstofdepositie impliceert een nog positievere trend dan gemiddeld.

Er is sprake van een significant negatief effect van stikstof op de gemiddelde *dichtheid* aan insectenetende broedvogels (Figuur 4-**Figuur 4-3**). Dit effect is het grootst in de leefgebieden naaldbos en heide en bos, kleiner in loofbos en afwezig in heide en stuifzand. In dit laatste leefgebied is sprake van een grote variatie in effect van stikstofdepositie. De dichtheid van de onderzochte set broedvogels is in loofbos en in heide+bos bij een lage buffercapaciteit van de bodem gemiddeld lager dan bij een hoge buffercapaciteit. In naaldbos, heide en stuifzand is er geen verschil in dichtheid in relatie tot bodembuffering.

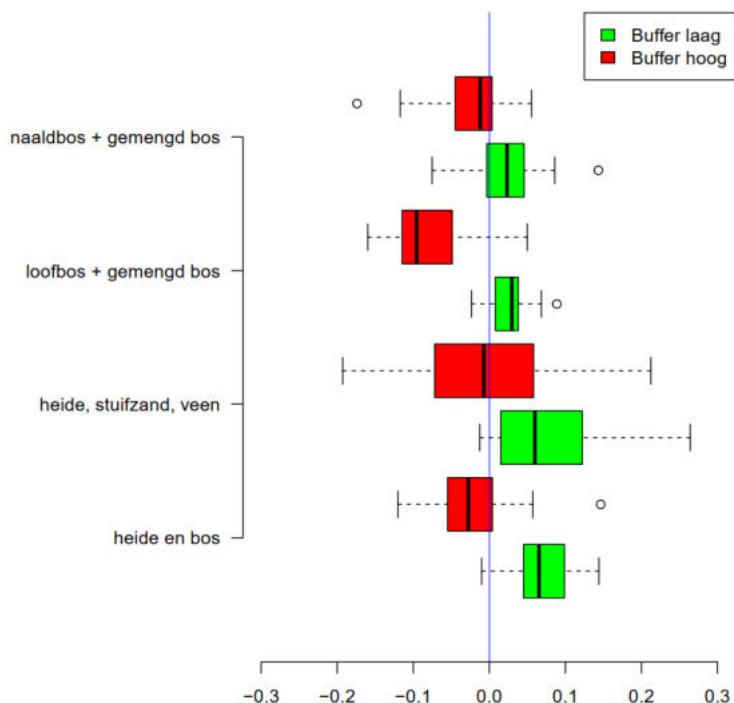
Er is geen negatief effect van stikstofdepositie op de *trend* van insectenetende broedvogels op de hogere zandgronden (Figuur 4-4). Opvallend, en contra-intuïtief (verwacht werd dat buffering van de bodem juist de effecten van stikstof zou mitigeren), is dat het effect van stikstofdepositie in gebieden met een hoge buffercapaciteit negatiever is dan in gebieden met een lage buffercapaciteit. Tussen de dichtheid en de trend van broedvogels blijkt echter een negatief verband te bestaan (Figuur 4-**Figuur 4-5**), een verband dat sterker negatief is in gebieden met een hoge buffercapaciteit van de bodem. In Figuur 4-3 en Figuur 4-5 is echter ook te zien dat veel populaties in gebieden met een lage buffercapaciteit een lagere dichtheid kennen dan populaties op goed gebufferde bodems. De meest waarschijnlijke verklaring voor het gevonden patroon is dat op de slecht gebufferde bodems de populaties al voor de onderzoeksperiode (dus vóór 1990-2020) zijn afgenomen, resulterend in lagere dichtheden. Uit de analyses in hoofdstuk 2 (zie figuur 2-1) blijkt dat dit het sterkst het geval is in droge heide en stuifzanden en loofbossen, in mindere mate voor droge hei+bos en niet voor naaldbossen. Bovendien zijn het vooral vogelsoorten van open droge heide die al voor de onderzoeksperiode zijn verdwenen of zo schaars zijn geworden dat er onvoldoende data uit telgebieden beschikbaar waren om ze mee te kunnen nemen in de analyse, zoals voor Duinpieper, Klapekster en Tapuit.

Ecologisch zijn effecten van sterk verlaagde dichtheden van broedvogels lastig te interpreteren. Enerzijds is een sterke achteruitgang een aanwijzing dat een gebied niet meer voldoet en dat de kans groot is dat de populatie verder achteruit zal gaan. Anderzijds kunnen zich relictpopulaties handhaven op locaties die – door iets andere terreinomstandigheden of door gerichte beheeringrepen – geschikt blijven en waar verhoogde stikstofdepositie geen effect heeft. In dit laatste geval zal een verdere achteruitgang als gevolg van stikstof minder snel verlopen dan in gebieden met een hoge dichtheid (zoals beter gebufferde gebieden) waar de achteruitgang in kwaliteit nog gaande is. Ook methodisch speelt de correlatie tussen dichtheid en trend een rol in de analyses. Bij hoge dichtheden is de kans op sterke groei immers gering en worden schattingen voor trends automatisch vaker neutraal tot negatief dan positief. Omgekeerd is bij een lage dichtheid de kans op bezette gebieden laag en heeft een toename van enkele broedparen direct een flink effect op de bezetting en trend, waardoor er meer kans is op positieve schattingen.



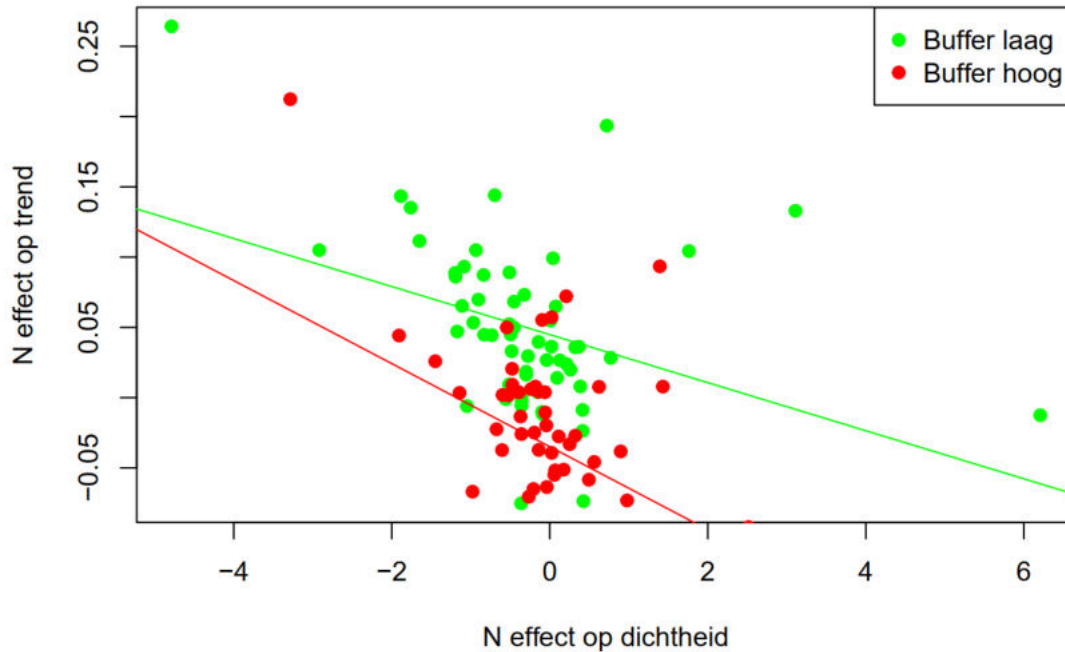
Figuur 4-3. Relatief effect van stikstof depositie op de dichtheid van broedvogels per leefgebied op hogere zandgronden, in gebieden met een hoge en met een zeer hoge buffercapaciteit van de bodem. Negatieve waarden duiden op een negatief effect van stikstof, positieve waarden op een positief effect. In deze samenvattende figuur is het soort-specifieke verschil in stikstofeffect tussen zeer hoge en hoge depositie uit figuur 4-6 gemiddeld per leefgebied.

Figure 4-3. Relative effect of nitrogen deposition on the density of breeding birds on sandy soils, in areas with a high and a very high buffer capacity of the soil.



Figuur 4-4. Relatief effect van stikstof depositie op de populatietrend van broedvogels per leefgebied op hogere zandgronden, in gebieden met een hoge en met een zeer hoge buffercapaciteit van de bodem. In deze samenvattende figuur is het soort-specifieke verschil in stikstofeffect tussen zeer hoge en hoge depositie uit figuur 4-7 gemiddeld per leefgebied.

Figure 4-4. Relative effect of nitrogen deposition on the population trend of breeding birds on sandy soils, in areas with a low and a high buffer capacity of the soil.



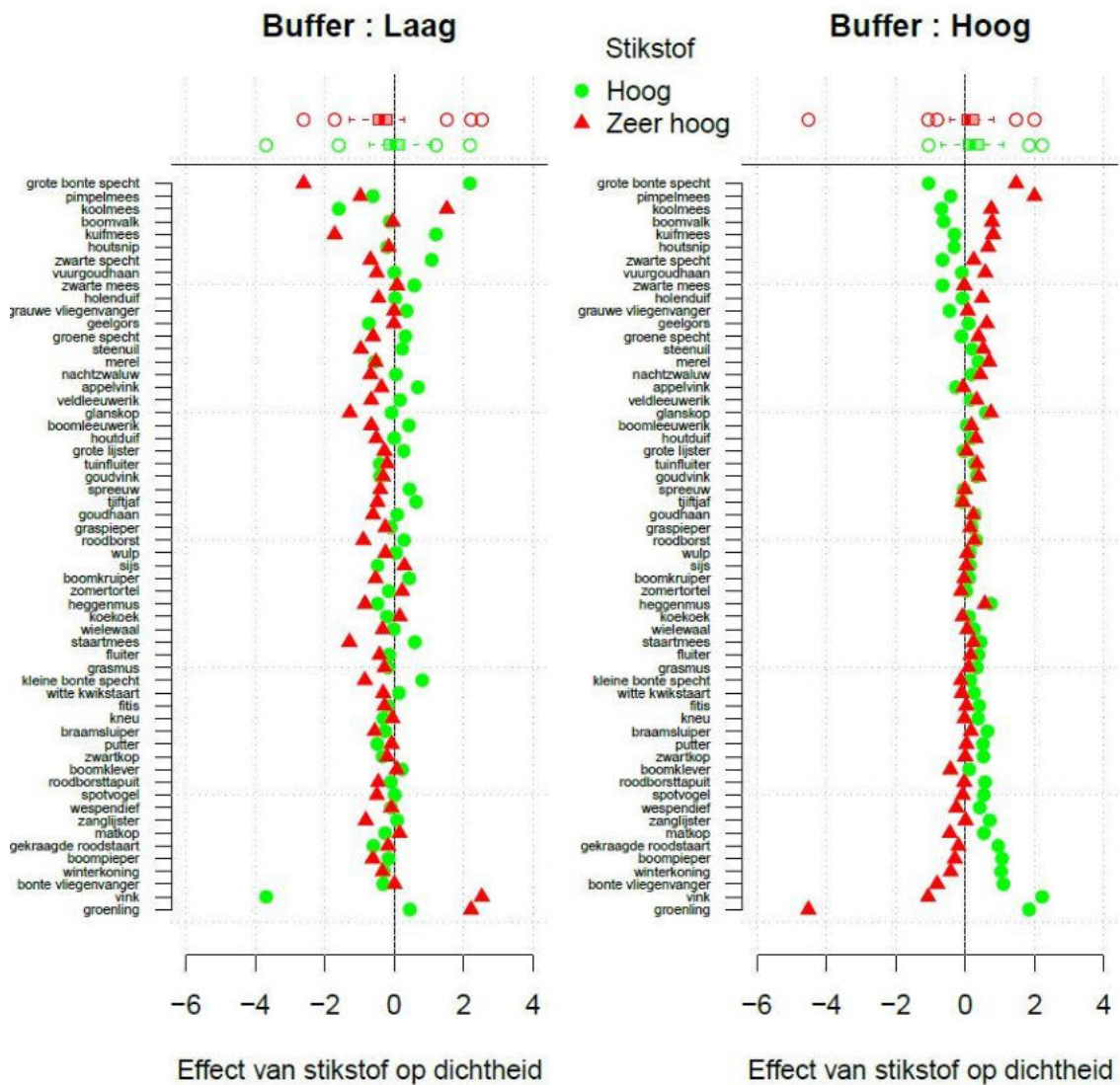
Figuur 4-5. Correlatie tussen de effecten van stikstofdepositie op dichtheid en op trend van insectenetende broedvogels op hogere zandgronden met een lage buffercapaciteit (groen) en een hoge buffercapaciteit (rood). Elk punt in de grafiek vertegenwoordigt een vogelsoort.

Figure 4-5. Correlation between the effects of nitrogen deposition on density and trend of insectivorous breeding birds on higher sandy soils with a low buffer capacity (green) and a high buffer capacity (red). Each point in the graph represents a bird species.

In Figuur 4-6 en Figuur 4-7 zijn de effecten van stikstofdepositie op respectievelijk de dichtheid en trend van individuele vogelsoorten weergegeven, bij hoge en lage stikstofdepositie en uitgesplitst voor locaties met een hoge dan wel een lage buffercapaciteit van de bodem, geïntegreerd voor alle onderzochte leefgebieden op de hogere zandgronden. In hoog gebufferde gebieden is er geen verschil in dichtheid tussen lage en hoge depositie op broedvogels. De richting van het stikstofeffect varieert hierbij sterk tussen soorten. In gebieden met een lage buffercapaciteit is er wel een significant verschil, met de laagste dichtheden bij zeer hoge stikstofdepositie. De trends laten wederom een tegenstelling zien. Bij een lage buffercapaciteit zijn er wel effecten van hoge stikstofdepositie, maar niet van zeer hoge stikstofdepositie; bij een hoge buffercapaciteit is er juist een sterk negatieve trend bij zeer hoge stikstofdepositie en nauwelijks bij hoge stikstofdepositie.

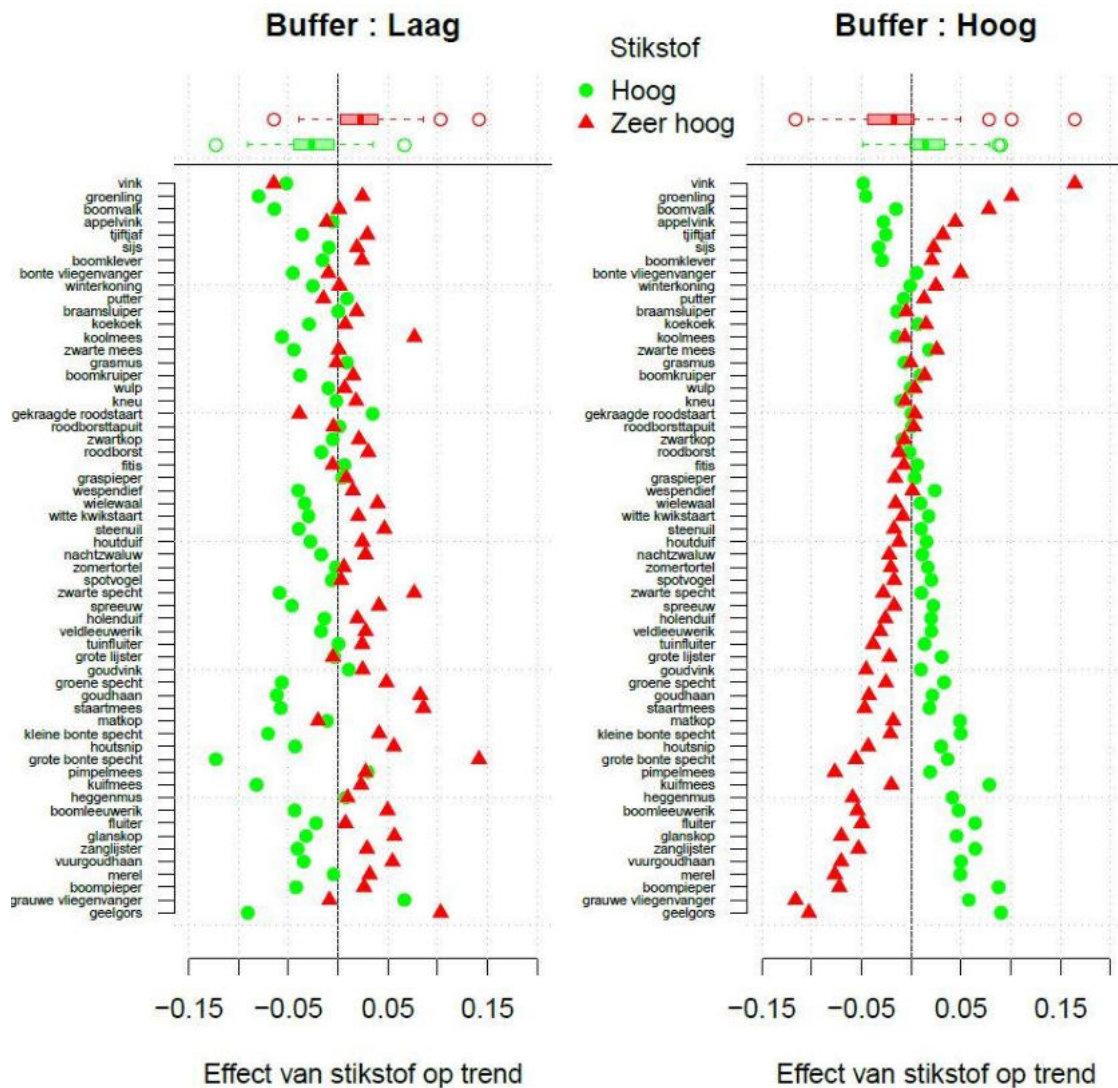
Zowel bij de effecten op dichtheid als bij de effecten op trend zijn er enkele vogelsoorten die opvallend grotere en/of "omgekeerde" resultaten laten zien ten opzichte van de meeste andere soorten. Het betreft vooral enkele soorten die niet strikt insectivoor zijn en in een breed scala aan leefgebieden voorkomen, zoals Vink, Groenling, Koolmees, Pimpelmees en Grote Bonte Specht. De variatie tussen soorten in effecten van stikstofdepositie op trends is veel groter dan op dichtheden. Opvallende soorten – naast de hierboven genoemde soorten – zijn Geelgors (sterk maar variabel effect van stikstof) en Grauwe Vliegenvanger (sterk effect en geen omkering van de effecten tussen hoge en lage buffer).

Omdat droge heide en stuifzand in de praktijk aanwezig zijn op bodems met een lagere buffercapaciteit dan (loof)bos, en vogelsoorten niet gelijk zijn verdeeld over de leefgebieden, zijn de analyses ook uitgewerkt voor de afzonderlijke leefgebieden (selectie van plots) met daarin alleen de subset van karakteristieke vogelsoorten voor dit leefgebied (Figuur 4-8 t/m Figuur 4-10). Hierbij zijn open leefgebieden (heide en stuifzanden), onderscheiden van halfopen onderzoeksgebieden (bos+hei) en van bossen. Om voldoende grote datasets te behouden en omdat er een sterke overlap zit in soortensamenstelling is er voor gekozen om naaldbos en loofbos hier samen te analyseren. Deze analyse levert voor sommige soorten een iets duidelijker patroon op, maar geen wezenlijk andere inzichten.



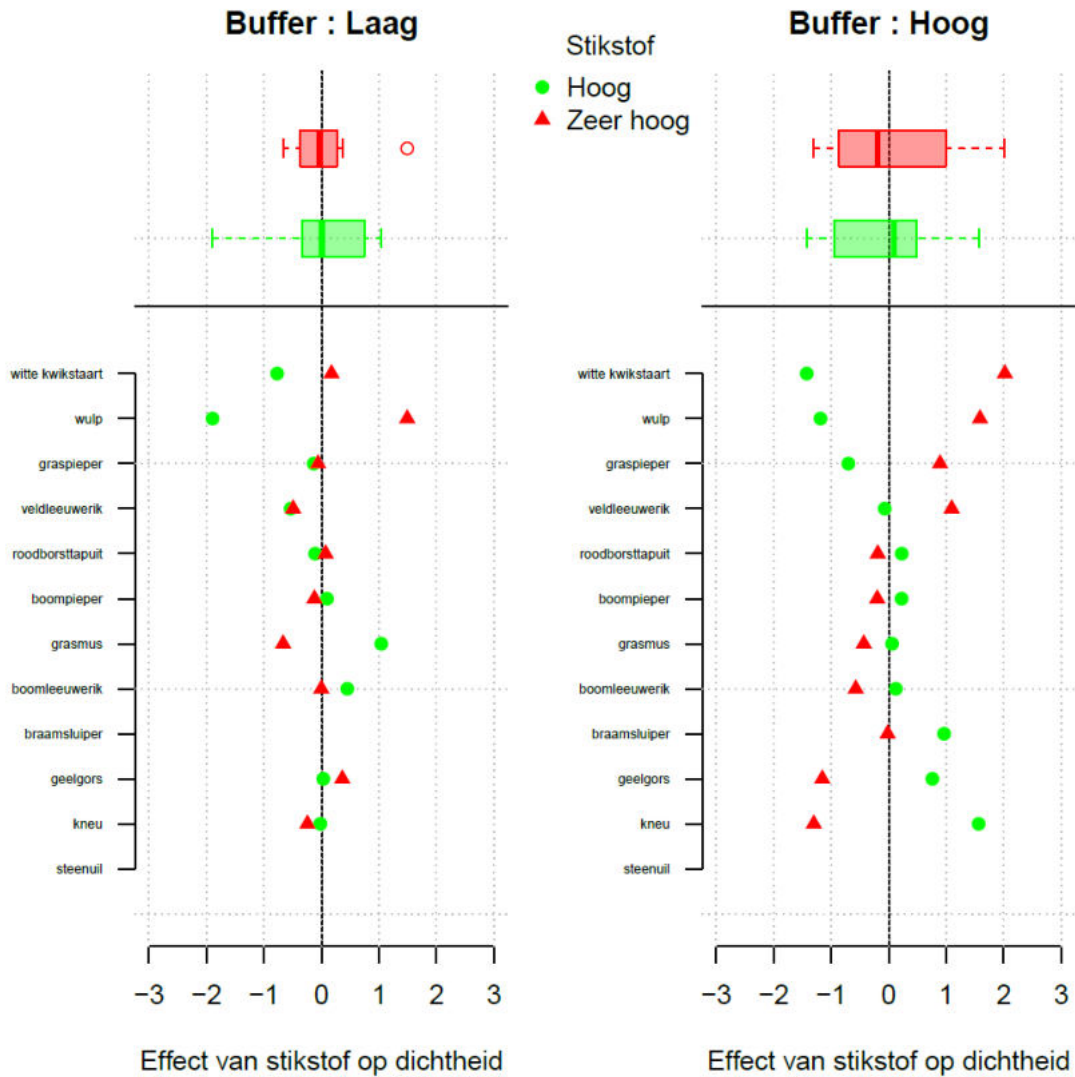
Figuur 4-6. Relatief effect van stikstofdepositie op de dichtheid van individuele insectenetende vogelsoorten op hogere zandgronden; in deze analyse zijn alle leefgebieden meegenomen: heide, stuifzand, veen, loofbos, gemengd bos en naaldbos. De boxplots bovenin de grafiek vormen een samenvatting van alle onderliggende punten.

Figure 4-6. Relative effect of nitrogen deposition on the density of individual insectivorous bird species on higher sandy soils; all habitats are included in this analysis: heathland, shifting sand, peat, deciduous forest, mixed forest and coniferous forest. The boxplots at the top of the chart summarize all underlying points.



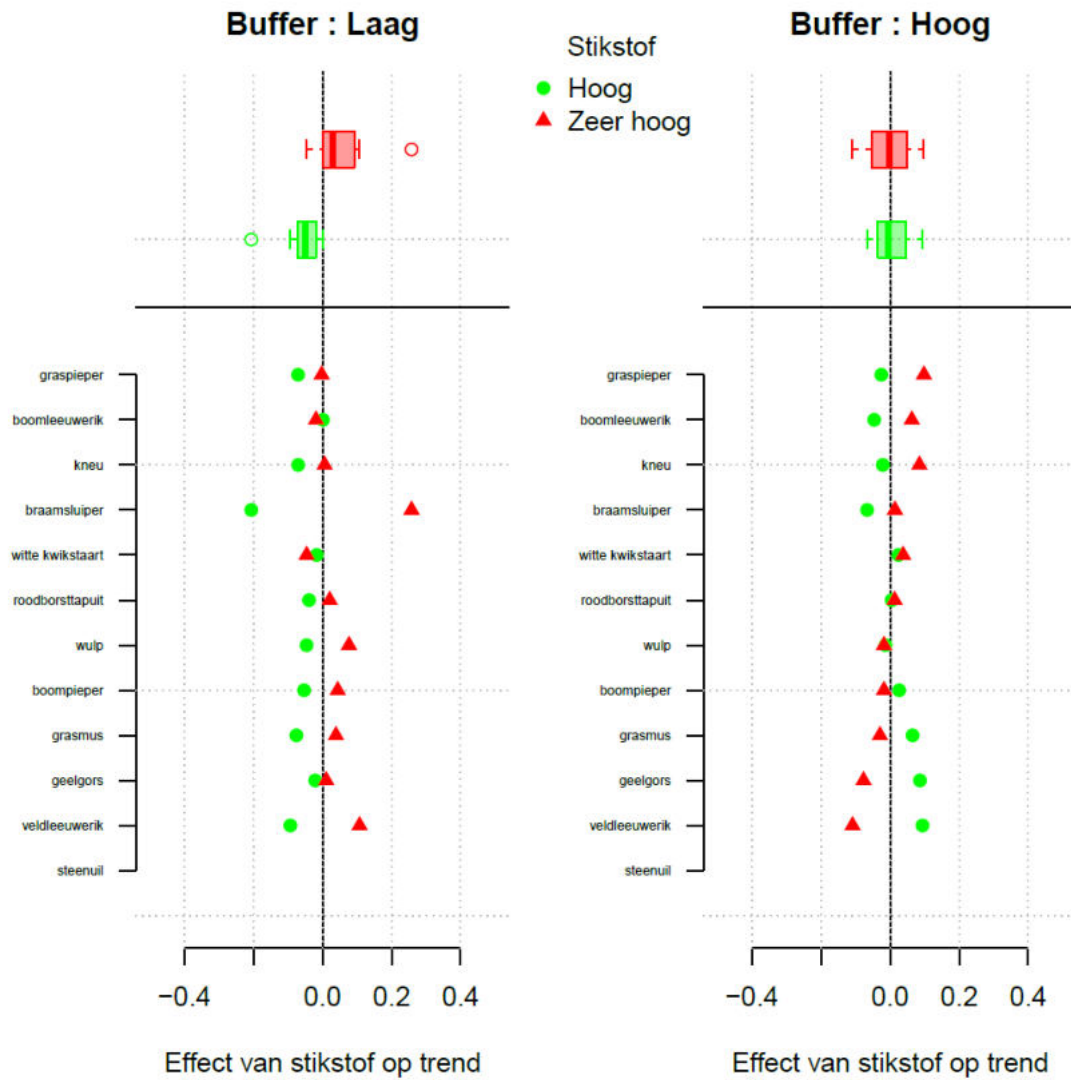
Figuur 4-7. Relatief effect van stikstofdepositie op de trends van individuele insectenetende vogelsoorten op hogere zandgronden; in deze analyse zijn alle leefgebieden meegenomen: heide, stuifzand, veen, loofbos, gemengd bos en naaldbos. De boxplots bovenin de grafiek vormen een samenvatting van alle onderliggende punten.

Figure 4-7. Relative effect of nitrogen deposition on the trends of individual insectivorous bird species on higher sandy soils; all habitats are included in this analysis: heathland, shifting sand, peat, deciduous forest, mixed forest and coniferous forest. The boxplots at the top of the chart summarize all underlying points.



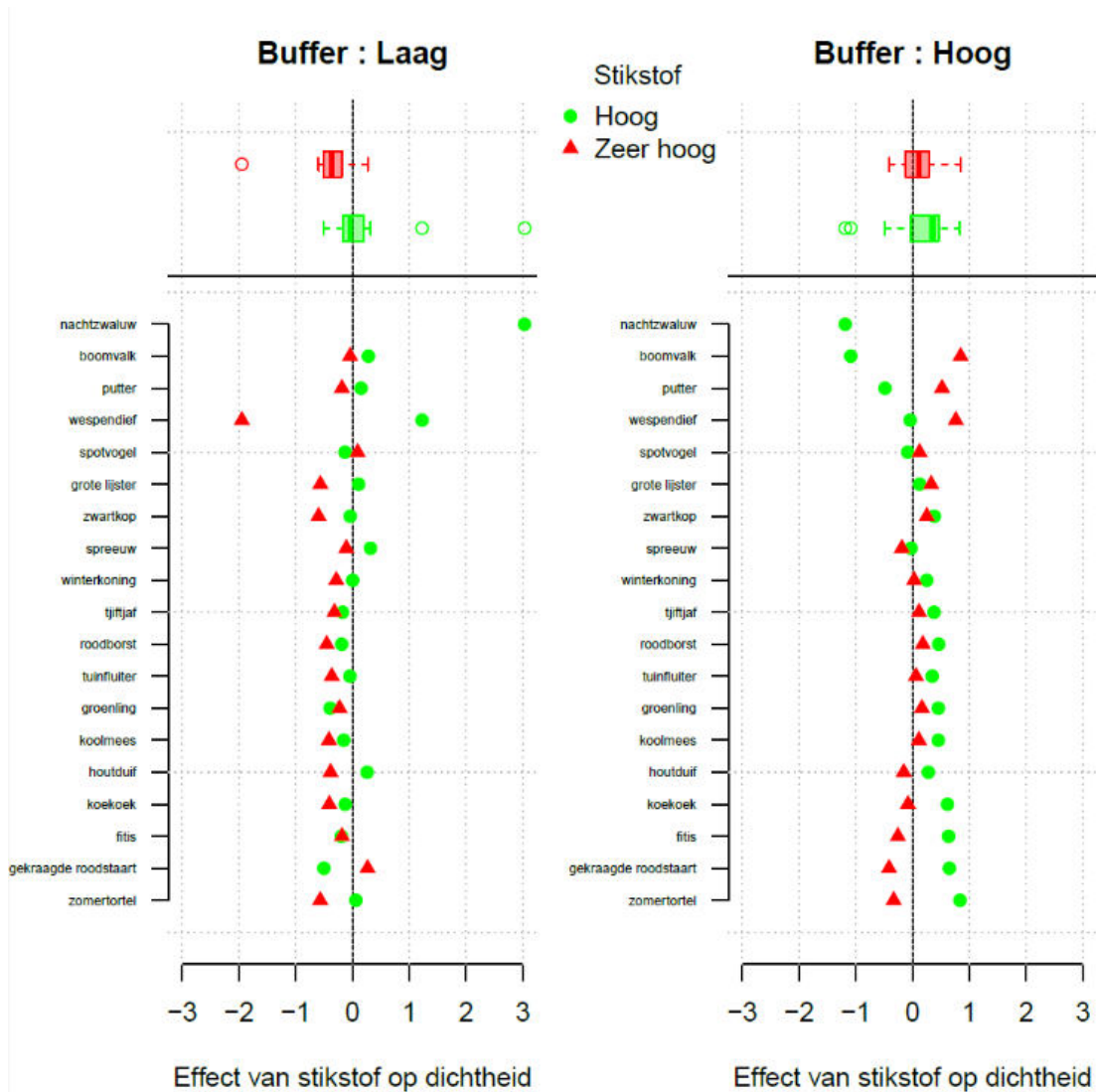
Figuur 4-8a. Relatief effect van hoge en lage stikstof-depositie op de dichtheid van insectenetende vogelsoorten van droge heide en stuifzand, in relatie tot een lage of hoge buffercapaciteit van de bodem. In deze analyse zijn enkel plots meegenomen die voor het grootste deel uit heide, stuifzand of veen bestaan en is een subset geanalyseerd van vogelsoorten die karakteristiek zijn voor dit type leefgebied.

Figure 4-8a. Relative effect of high and low nitrogen deposition on the density of insectivorous bird species from dry heathland and drifting sand, in relation to a low or high buffer capacity of the soil. In this analysis, only plots that mainly consist of heathland, shifting sand or peat have been included, and a subset of bird species characteristic of this type of habitat has been analysed.



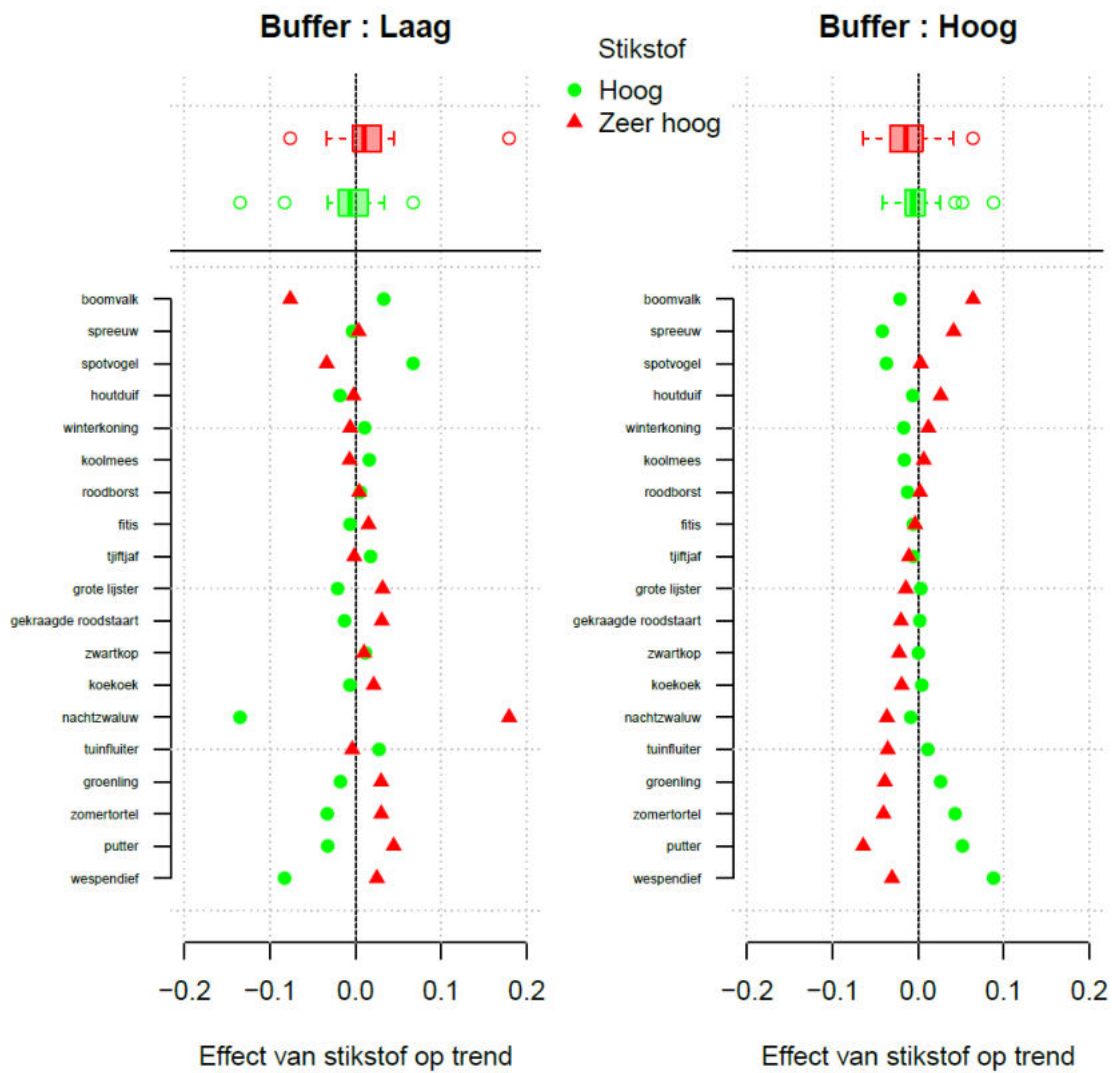
Figuur 4-8b. Relatief effect van hoge en lage stikstof-depositie op de trends van insectenetende vogelsoorten van droge heide en stuifzand, in relatie tot een lage of hoge buffercapaciteit van de bodem. In deze analyse zijn enkel plots meegenomen die voor het grootste deel uit heide, stuifzand of veen bestaan en is een subset geanalyseerd van vogelsoorten die karakteristiek zijn voor dit type leefgebied.

Figure 4-8b. Relative effect of high and low nitrogen deposition on the trends of insectivorous bird species from dry heathland and drift sands, in relation to a low or high buffer capacity of the soil. In this analysis, only plots that mainly consist of heathland, shifting sand or peat have been included, and a subset of bird species characteristic of this type of habitat has been analyzed.



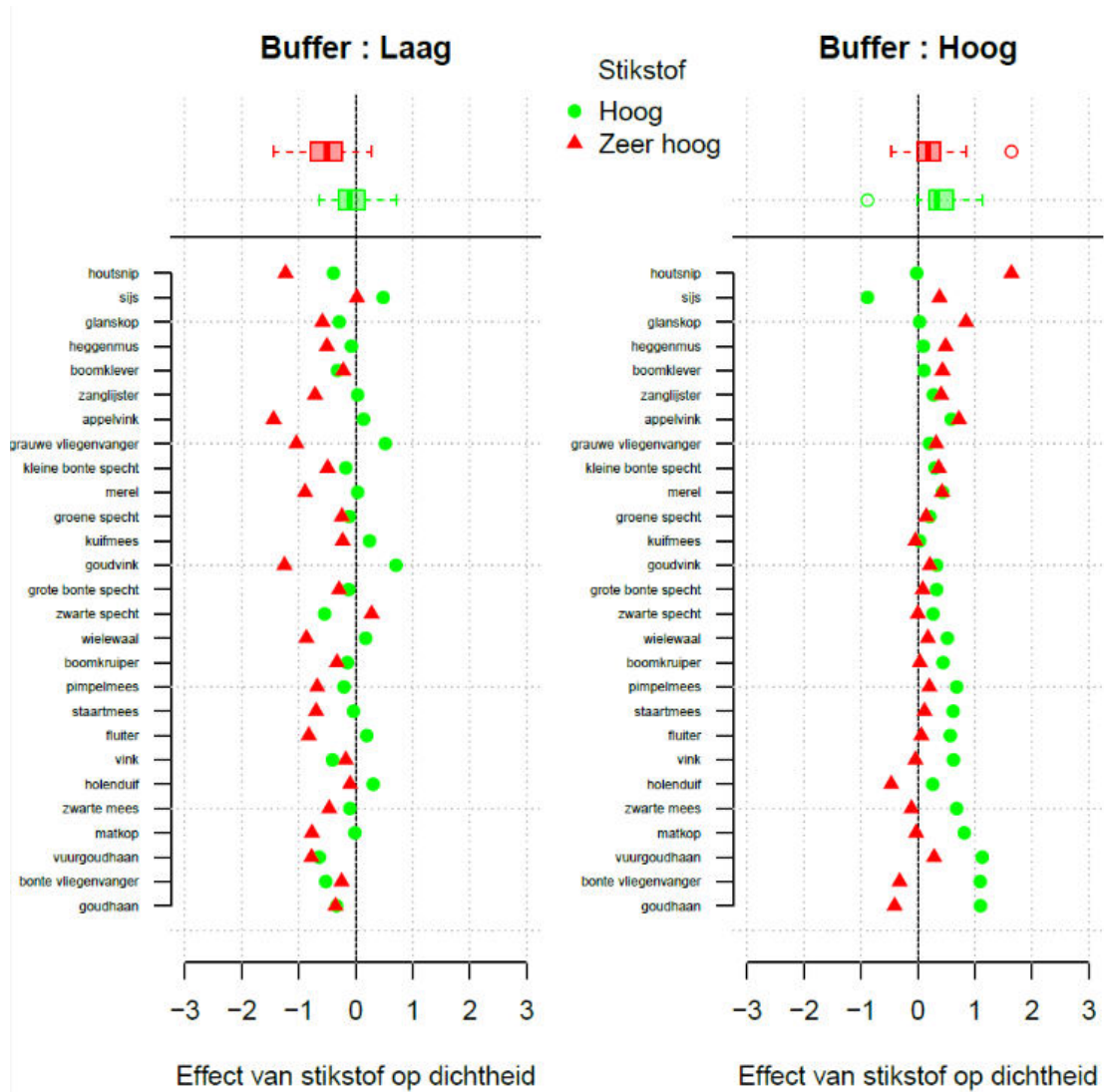
Figuur 4-9a. Relatief effect van hoge en lage stikstof-depositie op de dichtheid van insectenetende vogelsoorten van heide en bos (als halfopen landschap) in relatie tot een lage of hoge buffercapaciteit van de bodem. In deze analyse zijn enkel plots meegenomen die voor het grootste deel uit een afwisseling van heide met bos bestaan en is een subset geanalyseerd van vogelsoorten die karakteristiek zijn voor dit type leefgebied.

Figure 4-9a. Relative effect of high and low nitrogen deposition on the density of insectivorous bird species of heathland and forest (as a semi-open landscape) in relation to a low or high buffer capacity of the soil. In this analysis, only plots have been included that mainly consist of an alternation of heathland with forest, and a subset of bird species that are characteristic for this type of habitat has been analyzed.



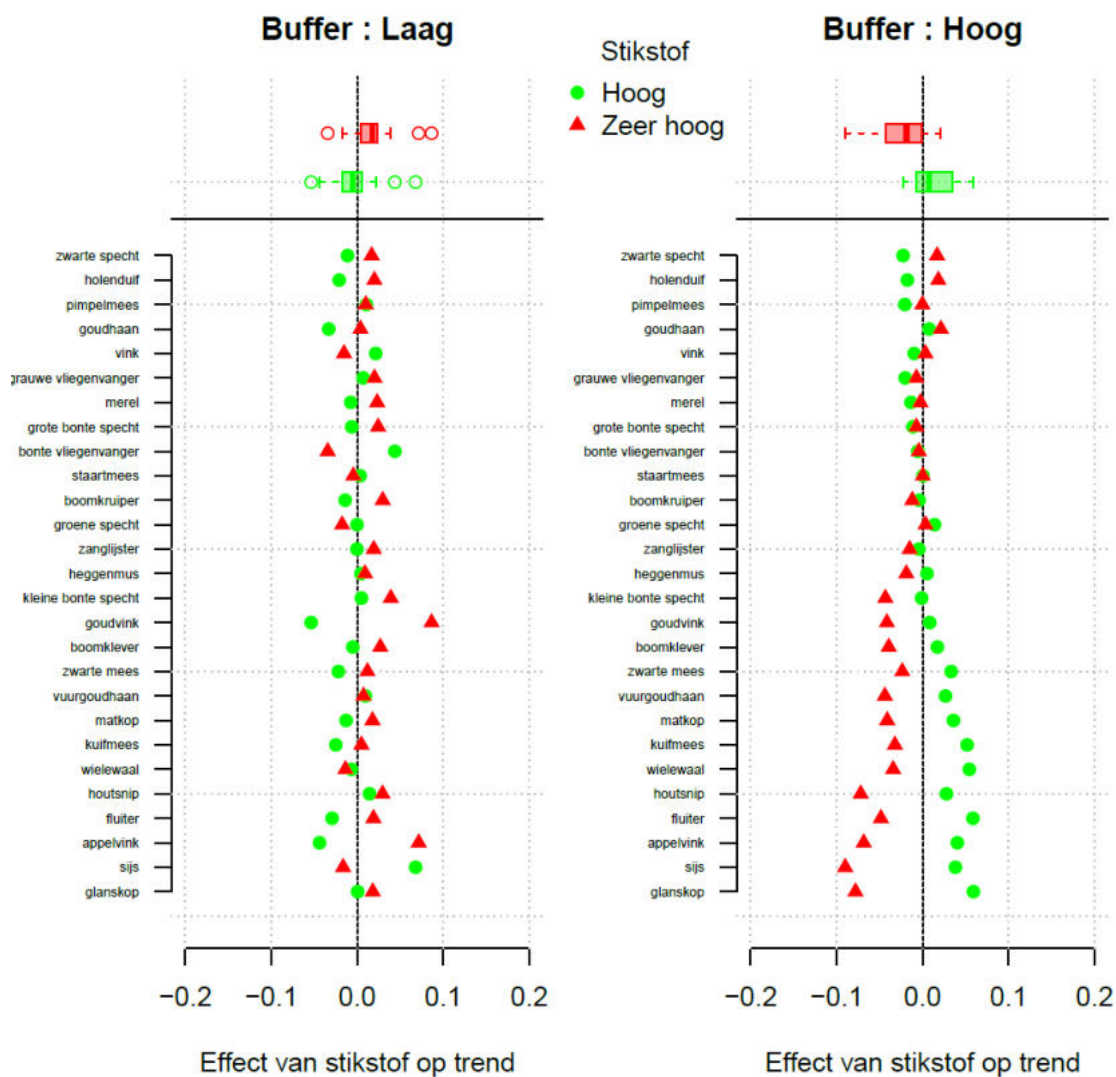
Figuur 4-9b. Relatief effect van hoge en lage stikstof-depositie op de trends van insectenetende vogelsoorten van heide en bos (als halfopen landschap) in relatie tot een lage of hoge buffercapaciteit van de bodem. In deze analyse zijn enkel plots meegenomen die voor het grootste deel uit een afwisseling van heide met bos bestaan en is een subset geanalyseerd van vogelsoorten die karakteristiek zijn voor dit type leefgebied.

Figure 4-9b. Relative effect of high and low nitrogen deposition on the trends of insectivorous bird species of heathland and forest (as a semi-open landscape) in relation to a low or high buffer capacity of the soil. In this analysis, only plots have been included that mainly consist of an alternation of heathland with forest, and a subset of bird species that are characteristic for this type of habitat has been analyzed.



Figuur 4-10a. Relatief effect van hoge en lage stikstof-depositie op de dichtheid van insectenetende vogelsoorten van bossen (loofbos en naaldbos samen) in relatie tot een lage of hoge buffercapaciteit van de bodem. In deze analyse zijn enkel plots meegenomen die voor het grootste deel uit een gesloten bos bestaan en er is een subset geanalyseerd van vogelsoorten die karakteristiek zijn voor dit type leefgebied.

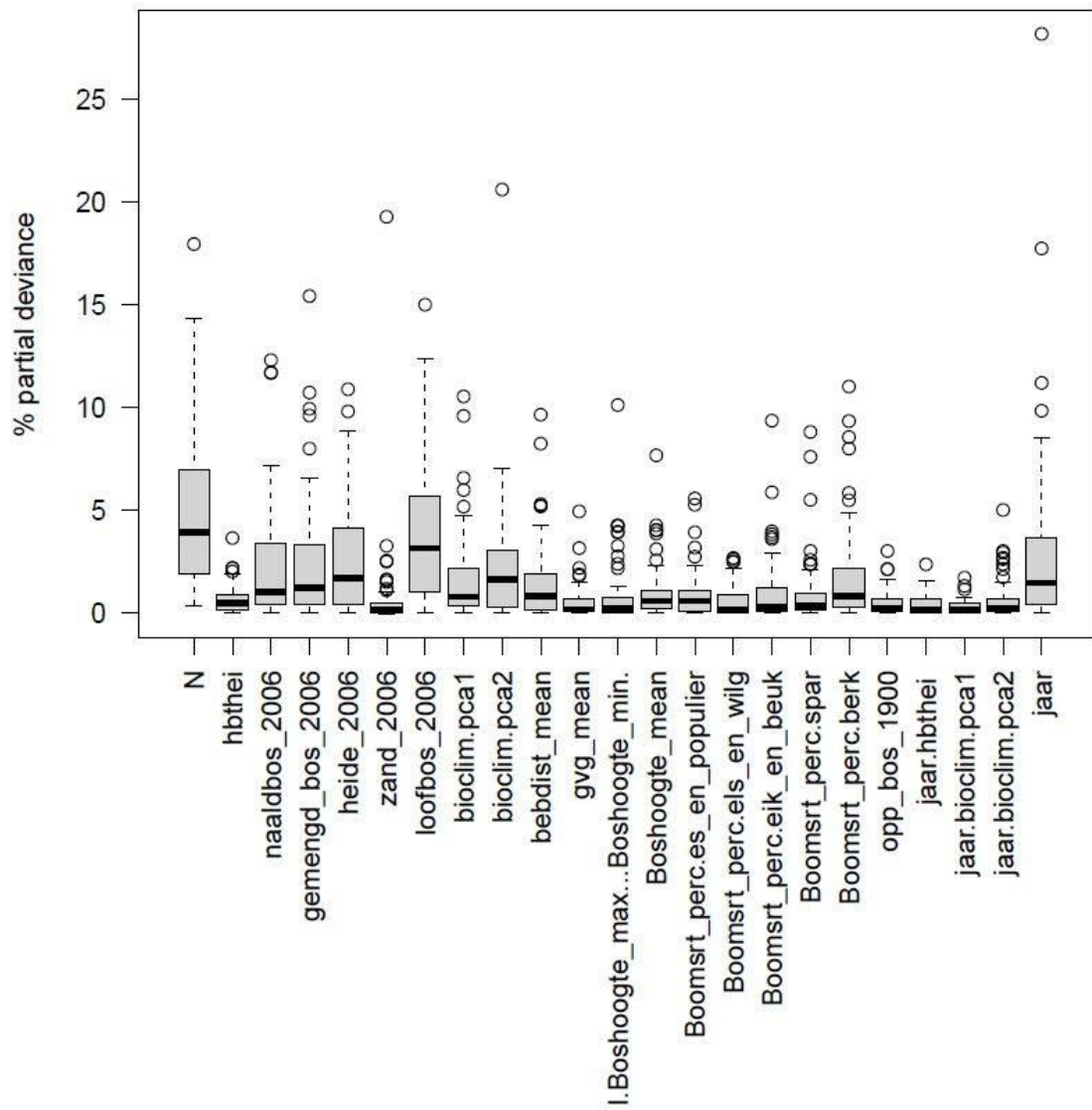
Figure 4-10a. Relative effect of high and low nitrogen deposition on the density of insectivorous bird species of forests (deciduous forest and coniferous forest together) in relation to a low or high buffer capacity of the soil. In this analysis, only plots that mainly consist of a closed forest have been included and a subset of bird species has been analyzed that are characteristic for this type of habitat.



Figuur 4-10b. Relatief effect van hoge en lage stikstof-depositie op de trends van insectenetende vogelsoorten van bossen (loofbos en naaldbos samen) in relatie tot een lage of hoge buffercapaciteit van de bodem. In deze analyse zijn enkel plots meegenomen die voor het grootste deel uit een gesloten bos bestaan en er is een subset geanalyseerd van vogelsoorten die karakteristiek zijn voor dit type leefgebied.

Figure 4-10b. Relative effect of high and low nitrogen deposition on the trends of insectivorous bird species of forests (deciduous forest and coniferous forest together) in relation to a low or high buffer capacity of the soil. In this analysis, only plots that mainly consist of a closed forest have been included and a subset of bird species has been analyzed that are characteristic for this type of habitat.

De omvang van het effect van stikstof (inclusief de interactie met buffercapaciteit) op trends en dichtheden is over het algemeen beperkt maar varieert sterk tussen soorten, zo blijkt uit de soortspecifieke modellen. Stikstof verklaart tussen de 0.3% (Winterkoning) en 18% (Houtsnip) van de totale variatie ('deviantie') in dichtheden en trends, met een mediane waarde van 3.9% (Figuur 4-11). Dat is wel meer dan ieder van de geselecteerde terreinkenmerken afzonderlijk. Deze verklaren gemiddeld tussen de 0.1% (aandeel open zand) en 3.1% (aandeel loofbos) van de variatie in dichtheden en trends. De bioklimatologische variabelen, omgewerkt tot 2 PCA-assen, leveren ook een beperkte bijdrage van respectievelijk 0.8% en 1.6%. Alle terreinkenmerken en bioklimatologische variabelen gezamenlijk verklaren natuurlijk wel een substantieel groter deel van de variatie in trends en dichtheden.



Figuur 4-11. Boxplots van de verklaarde deviantie (%) door stikstof (N, inclusief de interactie met bodembuffering) en van alle afzonderlijke terreinkenmerken en bioklimatologische variabelen op trends en dichtheden, op basis van de modellen van alle individuele soorten.

Figure 4-11. Boxplots of explained deviance (%) by nitrogen (N, including the interaction with buffercapacity) and by all separate habitat and climate variables of trends and densities, as based on all individual species models.

Trait analyse

In bovenstaande analyse zijn de effecten van stikstof op afzonderlijke vogelsoorten onderzocht, voor alle 58 geanalyseerde soorten gezamenlijk of als subsets voor de betreffende leefgebieden. Op basis van de literatuurstudie (hoofdstuk 3) zijn er ook hypothesen geformuleerd over welke eigenschappen van vogelsoorten verklarend kunnen zijn voor een positief of negatief effect van stikstofdepositie (zie Tabel 4-1). Om deze hypothesen te toetsen zijn modellen gedraaid die vogelsoorten groeperen of rangschikken op basis van hun eigenschappen (traits). Deze modellen zijn separaat gerund voor gebieden met een lage buffercapaciteit en voor gebieden met een hoge buffercapaciteit. In de analyse zijn schaarse soorten waarvoor te weinig data waren om een betrouwbare analyse uit te voeren (Duinpieper, Korhoen, Wulp, Steenuil en Braamsluiper) niet meegenomen.

In onderstaande analyse is enkel gekeken naar de *aanvullende* waarde van soorteigenschappen als verklaring voor de gevonden variatie in dichtheden en trends van broedvogels. Wanneer alle factoren (terreinvariabelen en bioklimatologische factoren) worden meegenomen in de analyses dan verklaren soorteigenschappen – zoals verwacht – slechts een marginaal deel van de gevonden variatie. Dichtheden en trends worden sterker bepaald door bodemtype, habitatype, leeftijd en samenstelling van het bos, beheermaatregelen, etc. Wat deze analyse oplevert is een prioritering van soorteigenschappen die – gecorrigeerd voor de variatie in dichtheden en trends als gevolg van omgevingsfactoren – bepalen of een vogelsoort sterk of juist minder sterk wordt beïnvloed door stikstofdepositie (positief of negatief). De analyse levert hiermee handvatten voor het selecteren van goede indicatorsoorten om binnen een gebied de effecten van herstelmaatregelen tegen verzuring en vermesting te onderzoeken, en geeft tevens een eerste inzicht in de belangrijkste sturende processen waarop stikstofdepositie effecten ingrijpt op vogelpopulaties.

Tabel 4-2. Samenvatting van model voor de mate waarin vogeleigenschappen (traits) effecten van N-depositie op dichtheden van broedvogels verklaren bij een lage en hoge buffercapaciteit van de bodem.

Table 4-2. Summary of model analyses for the extent to which bird traits explain effects of N deposition on breeding bird population densities at low and high soil buffer capacity.

Lage Buffercapaciteit				
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1.78224	0.84060	2.120	0.039799 *
TerSize	0.32270	0.09312	3.465	0.001213 **
factor.CaSensitive.1	1.38296	0.35800	3.863	0.000372 ***
factor.CaSensitive.2	0.84040	0.25463	3.300	0.001946 **
factor.CaSensitive.3	0.62099	0.29129	2.132	0.038771 *
log.RelNestGrowth.	-0.70329	0.18783	-3.744	0.000533 ***
PreySize	-0.24030	0.09330	-2.576	0.013531 *
MassRelEggThick	-42.81450	12.34008	-3.470	0.001198 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.5201 on 43 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.4673, **Adjusted R-squared: 0.3805**
F-statistic: 5.388 on 7 and 43 DF, p-value: 0.0001752

Hoge buffercapaciteit				
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-2.6461	1.6217	-1.632	0.10914
log.RelNestGrowth.	0.9490	0.3785	2.507	0.01554 *
HabSpec	-0.9260	0.3311	-2.797	0.00735 **
PreySpecyces	-0.7905	0.5511	-1.434	0.15783
MassRelEggThick	49.5924	22.2864	2.225	0.03070 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 1.114 on 49 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.2543, **Adjusted R-squared: 0.1935**
F-statistic: 4.178 on 4 and 49 DF, p-value: 0.005453

De variatie in effect van stikstofdepositie op de *dichtheid* van vogelsoorten wordt bij een lage buffercapaciteit voor 38% verklaard door de na modelselectie overgebleven eigenschappen. De traits territoriumgrootte, en verschillende afhankelijkheidsklassen voor Ca rijke prooien (ten opzichte van klasse 0; zaadeters) voorspellen een hogere dichtheid onder hogere N depositie. Ofwel: hoe kleiner de gemiddelde territoriumgrootte van een soort, dus hoe kleiner de actieradius, hoe negatiever de effecten van stikstof. De positieve bijdrage van afhankelijkheid van Ca rijke prooien is het hoogst bij klasse 1 ("zoekt actief naar Ca-rijke prooien"), intermediair bij klasse 2 ("zou actief moeten zoeken, maar niet in literatuur beschreven") en het laagst bij klasse 3 ("Ca rijke prooien nemen substantieel deel van het dieet in"). Relatieve groeisnelheid van nesten is berekend als (gewicht vrouwtje/nest duur) * gemiddelde legselgrootte. Hoge waarden indiceren dus een hoge groeisnelheid, lage waarden indiceren een lage groeisnelheid. Bij een hoge stikstofdepositie voorspelt het model lagere dichtheden van broedvogels met een hoge relatieve nestgroei. Hetzelfde geldt voor

prooigrootte (hoe groter de prooien die een soort gemiddeld eet, hoe lager de dichtheid bij hoge N) alsook voor relatieve eiscaaldikte (hoe dikker de eiscaal is in verhouding tot de eimassa, hoe negatiever het effect). Voor deze laatste parameter is overigens een allometrisch principe geldig: hoe kleiner het ei, hoe hoger de relatieve investering in eiscaal ten opzichte van de eimassa. Omdat de eigrootte gecorreleerd is aan de relatieve eiscaaldikte geldt ook: hoe kleiner de eieren, hoe negatiever het effect van hoge N depositie op dichtheid.

Tabel 4-3. Samenvatting van modeluitkomsten voor de mate waarin vogeleigenschappen (traits) effecten van N-depositie op trends van broedvogels verklaren bij een lage en hoge buffercapaciteit van de bodem.

Table 4-3. Summary of model analyses for the extent to which bird traits explain effects of N deposition on breeding bird trends at low and high soil buffer capacity.

Lage buffercapaciteit

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.054986	0.007983	6.888	7.47e-09 ***
PreySpecyces	-0.048674	0.026235	-1.855	0.0692

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.05588 on 52 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.06209, **Adjusted R-squared: 0.04405**

F-statistic: 3.442 on 1 and 52 DF, p-value: 0.06922

Hoge buffercapaciteit

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-0.136618	0.034037	-4.014	0.0002 ***
HabSpec	0.048803	0.019353	2.522	0.0149 *
PreySpecyces	0.043563	0.031054	1.403	0.1669
log.CalInvIndex.	-0.008661	0.004249	-2.038	0.0468 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.0657 on 50 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.1945, **Adjusted R-squared: 0.1461**

F-statistic: 4.024 on 3 and 50 DF, p-value: 0.01218

Voor gebieden met een hoge buffercapaciteit is de voorspellende waarde van traits minder sterk: 19% van de variatie wordt verklaard door de na modelselectie overgebleven traits (Tabel 4-2). De significant bijdragende traits zijn gedeeltelijk dezelfde (relatieve groeisnelheid en relatieve eiscaaldikte), en die traits zijn bovendien omgekeerd in hun voorspellende waarde: soorten met een hoge relatieve nestgroei en een relatief dikke eiscaal worden in hogere dichtheden gevonden onder hoge N depositie. Habitatspecialisten en prooispecialisten worden in lagere dichtheden gevonden onder hoge N depositie. De voorspellende waarde van prooispecialisme is niet significant.

De verklaring door eigenschappen van de variatie in effect van N-depositie op trends van broedvogels is beduidend lager: 4% in gebieden met een lage buffercapaciteit en 15% in gebieden met een hoge buffercapaciteit (Tabel 4-3). In gebieden met een lage buffercapaciteit

heeft prooispecialisme een kleine negatieve (maar niet significante) voorspellende waarde op de trend. Dit verklaart maar een zeer klein deel van de variatie in gebieden met lage bodembuffering. In gebieden met hoge buffercapaciteit voorspelt het model als gevolg van stikstofdepositie een iets positievere trend voor habitatspecialisten en prooispecialisten (niet significant). De calcium investeringsindex (een relatieve investering van calcium in nesten, gebaseerd op gewicht van het vrouwtje, aantal nesten per jaar en relatieve eischaaldikte) voorspelt hier juist negatieve trends bij hoge N depositie. De gezamenlijke voorspellende waarde van deze eigenschappen op trends is echter laag.

5 Conclusies en discussie

5.1 Effecten van stikstof op trends en dichtheden

In een groot aantal studies is de causale relatie aangetoond tussen verhoogde stikstofdepositie en veranderingen in bodem- en waterkwaliteit, samenstelling van de vegetatie, veranderingen in de chemische kwaliteit van planten en doorwerking op diersoorten. Ook de doorwerkende negatieve invloed van hoge stikstofdepositie op biodiversiteit van planten en dieren in natuurterreinen is in veel studies correlatief aangetoond (zie o.a. reviews Bobbink *et al.* 2017, Nijssen *et al.* 2017, Vogels *et al.* 2020, 2023). Meer specifiek voor de Nederlandse natuurterreinen op hoge zandgronden is er een negatieve correlatie aangetoond tussen stikstofdepositie en de gemiddelde trend van specialistische heidesoorten, waaronder negen vogelsoorten. Deze trend is negatiever in gebieden waar de stikstofdepositie hoger is (Wereld Natuur Fonds 2020). In de praktijk blijkt echter dat er grote verschillen zijn in trends van insectenetende broedvogels.

In deze studie is geprobeerd om via een combinatie van een grootschalige analyse van gevalideerde telgegevens en een gedegen literatuurstudie te bepalen in welke mate stikstofdepositie de populatietrends van insectenetende broedvogels op hogere zandgronden beïnvloedt in relatie tot andere factoren, en om zicht te krijgen op de mogelijke mechanismen die contrasterende broedvogeltrends veroorzaken. Hierbij is zowel gefocust op verschillen in terreinomstandigheden en mate van stikstofdepositie, maar ook op eigenschappen van vogelsoorten die hen meer of minder gevoelig maken voor effecten van stikstofdepositie. Door de causale mechanismen en het relatieve belang van verschillende factoren op te helderen, kan er ook een doorvertaling plaatsvinden naar te verwachten effecten van herstelmaatregelen.

Uit de modelanalyse blijkt dat er een negatief effect is van stikstofdepositie op de gemiddelde *dichtheid* aan insectenetende broedvogels op droge zandgronden, maar niet op de *populatietrend* van deze soorten. Het effect op dichtheden varieert hierbij tussen verschillende leefgebieden, en tussen gebieden met een lage en wat hogere buffercapaciteit. Het grootste effect van verhoogde stikstofdepositie op insectivore broedvogels lijkt op te treden in naaldbossen en halfopen landschappen met heide en bos, maar in mindere mate ook in loofbossen. In de laatste twee leefgebieden is bovendien bij een lage buffercapaciteit van de bodem het effect van stikstofdepositie op dichtheden van broedvogels groter. Het effect in loofbossen is opvallend: gemiddeld gaan vogelsoorten van loofbossen de laatste decennia sterk vooruit (zie hoofdstuk 2), waarschijnlijk als gevolg van de toenemende ouderdom van bossen en de daaraan gekoppelde structuurvariatie en aanbod van holen om in te broeden (zie o.a. Nijssen *et al.* 2021). Uit deze analyse blijkt echter dat deze toename van broedvogels niet of minder plaatsvindt in droge bossen op slecht gebufferde bodems. Dit zijn tevens de bossen waar de ergste zorgen zijn over de in het ecosysteem doorwerkende verlaging van de voedselkwaliteit van bladeren en over eikensterfte.

Opvallend is dat er - in tegenstelling tot de eerdere Living Planet Index studie (WNF 2020) - geen duidelijk effect van stikstof is gevonden op de trends in droge heideterreinen. De belangrijkste verklaring hiervoor is dat er gewerkt is met gedeeltelijk andere soorten. In de eerdere WNF-studie zijn de landelijke trends van zeldzame of inmiddels verdwenen

karacteristieke heidesoorten als Duinpieper, Draaihals, Grauwe Klauwier, Paapje en Tapuit wel meegenomen, maar voor de onderhavige analyse met omgevingsvariabelen op de schaal van telgebieden waren de steekproeven van deze soorten te gering. Uit hoofdstuk 2 in dit rapport blijkt ook dat juist de soorten van droge heide en stuifzand in Nederland zowel tussen 1970-1990 als tussen 1990-2020 gemiddeld sterk achteruit zijn gegaan. In de WNF-studie is de set aan soorten bovendien uitgebreid met enkele karakteristieke dagvlinders en reptielen van heideterreinen, terwijl in deze studie met een grotere set van vogelsoorten die veel in heideterreinen voorkomen, maar hier niet strikt aan zijn gebonden (deze bleven in de WNF-studie buiten beschouwing: Braamsluiper, Grasmus, Kneu, Veldleeuwerik, Witte Kwikstaart, Geelgors).

Typische vogelsoorten die al vóór 1990 sterk zijn afgenomen, maar nog voldoende aanwezig zijn om mee te nemen in deze analyse, zijn over het algemeen niet verder afgenomen of verdwenen. Van de meeste van deze soorten zijn populaties gestabiliseerd of tussen 1990-2020 weer licht toegenomen. Soorten die al in hoge dichtheden voorkwamen in 1990 zijn over het algemeen niet verder toegenomen, maar eerder afgenomen. Hierbij geldt dat een toename van het aantal broedparen van schaarse soorten die in zeer lage aantallen voorkomen snel resulteert in een significant positieve trend, terwijl een afname van absoluut hetzelfde aantal broedparen bij algemene soorten een relatief geringe negatieve trend veroorzaakt. Hierdoor zijn de effecten van stikstofdepositie op populatiedichtheden en populatietrends voor veel soorten omgekeerd evenredig gecorreleerd aan elkaar.

In de verschillende modellen is de relatieve invloed van stikstofdepositie op de dichtheden en trends van broedvogelsoorten geanalyseerd. Vervolgens is onderzocht of de variatie in de gemodelleerde effecten van stikstofdepositie kan worden verklaard door verschillen in soorteigenschappen.

Uit de eerste analyse blijkt (zie ook hierboven) dat op bodems met een laag gehalte aan calcium en andere mineralen (zwak gebufferde bodems) inderdaad sterkere negatieve effecten optreden op dichtheden van broedvogels dan in leefgebied met meer beschikbare mineralen (beter gebufferde bodems). Hoe groot dit effect precies is in relatie tot andere sturende factoren is met deze analyse niet te bepalen. Echter, het feit dat populatietrends van broedvogels in loofbossen veel positiever zijn dan in naaldbossen en in heideterreinen (zie hoofdstuk 2) geeft aan dat ook andere factoren een grote rol spelen. Het is onmogelijk om alle overige factoren goed mee te nemen in de analyse, omdat er voor een aantal factoren simpelweg geen goede data voorhanden zijn. De belangrijkste daarbij zijn van herstel- en beheermaatregelen die tijdens of voorafgaand van de periode 1990-2020 zijn uitgevoerd, recreatiedruk en gegevens over de (veranderingen in) leeftijd, structuur en samenstelling van bossen, inclusief het aandeel dood hout. Daar komt nog bij dat deze factoren deels gecorreleerd zijn met de mate van stikstofdepositie. Immers, vegetatie op de meest voedselarme en verzuringgevoelige bodemtypen zal eerder van samenstelling of structuur veranderen dan die op rijkere bodems, waardoor er op deze locaties waarschijnlijk ook eerder en/of intensiever herstelbeheer is uitgevoerd. Daarnaast kennen gebieden met zeer hoge stikstofdepositie – vooral op de westelijke Veluwe en in Noord-Brabant en Noord-Limburg – veelal ook armere en meer verzuringgevoelige bodems dan de gebieden waar de stikstofdepositie relatief lager is (zoals op de oostelijke Veluwe en in Drenthe). Het is uit deze analyse dan ook niet mogelijk om vast te stellen dat de verschillen in trends die worden

gevonden voor broedvogels in regio's noord, midden en zuid Nederland voornamelijk door stikstofdepositie worden veroorzaakt.

5.2 Verklaren soorteigenschappen de variatie in dichtheid en trends?

Op basis van het literatuuronderzoek (hoofdstuk 3) zijn hypothesen opgesteld over welke eigenschappen vogels meer of minder gevoelig maken voor effecten van verzuring (met name calciumgebrek) en vermesting (afname van de beschikbaarheid en aantallen van prooien). Wanneer alle factoren die de trends en dichtheden van broedvogels mee bepalen in een model worden meegenomen, zowel de gebiedseigenschappen, eigenschappen van leefgebieden, stikstofdepositie, bioklimatologische factoren én ecologische eigenschappen van vogels, dan verklaren die eigenschappen slechts een zeer klein deel van de gevonden variatie. Het feit of er bos of heide groeit, hoe oud en structuurrijk het bos is, welk heidebeheer wordt toegepast etc. bepalen uiteraard veel sterker welke vogelsoorten er in welke dichtheden voorkomen. Soorteigenschappen kunnen binnen de gegeven context van omgevingsvariabelen echter wel een deel van de variatie verklaren in dichtheden en in mindere mate ook van trends.

Uit de analyse blijkt dat vooral in gebieden met een lage buffercapaciteit de in deze studie onderzochte soorteigenschappen een deel van de variatie in effecten van stikstofdepositie op broedvogels kan verklaren. Zoals verwacht worden de effecten het meest verklaard door territoriumgrootte, noodzaak van calciumrijke prooien, de prooigrootte en de relatieve investering van vrouwtjes eieren en groei van de nestjongen. Vogelsoorten met een klein territorium, een relatief dikke eischaal en snel groeiende nestjongen kennen bij stikstofdepositie op slecht gebufferde bodems een lagere dichtheid. Daarnaast profiteren soorten die hun dieet indien noodzakelijk actief aanvullen met calciumrijke prooien sterker van een hoge stikstofdepositie dan soorten die standaard veel calciumrijke prooien in hun dieet hebben. Ook geldt dat soorten die grote prooien nodig hebben gemiddeld in lagere dichtheid voorkomen bij een hoge stikstofdepositie. In gebieden met een hoge buffercapaciteit van de bodem is de voorspellende waarde van ecologische eigenschappen minder sterk en zijn deze deels omgekeerd: soorten met een hoge relatieve nestgroei en een relatief dikke eischaal worden hier in hogere dichtheden gevonden onder hoge N depositie. De gebieden met een gebufferde bodem hebben wellicht nog voldoende veerkracht om weer als basis te dienen nu de stikstofdepositie aan het dalen is, zoals ook is vastgesteld voor de bodemmesofauna van bossen (Guo & Siepel 2020). Een andere mogelijke verklaring is dat stikstofdepositie hier nog steeds leidt tot een groter voedselaanbod voor deze soorten leidt omdat hier het effect van N depositie nog niet 'voorbij de optimum curve' is komen te liggen. Gezien de verklarende eigenschappen speelt dit voornamelijk bij relatief kleine soorten met een hoge investering in reproductie. Bij afwezigheid van sterke verzuringseffecten leidt een toename van stikstof hier mogelijk tot een toename van prooi-soorten voor deze groepen (kleine insecten). Zo is het voor bladluizen zeer aannemelijk dat zij onder natuurlijke omstandigheden altijd profiteren van een toename van stikstof in floëem sap (Douglas 2003, Zehnder & Hunter 2008), en pas nadeel zullen ondervinden als er tekorten optreden in sporenelementen, iets wat pas aan de orde is bij verregaande mate van verzuring. Eigenschappen die geen significante aanvullende

verklaring geven voor de variatie in effecten van hoge stikstofdepositie zijn de manier van foerageren (op de bodem, in loof of in de lucht) en prooispecialisatie. Concluderend wordt de meeste verklaring voor de effecten van stikstof op broedvogelpopulaties vanuit de modelanalyse gegeven door eigenschappen die linken aan verzuring, en dan met name de beschikbaarheid van voldoende calcium voor productie van eischalen en de botgroei van nestjongen. Voor een verandering in prooiaanbod als gevolg van vermessing zijn de aanwijzingen minder sterk, maar zowel de grootte van de prooien als de relatieve groeisnelheid van de jongen in het nest wijzen ook hier op mogelijke knelpunten (grote prooien), of verklaren mogelijk juist ook waargenomen toenames (kleine soorten die leven van relatief kleine prooien). Deze effecten treden voor de gemiddelde dichtheid van broedvogels met name op in naaldbossen en in halfopen gebieden met heide en bos, minder in loofbos en vrijwel niet in open heide en stuifzand (maar zie bovenstaande discussie hierover).

5.3 Kennislacunes en herstelmaatregelen

Bij de interpretatie van de onderzoeksresultaten komen twee problemen naar voren. Ten eerste zorgt een landelijke analyse met een grote hoeveelheid aan sturende factoren voor een veelvoud aan interacties, waardoor het lastig is om de effecten van afzonderlijke factoren te duiden. Ten tweede is voor een deel van de factoren waarvan bekend is dat deze een belangrijke rol kunnen spelen geen goede data voorhanden. Het betreft voornamelijk recente gegevens van de ouderdom, samenstelling en structuurvariatie (inclusief dood hout) van bossen en effecten van beheer en herstelmaatregelen in heide en bos. Deze factoren konden dan ook niet mee worden genomen in de modellen en hebben er vrijwel zeker toe geleid dat een deel van de variatie in effecten van stikstof op broedvogels niet goed kan worden geduid. Daarnaast is voor een deel van de vogelsoorten weinig autecologische kennis voorhanden, wat extra onzekerheid in de modellen brengt. Zo ontbreken voor veel soorten gegevens van de in § 3.5 genoemde fysiologische aanpassingen van vogels aan hun omgeving. Om tot gerichte herstelmaatregelen te komen heeft dit onderzoek geleid tot belangrijke aanwijzingen over in welke gebieden de grootste problemen optreden en welke eigenschappen van vogelsoorten belangrijk zijn om al dan niet bestand te zijn tegen effecten van verzuring en vermessing. Om te kunnen onderzoeken hoe effectief herstelmaatregelen zijn in het oplossen van knelpunten voor broedvogels is het nodig om te komen tot een set van soorten waarvan verwacht wordt dat ze voorspelbaar verschillend reageren op deze maatregelen. Het betreft dan soorten die in hetzelfde leefgebied voorkomen, maar verschillen in belangrijke ecologische eigenschappen die in deze studie naar voren zijn gekomen. In de volgende hoofdstukken is eerst een uitwerking opgenomen van deze benaderingswijze (hoofdstuk 6) en deze is vertaald in een aanzet voor vervolgonderzoek (hoofdstuk 7).

6 Interspecifieke variatie in ecologische eigenschappen als handvat

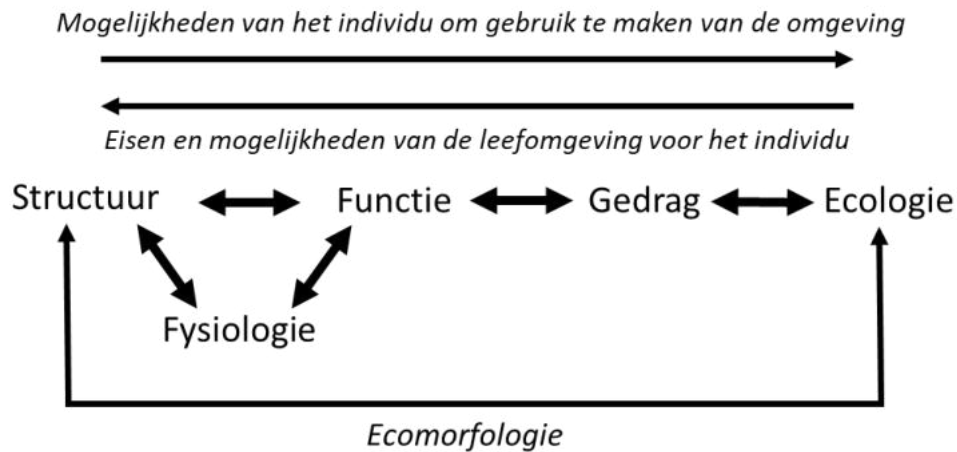
Om verschillen in trends tussen soorten te kunnen verklaren, zou idealiter een groot aantal eigenschappen van iedere soort in onderlinge samenhang beschouwd moeten worden. Hiertoe is in hoofdstuk 4 een analyse gedaan op basis van de beschikbare data over geselecteerde eigenschappen waarvoor we een relatie met stikstof kunnen beargumenteren, zoals gemiddelde prooigrootte, prooispecialisatie, relatieve groeisnelheid, kalkbehoefte, habitatspecialisme. Voor een deel van de soortspecifieke eigenschappen waarvan verwacht kan worden dat deze via veranderingen in abundantie en kwaliteit van voedsel een rol spelen, zijn echter geen of te weinig data beschikbaar: er zijn bijvoorbeeld geen tabellen van de maag grootte, darm lengte en levergewicht van de insectivore vogelsoorten die we in deze studie betrekken. Om toch een gevoel te krijgen bij de interspecifieke variatie in dit type kenmerken, en de waarde die deze kenmerken als aanvullende ecologische interpretatie zouden kunnen bieden, hebben we van een beperkt aantal vogelsoorten deze gegevens zelf verzameld. In dit hoofdstuk gaan we daarom voorbeeldgewijs in op datgene wat een dergelijke ecomorfologische aanpak zou kunnen opleveren en tot welke hypothesen dit leidt met betrekking tot de relatie tussen stikstofdepositie en insectivore zangvogels.

6.1 Het concept van de aanpak

Om soortkenmerken in een ecologische context, zoals de populatieontwikkeling van een soort in verschillende gebieden, te kunnen gebruiken, is het noodzakelijk dat de eigenschappen op de juiste manier geïnterpreteerd worden. Dit betekent dat er aan het gemeten (anatomische) kenmerk fysiologische en/of gedragseigenschappen gekoppeld moeten worden, waardoor de impact van de eigenschap op het leven van een vogel in zijn ecologische context ingeschat kan worden. De onderlinge samenhang van deze gegevens is in onderstaand schema weergegeven (Figuur 6-1).

De set van eigenschappen die een bepaald individu heeft, stelt het in staat bepaalde interacties met zijn leefomgeving aan te gaan om zodoende de kansen te benutten die het habitat biedt. Anderzijds stelt de leefomgeving eisen aan de bouw, fysiologie en het gedrag van het individu, waaraan voldaan moet worden om in een specifieke habitat te kunnen overleven en reproduceren (Figuur 6-1). Als door stikstofdepositie de eisen die het habitat stelt, wijzigen (bijvoorbeeld als gevolg van vergrassing), kan een *mismatch* ontstaan tussen soorteigenschappen en het leefmilieu, waardoor de vestigingsaantallen en/of overleving en/of reproductie dalen, met een populatiedaling tot gevolg.

De aanpak om op basis van soortkenmerken meer inzicht te krijgen in de ecologie van een soort levert meerwaarde als soorten met elkaar vergeleken worden. Verschillen in soortkenmerken leiden tot ander gedrag, passend bij de totaal verschillende biotopen waarin de soorten voorkomen. Ook de mismatch zal duidelijk zijn als deze soorten in elkaars biotoop gesitueerd worden. Interessanter wordt de vergelijking van eigenschappen tussen nauw verwante soorten die in hetzelfde habitat kunnen voorkomen en toch verschillende aantalstrends laten zien, zoals bij het drietal Paapje, Tapuit en Roodborsttapuit. De vraag hierbij is in welke mate deze soorten verschillen in bouw, functioneren en gedrag en of deze verschillen leiden tot verklarende hypothesen over hun contrasterende aantalstrends, gegeven de veranderingen die optreden in hun leefomgeving als gevolg van stikstof.



Figuur 6-1. De onderlinge relaties tussen anatomische eigenschappen ('structuur'), fysiologische en gedragseigenschappen in samenhang met de ecologie. De eigenschappen van een organisme bepalen hoe het gebruik kan maken van de omgeving; het habitat stelt eisen en biedt mogelijkheden voor het organisme. Stikstofdepositie verandert de ecologische eisen en mogelijkheden, waaraan dieren zich met hun set aan eigenschappen wel of niet (of slechts in beperkte mate) aan kunnen aanpassen.

Figure 6-1. The interrelationships between anatomical properties ('structure'), physiological and behavioral properties in connection with the ecology. An organism's properties determine how it can make use of its environment; the habitat sets requirements and offers opportunities for the organism. Nitrogen deposition changes the ecological requirements and possibilities to which animals can or cannot adapt (or only to a limited extent) with their set of characteristics.

Het wetenschappelijk bewijzen van deze hypothesen is veelal lastig. Mogelijk zijn uitgebreide experimenten met dieren in gevangenschap nodig of het ontrafelen van een deel van de fysiologie van de betreffende soorten. Anderzijds kan geprobeerd worden om de hypothesen die betrekking hebben op mismatches in het landschap te testen door de mismatches met beheermaatregelen op te heffen: als een soort - in vergelijking met een controlesituatie - positief reageert op deze specifieke maatregelen dan is dat een sterke aanwijzing dat de opgestelde hypothese klopt. Op deze manier kan vergelijkend onderzoek naar anatomische kenmerken vernieuwende hypothesen worden opgesteld die met ecologische onderzoeksmethoden gemakkelijk onderbelicht zouden kunnen blijven, en daarmee bijdragen aan natuurbehoud en -bescherming.

6.2 Eigenschappen en stikstof

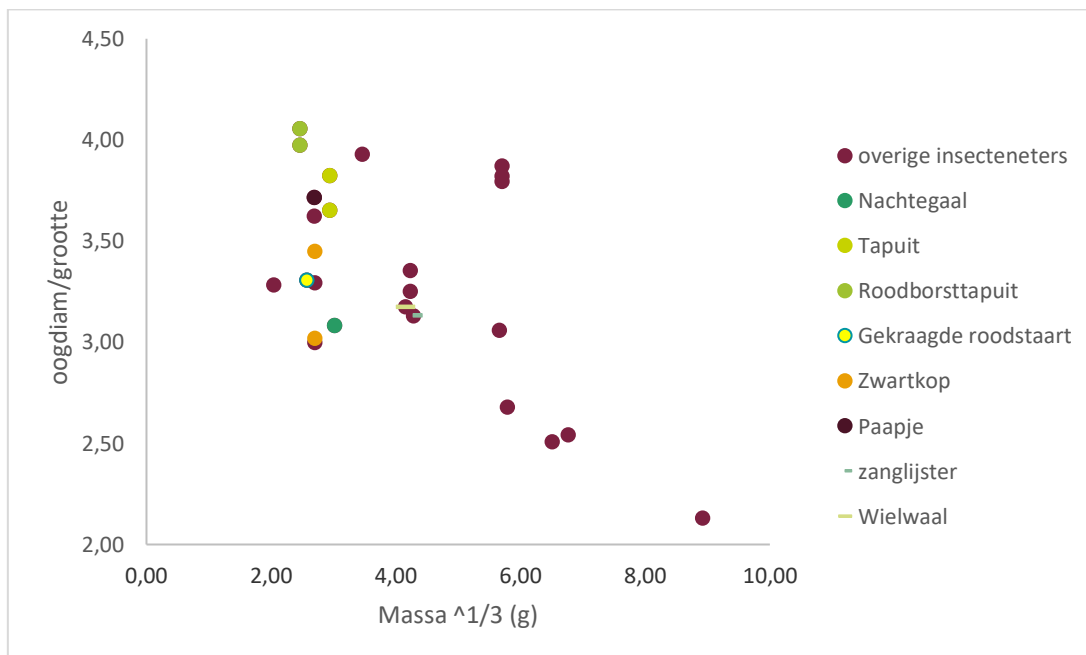
Stikstofdepositie beïnvloedt de interactie van soorten met hun leefgebied op verschillende manieren. Kort samengevat komt het voor insectivore zangvogels echter vaak in de eerste plaats neer op veranderingen in het voedselaanbod, de wijze waarop het voedsel gevonden moet worden en de voedselkwaliteit. Vooral het vinden van voedsel en de mogelijkheden om een slechte voedselkwaliteit inwendig te compenseren, houden mogelijk verband met anatomische en fysiologische eigenschappen, terwijl het compenseren van een veranderend voedselaanbod met name vooral gedragsmatig opgevangen zal moeten worden (echter binnen de grenzen van het anatomisch en fysiologisch mogelijke).

De eigenschappen die soorten tot hun beschikking hebben om prooien te vinden, bepalen hoe goed ze zullen kunnen omgaan met veranderingen in het landschap als gevolg van stikstofdepositie. Dit betreft de zintuiglijke waarneming van prooien alsook het locomotie-

apparaat om een prooi daadwerkelijk te bemachtigen. Kenmerken zoals de grootte van het oog, gehoороpening, grootte van het borstbeen (waarop de grote vliegsieren zijn aangehecht) en lengte van de pootbeenderen spelen hierbij een rol. De interpretatie van sommige kenmerken, zoals de grootte van het oog, kan nog tweeledig zijn: zo kan een dier een groot oog hebben om een hoge resolutie te bereiken (van afstand kan het dier nog een insect als zodanig herkennen) of om bij weinig licht nog voldoende te kunnen zien.

Eigenschappen die bijdragen aan het opvangen van veranderingen van de voedselkwaliteit, zoals een lager eiwitgehalte of verschoven aminozuursamenstelling, zijn bijvoorbeeld het hebben van een lange darm (betere vertering), darmblindzakken (als bron van bacterieel eiwit), en een grote lever (om zelf meer omzettingen te kunnen doen van voedingsstoffen). Een relatief grote maag staat een grotere consumptie toe en geeft ook meer mogelijkheden om ook andere (grotere) prooitypen te kunnen verwerken, als het voedselaanbod in die richting verschuift.

Soorten zijn geëvolueerd bij habitateigenschappen die niet door extra stikstof belast zijn en blijktbaar is de set aan eigenschappen die we nu bij soorten zien tot voorkort succesvol geweest. Nu het habitat zich wijzigt, ontstaan er andere mogelijkheden en uitdagingen waar sommige soorten mee om kunnen gaan en andere niet. Kunnen we combinaties van eigenschappen die soorten hebben in kaart brengen en daarmee enige duidelijkheid verschaffen in de ogenschijnlijke willekeur in trends die bij een aantal insectenetende vogels lijken op treden?



Figuur 6-2. Voorbeeld van de relatie tussen de grootte van de vogelsoort en de oogdiameter (gecorrigeerd voor zowel de grootte van de vogel als de derde macht waarmee de massa toeneemt bij een toename van de grootte van een lineaire maat).

Figure 6-2. Example of the relationship between bird species size and eye diameter (corrected for both bird size and the cube of mass increasing with an increase in size of a linear measure).

Tabel 6-1. Overzicht van soorten en hoe bepaalde kenmerken relatief scoren ten opzichte van alle andere soorten in de dataset (zoals voor oogdiameter is terug te zien in Figuur 6-2).

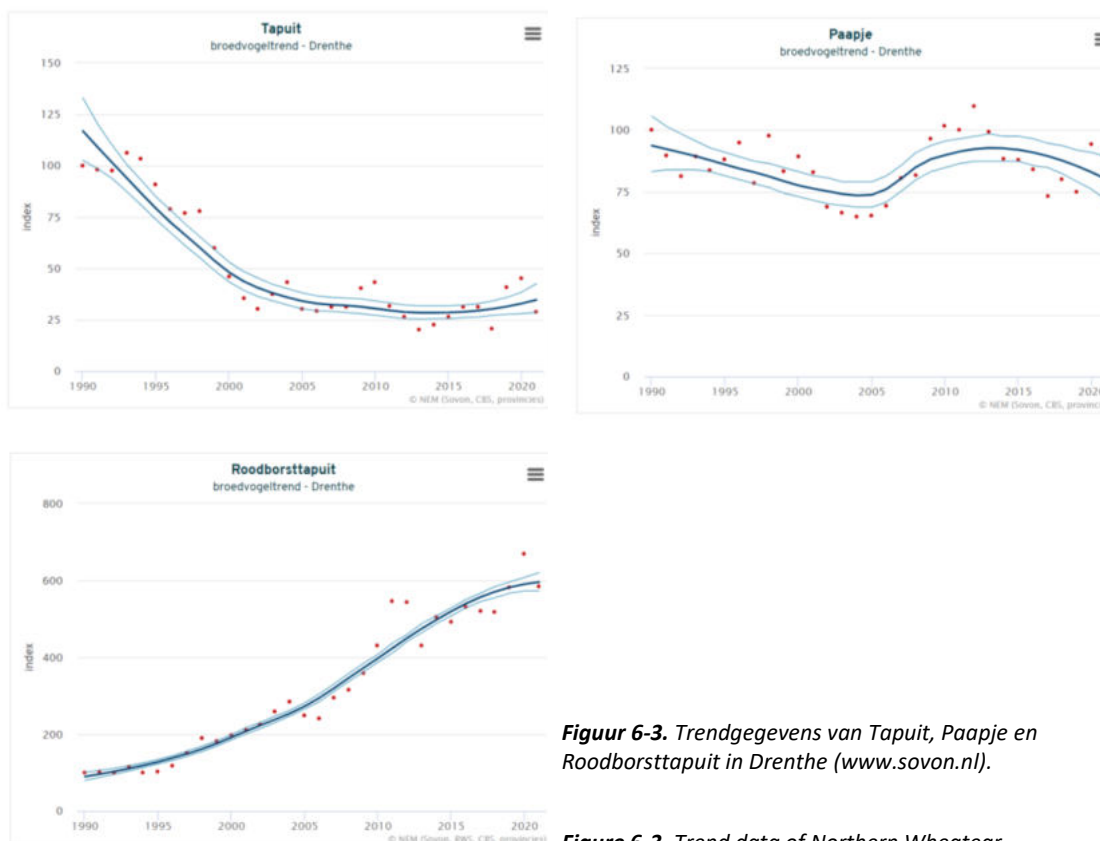
Table 6-1. Overview of species and how certain characteristics score relative to all other species in the dataset (as can be seen for eye diameter in Figure 6-2).

	Prooi lokalisieren	Prooiverwerking			Vliegen	Lopen
	Oog (diam.)	Lever (m)	Maag (m)	Darm (l)	Borstbeenkam (h)	Loopbeen (l)
Nachtegaal	-	++	+++	+	-	++
Tapuit	+	-	-	-	++	++
Roodborst- tapuit	++	+	0	0	-	0
Gekraagde Roodstaart	-	0	0	++	0	-
Zwartkop	-	+	0	-	-	--
Paapje	+	-	+	0	+	0
Zanglijster	0	0	0	+	0	0
Wielewaal	0	-	-	-	0	-
<i>Hoofdbelang</i>	<i>Resolutie (afstand prooi)</i>	<i>Eiwitomzetting (kwaliteit- gevoelig?)</i>	<i>Formaat prooien</i>	<i>Efficiëntie vertering</i>	<i>Migratie</i>	<i>Methode foerageren</i>

Bijvoorbeeld de oogdiameter blijkt aanzienlijke variatie te vertonen binnen insectenetende vogels (Figuur 6-2). Variatie in andere eigenschappen, bijvoorbeeld het locomotie-apparaat of verteringsstelsel (Tabel 6-1), kan in samenhang met de leefwijze van een soort aanvullende informatie geven over de mogelijkheden of beperkingen die soorten mogelijk kennen in ecologische zin.

6.3 Roodborsttapuit, Tapuit en Paapje

De verspreiding van de Roodborsttapuit in Drenthe overlapt in habitatkeuze met het voorkomen van de Tapuit (die in droge habitats voorkomt) en het Paapje (die vooral in vochtige habitats voorkomt). Terwijl de Roodborsttapuit een enorme populatiegroei heeft doorgemaakt, is de Tapuit bijna verdwenen en lijkt het Paapje zich te handhaven op een laag niveau, na eerdere sterke afname (was al laag in 1990; Figuur 6-3).



Figuur 6-3. Trendgegevens van Tapuit, Paapje en Roodborsttapuit in Drenthe (www.sovon.nl).

Figure 6-3. Trend data of Northern Wheatear, Whinchat and European Stonechat in Drenthe.

Tapuit en Roodborsttapuit treffen elkaar als broedvogels van droge heide. In de onderlinge anatomische vergelijking valt het verschil in grootte op. Dit verschil in grootte meewegend, heeft de Tapuit een grote borstbeenkam en een lang loopbeen, terwijl de relatieve groottes van de maag, lever en darm wat achterblijven bij de Roodborsttapuit. Daartegenover staat dat de Roodborsttapuit opvalt door opvallend grote ogen (de Tapuit heeft ten opzichte van andere insectivore zangvogels ook grote ogen, maar duidelijk minder dan de relatieve ooggrootte van de Roodborsttapuit).

De Tapuit is een actieve bodenjager, waarbij vooral het lopen belangrijk is om prooien te bemachtigen. De soort heeft open terrein nodig om op afstand prooien te lokaliseren. De sterke ontwikkeling van de borstbeenkam, en daarmee van de borstspieren, maakt de lange-afstandstrek naar Afrika mogelijk. Het geringe spijsverteringsapparaat helpt bij het realiseren van een relatief lage lichaamsmassa (ten opzichte van het vermogen dat de borstspieren kunnen leveren), hetgeen het vliegen ook efficiënter maakt; ook de vorm van de handvleugel is hierop aangepast. Het nadeel van een geringer spijsverteringsstelsel is dat de soort hierdoor relatief gevoelig is voor een afname in de voedselkwaliteit en-kwantiteit. Gezien de lichamelijke eigenschappen van een Tapuit kan aantasting van het leefgebied door stikstofdepositie op verschillende manieren problemen opleveren: vergrassing van open gebied met daardoor slechter zicht op prooien, aantasting van prooikwaliteit door afgenomen plantkwaliteit, afname van prooiaanbod in aantallen of combinaties hiervan. In kustduinen is al aangetoond dat verminderde voedselbereikbaarheid als gevolg van vergrassing voor Tapuit een groter probleem is dan voedselbeschikbaarheid per sé (Van Oosten 2015).

De Roodborsttapuit is relatief licht (en heeft dus minder massa te onderhouden), heeft in verhouding grotere ogen dan een Tapuit en een verteringsstelsel dat beter in staat is efficiënt voedsel te verteren. Daarnaast migreert deze soort minder ver, wat het ook overbodig maakt heel grote borstspieren te onderhouden. Verder bespaart deze soort energie door vooral vanuit een uitkijkpost op insecten te jagen. Het gebruik van uitkijkposten brengt bovendien met zich mee dat roodborsttapuiten een groter gezichtsveld hebben om prooien te ontdekken, ook als deze zich in ruigere vegetatie bevinden. De grote ogen van de Roodborsttapuit zijn ongetwijfeld een optimalisatie voor een zo groot mogelijke resolutie (en niet voor de lichtopbrengst), die deze foerageerstrategie mogelijk maken. De anatomische en fysiologische eigenschappen van de Roodborsttapuit stellen hem ook beter in staat om 2 tot 3 legsels per jaar te produceren, waar de Tapuit veelal maar één legsel groot brengt (in 10-20% van de gevallen 2 legsels) en het Paapje altijd slechts 1 legsel produceert, en meestal zelfs geen vervollegsels maakt als het eerste mislukt. Hoewel er redenen zijn om aan te nemen dat de Roodborsttapuit dus minder te lijden heeft onder stikstofdepositie dan een Tapuit, is het niet zo dat er duidelijke aanwijzingen zijn dat de positieve trend van de Roodborsttapuit door stikstofdepositie wordt aangejaagd. Zo is aangetoond dat in beter gebufferd kalkrijk duin de conditie van de nestjongen van Roodborsttapuit significant beter is dan in verzuringgevoeligere open heide, wat kon worden verklaard door een verminderd aandeel van rupsen in het dieet in heide ten opzichte van open duin (Van Oosten 2022).

Het Paapje zit in lichaamsgrootte tussen de Tapuit en Roodborsttapuit in. Het Paapje en de Roodborsttapuit bewonen allebei kruiden- en faunarijke graslanden en venen. Paapjes beschikken over een relatief grote borstspier, die ze in staat stelt langere non-stop migraties te voltooien dan Roodborsttapuiten, maar wat energetisch meer onderhoud vergt. Daarbij lijken Paapjes vooral in te zetten op het formaat en de kwaliteit van prooien, aangezien hun relatief kleine lever (eiwitomzettingen beperkt) en grote maag. Waar vergrassing (ten koste van kruiden) leidt tot een afwijkend voedselaanbod van kleinere prooien, kan dit positief uitpakken voor de Roodborsttapuit, die hoe dan ook een flexibeler broedsysteem heeft met twee of drie legsels, terwijl Paapje maar één legsel heeft. Voor het Paapje ontstaat bovendien een *mismatch*, tenzij het dieet aangevuld kan worden met grote soorten die komen aanvliegen, zoals soorten juffers en libellen die precies in de nestperiode van Paapje actief zijn.

6.4 Zanglijster en Nachtegaal

De Zanglijster is een vogelsoort die ten opzichte van andere insectivore vogels zich anatomisch vooral onderscheidt door een lange darm. Mogelijk hangt dit samen met het verteren van slakken en wormen, soortgroepen die een belangrijk deel van het dieet van de Zanglijster uitmaken. In Gelderland neemt de Zanglijster sinds ongeveer 2006 iets af (Figuur 6-4); als we de trend alleen zouden betrekken op de nutriëntenarme zandgronden, is de daling naar verwachting nog veel sterker. Zowel slakken als wormen hebben sterk te lijden onder bodemverzuring en hoewel zanglijsters ook graag in strooisel foerageren, is de stapeling van dikke strooisellagen mogelijk ongunstig voor deze soort. Ook de dichtheid aan grotere muggenlarven (*Tipulidae*) neemt af als gevolg van verzuring.

Misschien geldt een soortgelijke analyse ook voor de Nachtegaal. Voor het algemeen voorkomen van deze soort in uitgesproken droge habitattypen in het binnenland moeten we ongeveer 100 jaar terug; elders in zuidelijk Europa (en ook nog wel op sommige locaties in de

kustduinen) komt de soort nog wel in (extreem) droge habitattypen voor, terwijl de soort in Nederland nu vooral vochtiger leefmilieus lijkt te bewonen. De Nachtegaal heeft net als een Tapuit een lang loopbeen, wat erop wijst dat het vooral een grondjager is. Daarnaast hebben ze een grote lever, maag en lange darm, kortom alle aanpassingen om grote prooien efficiënt te kunnen verwerken. Bodemmacrofauna in (dunne?) strooisellagen maakt een groot deel uit van het dieet. Als gevolg van (industriële) verzuring en stikstofdepositie zouden op de drogere zandgronden zowel het gedaalde voedselaanbod in de strooisellaag als de toegenomen dikte van de strooisellaag de Nachtegaal kunnen dwarszitten (samenkomend in een lager jachtsucces). Een grotere gevoeligheid hiervoor bij de Nachtegaal in vergelijking met de Zanglijster zou het verschil tussen beide soorten kunnen verklaren. Hierbij speelt mogelijk het vermogen van de Zanglijster om ook in andere habitattypen (grasland, lage ruigte, open bossen en parklandschappen) te kunnen foerageren een belangrijke rol.



Figuur 6-4. Trendgegevens van Zanglijster in Gelderland en Drenthe. Nachtegaal is verdwenen op hogere zandgronden, zodat hiervoor geen trend kan worden weergegeven.

Figure 6-4. Trend data of Song Thrush in Gelderland and Drenthe. Common Nightingale has disappeared on higher sandy soils, so no trend can be shown.

7 Aanzet voor vervolgonderzoek

In dit rapport is de impact van stikstof op vogelpopulaties onderzocht en is voor een beperkt aantal soorten dieper gekeken naar de mogelijke relatie tussen de stikstofimpact in relatie tot de eigenschappen die soorten wel of juist niet gevoelig maken voor stikstof-gerelateerde veranderingen in het leefgebied. Samenvattend heeft dit geleid tot een groot aantal hypothesen die, wanneer ze in soortgroepen zijn gerangschikt, inzicht kunnen geven waarom bepaalde soorten toenemen terwijl andere afnemen (Tabel 7-1). Deze tabel wordt in dit hoofdstuk nader schetsend toegelicht. Het tweede doel van dit hoofdstuk is om de hypothesen die verwerkt zijn in tabel 7-1 te koppelen aan herstelmaatregelen welke de basis vormen voor onderzoek in fase II van dit project. De richtingen voor herstelmaatregelen die hier worden aangeduid, zijn te plaatsten in de context van een sterk dalende stikstofdepositie.

Tabel 7-1. Overzicht van hypothesen ten aanzien van de ecologische route van de stikstofimpact en de dichtheden en/of ontwikkelingen bij vogelsoorten, volgend uit de modelstudie en soort-specifieke kennis. In groen staan de habitattypen waar het probleem voor de betreffende soorten speelt.

Table 7-1. Overview of hypotheses regarding the ecological route of the nitrogen impact and the densities and/or developments in bird species, following from the model study and species-specific knowledge. In green are the habitat types where the problem occurs for the species concerned.

Droge bossen	meer...			
	rupsen	bodemmacrofauna	bloembezoekers	calcium
Oude eikenbossen	X	X	X	X
Eiken-beukenbos		x	X	X
Leefgebieden	X	X	X	X
Grauwe				
Vliegenvanger	?	?	++	?
Bonte Vliegenvanger	++	+		
Fluiter	+	++		
Tjiftjaf	++	+		
Zanglijster		++		++
Merel	+	+		
Nachtegaal	+	++		?
Kool-/Pimpelmees	++			++
Kuif-/Zwarte Mees	?			?
Wielewaal	++	?		?

Heide en graslanden	meer...			
	vergrassing	open vegetatie	bloembezoekers	calcium
Droge heide	X	X	X	X
Stuifzandheide	x		X	X
Heischraal grasland	X		X	
Natte heide	X		X	X
Tapuit	--	+	+	?
Roodborsttapuit	0	0	+	?
Paapje	-	0	++	?

7.1 Te onderzoeken soortgroepen

Grauwe Vliegenvanger / Bonte Vliegenvanger

Verwacht wordt dat het verschil in dichtheid bij de Grauwe en Bonte Vliegenvanger vooral samenhangt met het verschil waarin beide soorten afhankelijk zijn van grote, rondvliegende insecten. De Grauwe Vliegenvanger (lage dichtheid: stabiele tot dalende trend) heeft laten zien, is waarschijnlijk meer dan de Bonte Vliegenvanger (hogere dichtheid; stijgende trend) afhankelijk van grote insecten, zoals wilde bijen en hommels, die vliegend gevangen kunnen worden. Voor de Bonte Vliegenvanger zijn rupsen en andere kruipende insecten als voedselbron voor de jongen waarschijnlijk van groter belang dan voor de Grauwe Vliegenvanger. Deze verschillen hangen waarschijnlijk samen met verschillen in jachtstrategie en mogelijk ook met het verschil in lichaamsmassa; de Grauwe Vliegenvanger is $\pm 20\%$ zwaarder dan de Bonte Vliegenvanger en heeft hierom mogelijk ook grotere prooien nodig. Zowel door bodemverzuring als -vermesting (vergrassing) als gevolg van stikstofdepositie zijn bloemen in de kruidlaag van droge bossen op zandgrond veel zeldzamer geworden. Het licht voor de hand dat de afname van hommels, bijen en zweefvliegen in bossen tenminste deels hiermee samenhangt. Bodemherstel zou ertoe moeten leiden dat er ook vegetatieherstel optreedt en herstel van deze insectenpopulaties, waardoor uiteindelijk ook weer een beter perspectief ontstaat voor de Grauwe Vliegenvanger.

Fluiter / Tjiftjaf

De Fluiter en de Tjiftjaf zijn ogenschijnlijk tamelijk vergelijkbare soorten, maar ze verschillen sterk in de habitatkeuze. De Tjiftjaf (hoge dichtheid, stijgende trend) komt in veel verschillende typen houtopstanden, tuinen, parken, etc. voor, terwijl de Fluiter (vrij schaars; wisselende aantallen met meerjarige negatieve trend) als grondbroeder de oude eikenbossen lijkt te prefereren en lagere dichtheden heeft in de eiken-beukenbossen. Verwacht wordt dat het verschil tussen beide soorten zit in het feit zijn dat Fluïters in grotere mate voedselspecialisten zijn en zich meer toeleggen op rupsen en Diptera (Bijlsma 2012, 2014), terwijl de Tjiftjaf een veel breder prooipalet heeft. De dalende trend van de Fluiter in Gelderland ten opzichte van Drenthe zou te maken kunnen hebben met bodemeigenschappen in relatie tot de bodemmacrofauna als gevolg van hogere (historische) depositieniveaus in Gelderland. Dit haakt aan bij het hiernavolgende drietal vogelsoorten.

Zanglijster / Merel / Nachtegaal

De Zanglijster, Merel en Nachtegaal zijn alle drie voor voedsel afhankelijk van bodemmacrofauna, maar wel in verschillende mate. De Merel (algemeen, recent lichte afname wrs door Usutu-virus en droge zomers) is meer een generalist die ook regelmatig in de struiklaag foerageert, de Zanglijster (algemeen, toenemend) is meer specialistisch met grotere huisjesslakken als notoir geprefereerde voedselbron, die in verzuurde bossen niet te vinden zijn. De Nachtegaal, afhankelijk van kleinere prooien in strooisel en lage kruidlaag, is verdwenen van de droge zandgronden, waarschijnlijk niet als gevolg van een stikstofprobleem, maar mogelijk wel een gevolg van het ouder worden van de bossen en daarmee gepaard gaande strooiselophoping in combinatie met antropogene verzuring. Het probleem met bodemmacrofauna is niet alleen de soortsaamenstelling en/of talrijkheid, maar ook de

bereikbaarheid. Waar door verzuring de strooiselafbraak stagneert, kan zich een dik strooiselpak vormen, die nog maar moeilijk door te spitten is door merels, zanglijsters of nachtegalen.

De organische lagen in de bodem zijn dikker geworden als gevolg van verzuring. Maatregelen tegen de verzuring kunnen ook helpen bij het dunner krijgen van de F-laag (Bobbink *et al.* 2018), waardoor de bodemfauna beter bereikbaar wordt en de samenstelling van de bodemfauna-leefgemeenschap (zoals emelten en wormen) zich kan herstellen. Door het vrijkomen van gestapelde nutriënten in de F-laag kan echter ook verzuuring van de vegetatie optreden als de pH te snel en/of te veel wordt verhoogd.

Kool- en Pimpelmees / Kuif- en Zwarte Mees / Wielewaal

Kool- en Pimpelmezen zijn afhankelijk van huisjesslakken voor hun calciumvoorziening. Deze soorten zijn dus gevoelig voor verzuring, maar tegelijkertijd zijn ze ook zo algemeen dat verliezen in verzuurde boshabitats gemakkelijk gecompenseerd kunnen worden door dieren die van buitenaf het bos in migreren. Voor de Kuif- en Zwarte Mees (beide een negatieve trend) ligt dat anders: deze soorten zijn meer uitgesproken naaldbosbewoners en komen buiten bosgebieden vrijwel niet voor als broedvogel. Het is echter nog maar de vraag hoe deze soorten zich verhouden tot het probleem van calciumgebrek. In naaldbossen op zure, venige bodem zijn deze soorten ook te vinden en mogelijk hebben ze dus aanpassingen om ook op een andere wijze aan hun calcium te komen. Misschien dat het aanleggen van voorraden (Zwarte Mees) hieraan bijdraagt. Hiernaast speelt dat de Kuif- en Zwarte Mees in naald- en gemengde bossen veel minder van de rupsenpiek gebruik kunnen maken zoals deze zich in eiken voordoet en waarmee Kool- en Pimpelmezen zich voeden. Het feit dat de Zwarte Mees ruim voor de Pimpelmezen en Koolmezen begint te broeden, wijst er ook op dat ze hun broedbegin op andere parameters *timen* dan Kool- en Pimpelmees. Voor Kool- en Pimpelmees zijn rupsen van groot belang, maar in oude eikenbossen met door verzuring en vermessing aangetaste bodems zijn de rupsenaantallen relatief laag (Van den Burg *et al.* 2014). De eikenbeukenbossen staan op nutriëntenrijkere gronden, waardoor de rupsenaantallen hier nog altijd veel hoger zijn. De eikenbossen op nutriëntenarme bodems zijn van oudsher ook broedlocaties van de Wielwaal. Het is onduidelijk of deze soort hierdoor deze bossen nu heeft verlaten of dat ook de calciumvoorziening bij deze soort een rol speelt. In Drenthe gaat het wel goed met de Wielewaal, maar hier foerageert de soort vanuit de bosrand op grote rupsen in heideterreinen.

Het is de vraag of en welke bodemherstelmaatregelen de rupsenaantallen in de oude eikenbossen weer kunnen laten toenemen door herstel van de balans van stikstof en andere nutriënten en de zuurgraad. Het is bovendien de vraag of dit in naaldbossen op vergelijkbare wijze geldt. In naaldbossen spelen niet alleen vlinderrupsen een rol, maar kunnen ook bladwesplarven ('bastardrupsen') het stapelvoedsel vormen van insectivore vogels.

Roodborsttapuit / Tapuit

Tapuit (schaars, vrijwel verdwenen van de zandgronden) en Roodborsttapuit (vrij algemeen, toenemende trend) komen beide als broedvogels voor op droge heide, met Tapuit als wat zwaardere actieve bodemjager en Roodborsttapuit als relatief lichte oogjager die vanaf uitkijkpost op insecten jaagt. De Tapuit zal bij vergrassing eerder problemen ondervinden met

prooibereikbaarheid dan Roodborsttapuit. Voor beide soorten geldt echter dat het aanbod van ongewervelde prooien voldoende moet zijn.

Bodemherstel in heideterreinen is noodzakelijk om bloemdragende kruidachtige planten terug te krijgen in de vegetaties, waardoor het voedselaanbod toeneemt. De vergrassing, en mogelijk vermossing (met Grijs Kronkelsteeltje), van heidevelden is ook problematisch voor de Tapuit. Grootschalige kleinschalige maatregelen kunnen naast bodemherstelmaatregelen worden ingezet om de vegetatiestructuur op orde te krijgen. Hierbij wordt biomassa afgevoerd, hetgeen ook de aanvoer van minerale nutriënten noodzakelijk maakt, omdat anders gemakkelijk nutriëntengebreken (verder) in de hand kunnen worden gewerkt. Het is de vraag of reeds eerder uitgevoerde maatregelen (zoals steenmeelproeven, fosfor additie, bekalking) ook voldoende zijn voor herstel van insectenpopulaties, zoals van vlinderrupsen op Struikhei. Tot slot is onduidelijk of de Tapuit en Roodborsttapuit verschillen in de wijze waarop ze calcium aan het leefgebied onttrekken en of ook hierin knelpunten schuilen voor de Tapuit.

Roodborsttapuit / Paapje

Het Paapje zit in lichaamsgrootte tussen de Tapuit en Roodborsttapuit in. Het Paapje en de Roodborsttapuit bewonen allebei kruiden- en faunarijke graslanden en venen. Grote prooien lijken voor Paapjes belangrijker dan voor de Roodborsttapuit. In natte heide of venen kunnen libellen en juffers hier in belangrijke mate voorzien, maar in droge(re) ecosystemen zijn bloem bezoekende insecten van groot belang. Paapjes zitten hierbij vaak op de bloemhoofdjes of andere uitzichtpunten om vanaf te jagen.

Het Paapje is een soort van de bloemrijke heischrale milieus, met ook wat hogere planten die als uitkijkpost kunnen dienen. Ook zijn paapjesplekken meestal niet te droog. Vaak zijn deze gronden onder intensieve landbouw gekomen en juist voor deze soort liggen herstel mogelijkheden in het agrarisch gebied rond de echt droge zandgronden. Bijvoorbeeld grondwaterfluctuatiezones rond heuvelruggen zijn in de basis geschikt om als leefgebied voor het Paapje te beheren. Overstaande kruidachtige vegetatie (of overgebleven stengels) is mogelijk van belang voor de vestiging van het Paapje in het voorjaar. De verhouding tussen maaibeheer en laten-staan-beheer zou voor het Paapje dus geoptimaliseerd moeten worden, als de grond eenmaal voldoende nutriëntenarm is (uitgaande van bemeste landbouwgrond).

7.2 Synthese van maatregelen

Wat alle bovenstaande hypothesen gemeen hebben, is dat de basis van het probleem in alle gevallen terug te voeren is op aantasting van de bodemkwaliteit. Doordat de bodemkwaliteit sturend is voor de vegetatie en voedselkwaliteit van de planten, is het niet verwonderlijk dat hier de basis ligt voor veranderingen in ecosystemen die ook vogels belemmeren of, in sommige gevallen, juist kansen bieden. Er wordt al jaren ingezet op het zoeken naar manieren om de bodem te doen herstellen van de zuur- en stikstoflast. Dit betekent dat het mogelijk is om in fase II de effecten van de experimentele bodemherstelmaatregelen in het licht van bovenstaande hypothesen te onderzoeken. Op basis van inmiddels opgedane kennis vanuit deze experimenten kan tevens ingeschat worden of positieve effecten ook groot genoeg zijn om de knelpunten van vogelsoorten weg te nemen. Als de maatregelen niet lijken te doen wat nodig is voor faunaherstel, is het aan te bevelen om in fase II tevens aanvullende maatregelen te ontwikkelen en in te zetten die wel de potentie hebben de problemen tot op het niveau van de insectivore zangvogels weg te nemen.

8 Literatuur

- Adams, A., R.-J. Bijlsma, G. Bos, S. Clerkx, J. Janssen, A. van Kleunen, W. Remmelts, N. van Rooijen, J. Schaminée, A. Schmidt, C. van Swaay & S. Wijnhoven 2019. Vogel en Habitatrichtlijnrapportage 2019. Wageningen, 1-54 pag.
- Albers, P. H. & M. B. Camardese 1993. Effects of acidification on metal accumulation by aquatic plants and invertebrates. *Environmental Toxicology and Chemistry* 12: 959-967.
- Al-Dabbagh, K. Y., J. H. Jiad & I. N. Waheed 1987. The Influence of Diet on the Intestine Length of the White-Cheeked Bulbul. *Ornis Scandinavica* 18: 150-152.
- Alefs, P. & J. Borst 2018. Effecten van bodemverzuring door stikstofdepositie op broedvogels van bossen op hoge zandgronden in Nederland. Stageverslag Van Hall, Larenstein, Velp.
- Alefs, P., J. Van Dijk, C. Van Turnhout, R. Foppen, M. Nijssen, J. Vogels, A. Van den Burg & K. Koenraads 2022. Oorzaken van tegenstrijdige aantalstrends bij insectenetende vogels van droge bossen en heide. Zullen herstelmaatregelen tegen verzuring helpen? OBN-2021-133-DZ – 1e Voortgangsrapport. 36 pp.
- Ar, A., C. V. Paganelli, R. B. Reeves, D. G. Greene & H. Rahn 1974. The avian egg: water vapor conductance, shell thickness, and functional pore area. *The Condor* 76: 153-158.
- Backes, C. W., H. F. van Dobben & M. A. Poortinga 2011. Stikstofdepositie en Natura 2000 een rechtsvergelijkend onderzoek. 1-89 pag.
- Bailly, J., R. Scheifler, S. Berthe, V. A. Clément-Demange, M. Leblond, B. Pasteur & B. Faivre 2016. From eggs to fledging: Negative impact of urban habitat on reproduction in two tit species. *Journal of Ornithology* 157: 377-392.
- Balkan, M., R. Karaka & M. Biricik 2006. Changes in eggshell thickness, shell conductance and pore density during incubation in the Peking Duck (*Anas platyrhynchos f. dom.*). *Ornis Fennica* 83: 117-123.
- Bairlein, F. & D. Simons 1995. Nutritional adaptations in migrating birds. *Israel Journal of Zoology* 41: 357-367.
- Bar, A. 2008. Calcium homeostasis and vitamin D metabolism and expression in strongly calcifying laying birds. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology* 151: 477-490.
- Barnes, M. E. 1985. Emberizid digestive tract length and weight dynamics. Thesis South Dakota State University. Division of Biology Kansas State University.
- Balling, L., R. Beskers & H. Bouwmeester 2016. Jaarverslag broedseizoen 2016. Landelijk Netwerk voor Studies nestKASTbroeders.
- Barton, N. W. H., & Houston, D. C. 1993. A comparison of digestive efficiency in birds of prey. *Ibis* 135: 363-371.
- Bautista, L. M., J. Tinbergen & A. Kacelnik 2001. To walk or to fly? How birds choose among foraging modes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 1089-1094.
- Beintema, A. J., T. Baarspul & J. P. de Krijger 1997. Calcium deficiency in Black Terns (*Chlidonias niger*) nesting on acid bogs. *Ibis* 139: 396-397.
- Berendsen, H. J. A. 2005. Landschap in delen: Overzicht van geofactoren. 3rd editie. Uitgeverij van Gorcum, Assen.
- Berg, M., P. de Ruiter, W. Didden, M. Janssen, T. Schouten & H. Verhoef 2001. Community food web, decomposition and nitrogen mineralisation in a stratified Scots pine forest soil. *Oikos* 94: 130-142.
- Berglund, Å. M. M., M. J. Koivula & T. Eeva 2011. Species- and age-related variation in metal exposure and accumulation of two passerine bird species. *Environmental Pollution* 159: 2368-2374.
- Bergsma, H., J. Vogels, M. Weijters, R. Bobbink, A. Jansen & L. Krul 2016. Tandrot in de bodem. *Bodem*: 27-29.
- Bergsma, H., J. Vogels, A. Van den Burg & R. Bobbink 2018. Is de bodemverzuring in Nederland onomkeerbaar? *Vakblad Bos, Natuur & Landschap*: 4-7.
- Beusink, P., M. Nijssen, G.-J. van Duinen & H. Esselink 2003. Broed- en voedselécologie van Grauwe Klauwieren in intacte kustduinen bij Skagen, Denemarken. Stichting Bargerveen, Nijmegen, 96 pag.
- Bijlsma, R., & T. Piersma 2002. Inwendige organen en maag-darm van Wespendienven i.v.m. vleesetende roofvogels.
- Bijlsma, R. G. 2014. Broed- en foeragegedrag van Draaihalzen. *Drentse Vogels* 28.

- Bird, E. J. & Y. D. Choi 2017. Response of native plants to elevated soil nitrogen in the sand dunes of Lake Michigan, USA. *Biological Conservation* 212: 398-405.
- Blake, L., K. W. T. Goulding, C. J. B. Mott & A. E. Johnston 1999. Changes in soil chemistry accompanying acidification over more than 100 years under woodland and grass at Rothamsted Experimental Station, UK. *European Journal of Soil Science* 50: 401-412.
- Blum, J. D., E. H. Taliaferro & R. T. Holmes 2001. Determining the sources of calcium for migratory songbirds using stable strontium isotopes. *Oecologia* 126: 569-574.
- Bobbink, R., J. G. M. Roelofs & H. B. M. Tomassen 1998. Effectgerichte maatregelen en behoud biodiversiteit in Nederland. Katholieke Universiteit Nijmegen, Faculteit der Natuurwetenschappen, Afdeling Aquatische Oecologie en Milieubiologie, Nijmegen.
- Bobbink, R., E. Brouwer, J. ten Hoopen & E. Dorland 2004. Herstelbeheer in het heidellandschap: effectiviteit, knelpunten en duurzaamheid (in: Duurzaam natuurherstel voor behoud van biodiversiteit). 9075789149, Expertisecentrum LNV, Ede.
- Bobbink, R., M. Weijters, M. Nijssen, J. Vogels, R. Haveman & L. Kuiters 2009. Branden als EGM-maatregel. Ede, 1-111 pag.
- Bobbink, R., L. van den Berg, H. Tomassen & M. Weijters 2013. Effecten van verhoogde stikstofdepositie: is herstelbeheer zinvol? *De Levende Natuur* 114: 138-142.
- Bobbink, R., D. Bal, H. F. van Dobben, A. J. M. Jansen, M. Nijssen, H. Siepel, J. H. J. Schaminée, N. A. C. Smits & W. de Vries 2014. De effecten van stikstofdepositie op de structuur en het functioneren van ecosystemen. Pag 41-110 in N. A. C. Smits & D. Bal,(red.). Alterra WUR & Ministerie EZ.
- Bobbink, R., H. Bergsma, J. Den Ouden & J. M. Weijters 2017. Na het zuur geen zoet? Bodemverzuring in droog zandlandschap blijvend probleem. *Landschap* 34: 60-69.
- Boele, A., J. Van Bruggen, B. Goffin, M. Kavelaars, K. Koffijberg, J. Schoppers, C. Van Turnhout, J.W. Vergeer & D. Jansen 2022. Broedvogels in Nederland in 2020. Sovon-rapport 2022/05, Nijmegen.
- Booth, D. T. & R. S. Seymour 1987. Effect of eggshell thinning on water vapour conductance of Malleefowl (*Laipoa ocellata*) eggs. *The Condor* 89: 453-459.
- Both, C., S. Bouwhuis, C. M. Lessells & M. E. Visser 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441: 81-83.
- Both, C., C.A.M. Van Turnhout, R.G. Bijlsma, H. Siepel, A.J. Van Strien & R.P.B. Foppen 2010. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings Royal Society of London B* 277: 1259-1266.
- Bothe, H., S. Ferguson & W. E. Newton 2006. *Biology of the Nitrogen Cycle*. Elsevier Science.
- Boudewijn, T., S. Dirksen & N. Groen 2002. Eco(toxico)logische effecten van nieuwe infrastructuur in en langs de rivieren op vogels. *Limosa* 75:131-132.
- Broekmeyer, M. E. A., R. P. B. Foppen, L. W. G. Higler, F. J. J. Niewold, A. T. C. Bosveld, R. P. H. Snep, R. J. F. Bugter & C. C. Vos 2000. Semi-kwantitatieve beoordeling van effecten van milieu op natuur. Wageningen, 1-77 pag.
- Broekmeyer, M. E. A., J. Kros, A. G. M. Schotman, A. van Kleunen & G. W. W. Wamelink 2012. Effecten van stikstof op vogelsoorten in vogelrichtlijngebieden in Noord-Brabant. Wageningen, 1-124 pag.
- Brotans, L., M. Magrans, L. Ferrus & J. Nadal 1998. Direct and indirect effects of pollution on the foraging behaviour of forest passerines during the breeding season. *Canadian Journal of Zoology* 76: 556-565.
- Buijsman, E., J. M. M. Aben, J. P. Hetteling, A. Van Hinsberg, R. B. A. Koelemeijer & R. J. M. Maas 2010. Zure regen Een analyse van dertig jaar verzuringsproblematiek in Nederland. Planbureau voor de Leefomgeving, Den Haag/Bilthoven.
- Bult, H. 2017. De Zwarte Specht op de Brabantse Wal in 2017. *Veerkracht*: 26-32
- Bureš, S. & K. Weidinger 2000. Estimation of calcium intake by Meadow Pipit nestlings in an acidified area. *Journal of Avian Biology* 31: 426-429.
- Bureš, S. & K. Weidinger 2001. Do pipits use experimentally supplemented rich sources of calcium more often in an acidified area? *Journal of Avian Biology* 32: 194-198.
- Bureš, S. & K. Weidinger 2003. Sources and timing of calcium intake during reproduction in flycatchers. *Oecologia* 137: 634-641.
- Burley, R. W. & B. V. Vahedra 1989. *The avian egg: chemistry and biology*. Wiley-Interscience, New-York.
- Byrkjedal, I. 1975. Skeletal remains of microrodents as a source of calcium for Golden Plovers. *Sterna* 14:197-198.

- Cadee, G. C. 1998. Waarom ligt de aarde niet bezaaid met lege schelpen van landslakken? Correspondentieblad NMV 304: 111-113.
- Canoville, A., M. H. Schweitzer & L. E. Zanno 2019. Systemic distribution of medullary bone in the avian skeleton: Ground truthing criteria for the identification of reproductive tissues in extinct Avemetatarsalia. BMC Evolutionary Biology 19, <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1402-7>
- Carlsson, H., L. Carlsson, C. Wallin & N. E. Wallin 1991. Great Tits incubating empty nest cups. Ornis Svecica 1: 51-53.
- Clench, M. H. & J. R. Mathias 1995. The avian cecum: a review. The Wilson Bulletin 107: 93-121.
- Costa, R. A., T. Eeva, C. Eira, J. Vaqueiro & J. V. Vingada 2011. Effects of air pollution from pulp and paper industry on breeding success of Great tit in Maritime Pine Forests. Ecoscience 18:115-123.
- Crozier, G. E. & D. E. Gawlik 2002. Avian response to nutrient enrichment in an oligotrophic wetland, the Florida Everglades. The Condor 104: 631-642.
- Dale, F. H. 1954. Influence of calcium on the distribution of the Pheasant in North America. Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference 19: 316-323.
- Dauwe, T., E. Janssens, R. Pinxten & M. Eens 2005. The reproductive success and quality of blue tits (*Parus caeruleus*) in a heavy metal pollution gradient. Environmental Pollution 136: 243-251.
- Dauwe, T., T. Snoeijs, L. Bervoets, R. Blust & M. Eens 2006. Calcium availability influences lead accumulation in a passerine bird. Animal Biology 56: 289-298.
- Davies, N. B. 1977. Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa stzuata*): a field study on optimal foraging. Animal Behaviour 25: 1023-1033.
- Dawson, R. D. & M. T. Bidwell 2005. Dietary calcium limits size and growth of nestling tree swallows *Tachycineta bicolor* in a non-acidified landscape. Journal of Avian Biology 36: 127-134.
- De Bakker, V. N. H. 1966. De subgroepen van het systeem van bodemclassificatie voor Nederland. Boor en Spade.
- De Boo, M. 1989. Bosvogels verkommeren door zure regen en kalkgebrek. NRC Handelsblad.
- De Boo, M. 1998. Kalkgebrek bedreigt het broedresultaat van vogels. De Korhaan 32: 45-45.
- De Jong, J. J., J. Bloem, S. P. J. Van Delft, P. W. F. H. Hommel, A. Oosterbaan & R. W. De Waal 2015. Ecologie van bosbodems. Alterra-rapport 2657. Alterra, Wageningen.
- De Jong, A., H. Kros, J. Spijker & W. de Vries 2017. Houtoogst in relatie tot nutriëntenvoorraden in bossen op droge zandgronden. Driebergen, 1-32 pag.
- De Matos, R. 2008. Calcium Metabolism in Birds. Veterinary Clinics of North America - Exotic Animal Practice 11: 59-82.
- De Vries, W. 2008. Verzuring: oorzaken, effecten, kritische belastingen en monitoring van de gevolgen van ingezet beleid. Wageningen, 1-88 pag.
- De Winter, A. J. 1995. Vogeleieren en slakken. Correspondentieblad NMV 285: 95-97.
- Deeming, D. C. & S. J. Reynolds 2015. Nests, Eggs & Incubation: New ideas about avian reproduction. First Edit editie. Oxford University Press, Oxford.
- Dekhuijzen, H. M. & G. P. J. Schuijl 1996. Veranderingen in het broedsucces van Koolmees (*Parus major*) en Bonte Vliegenvanger (*Ficedula hypoleuca*) op de Veluwe en in het Gooi van 1973-92. Limosa 69: 165-174.
- Dhondt, A. A. & W. M. Hochachka 2001. Variations in calcium use by birds during the breeding season. The Condor 103: 592-598.
- Douglas, A. E. 2003. The Nutritional Physiology of Aphids. Advances in Insect Physiology. Academic Press. 73-140 pag.
- Drent, P. J. & J. W. Woldendorp 1989. Acid rain and egg shells. Nature: 431-431.
- Dumont, E. R. 2010. Bone density and the lightweight skeletons of birds. Proceedings Royal Society of London B 277: 2193-2198.
- Dunn, B. E. & M. A. Boone 1977a. Growth and mineral content of cultured chick embryos. Poultry Science 56: 662-672.
- Dunn, B. E. & M. A. Boone 1977b. Growth and mineral content of cultured chick embryos. Poultry Science 57: 370-377.
- Dunn, E. H., D. J. T. Hussell, J. Kren & A. C. Zoerb 2020. Northern Wheatear (*Oenanthe oenanthe*), version 2.0. In Birds of the World (P. G. Rodewald, B. K. Keeney, and S. M. Illerman, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

- Eckhardt, R. C. 1979. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the colorado rocky mountains. *Ecological Monographs* 49: 129-149.
- Eeva, T. & E. Lehtikoinen 1995. Egg-shell quality, clutch size and hatching success of the Great Tit (*Parus major*) and the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in an air-pollution gradient. *Oecologia* 102: 312-323.
- Eeva, T., M. Ojanen, O. Rasanen & E. Lehtikoinen 2000. Empty nests in the great tit (*Parus major*) and the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in a polluted area. *Environmental Pollution* 109: 303-309.
- Eeva, T. & E. Lehtikoinen 2004. Rich calcium availability diminishes heavy metal toxicity in Pied Flycatcher. *Functional Ecology* 18: 548-553.
- Eeva, T., M. Ryömä & J. Riihimäki 2005. Pollution-related changes in diets of two insectivorous passerines. *Oecologia* 145: 629-639.
- Eeva, T., M. Ahola & E. Lehtikoinen 2009. Breeding performance of blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and great tits (*Parus major*) in a heavy metal polluted area. *Environmental Pollution* 157: 3126-3131.
- Eeva, T., K. Rainio & O. Suominen 2010. Effects of pollution on land snail abundance, size and diversity as resources for pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Science of the Total Environment* 408: 4165-4169.
- Espín, S., S. Ruiz, P. Sánchez-Virosta & T. Eeva 2016. Effects of calcium supplementation on growth and biochemistry in two passerine species breeding in a Ca-poor and metal-polluted area. *Environmental Science and Pollution Research* 23: 9809-9821.
- Ferm, M., O. Westling & H. Hultberg 2000. Atmospheric deposition of base cations, nitrogen and sulphur in coniferous forests in Sweden - A test of a new surrogate surface. *Boreal Environment Research* 5: 197-207.
- Fritz, J., J. Hummel, E. Kienzle, O. Wings, W. J. Streich & M. Clauss 2011. Gizzard vs. teeth, it's a tie: food-processing efficiency in herbivorous birds and mammals and implications for dinosaur feeding strategies. *Paleobiology* 37: 577-586.
- García-Navas, V., J. J. Sanz, S. Merino, J. Martínez-de la Puente, E. Lobato, S. del Cerro, J. Rivero, R. R. de Castaneda & J. Moreno 2011. Experimental evidence for the role of calcium in eggshell pigmentation pattern and breeding performance in Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Ornithology* 152: 71-82.
- Gionfriddo, J. P. & L. B. Best 1999. Grit use by birds - A review. *Current Ornithology*. 89-148 pag.
- Glooschenko, V., P. Blancher, J. Herskowitz, R. Fulthorpe & S. Rang 1986. Association of wetland acidity with reproductive parameters and insect prey of the eastern kingbird (*Tyrannus tyrannus*) near Sudbey, Ontario. *Water, Air and Soil Pollution* 30: 553-567.
- Gosler, A. G., J. P. Higham & S. J. Reynolds 2005. Why are birds' eggs speckled? *Ecology Letters* 8: 1105-1113.
- Gosler, A. G. & T. A. Wilkin 2017. Eggshell speckling in a passerine bird reveals chronic long-term decline in soil calcium. *Bird Study* 64: 195-204.
- Graveland, J. 1991. Onderzoek naar relatie tussen verzuring en kalkgebrek bij mezen. *Op het Vinkentouw* 62: 26-34.
- Graveland, J., R. van der Wal, J. van Balen & A. J. van Noordwijk 1994. Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368: 446-448.
- Graveland, J. & T. van Gijzen 1994. Arthropods and seeds are not sufficient as calcium sources for shell formation and skeletal growth in passerines. *Ardea* 82: 299-314.
- Graveland, J. 1995. The quest for calcium: Calcium limitation in the reproduction of forest passerines in relation to snail abundance and soil acidification. University of Groningen. PhD thesis.
- Graveland, J. 1996. Avian eggshell formation in calcium-rich and calcium-poor habitats: importance of snail shells and anthropogenic calcium sources. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1035-1044.
- Graveland, J. & R. van der Wal 1996. Decline in snail abundance due to soil acidification causes eggshell defects in forest passerines. *Oecologia* 105: 351-360.
- Graveland, J. & A. E. Berends 1997. Timing of the calcium intake and effect of calcium deficiency on behaviour and egg laying in captive great tits, *Parus major*. *Physiological Zoology* 70: 74-84.
- Graveland, J. & R. H. Drent 1997. Calcium availability limits breeding success of passerines on poor soils. *Journal of Animal Ecology* 66: 279-288.
- Graveland, J. 1998. Effects of acid rain on bird populations. *Environmental Reviews* 6: 41-54.

- Green, A. J., B. B. Georgiev, A. L. Brochet, M. Gauthier-Clerc, H. Fritz & M. Guillemain 2011. Determinants of the prevalence of the cloacal cestode *Cloacotaenia megalops* in teal wintering in the French Camargue. *European Journal of Wildlife Research* 57: 275-281.
- Grootjans, A. P., E. B. Adema & F. H. Everts 2004. Effectgerichte maatregelen tegen verdroging, verzuring en stikstofdepositie in boezemlanden en beekdalen (Friesland en Drenthe). Ede.
- Grubb, T. C. 1979. The Role of Insectivorous Birds in Forest Ecosystems (J. G. Dickson, R. R. Fleet, J. A. Jackson, R. N. Conner, & J. C. Kroll (eds.)). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-215350-1.X5001-7>
- Gruber, N. & J. N. Galloway 2008. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. Nature Publishing Group, London. 293-296 pag.
- Guldmond, A., R. Gommer & P. Leendertse 2019. Koolmezensterfte en buxusmotbestrijding - Pesticidenbelasting bij jonge koolmezen. Culemborg.
- Guldmond, A., J. Lommen & P. Leendertse 2021. Contaminatie van Boerenzwaluwen met pesticiden in Nederland. *Limosa* 94: 112-123.
- Guo, Y. & H. Siepel 2020. Monitoring Microarthropods Assemblages along a pH Gradient in a Forest Soil over a 60 Years' Time Period. *Applied Sciences* 10: 8202.
- Hahn, S., S. Bauer & M. Klaassen 2008. Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds. *Freshwater Biology* 53: 181-193.
- Hallmann, C. A., M. Sorg, E. Jongejans, H. Siepel, N. Hofland, H. Schwan, W. Stenmans, A. Müller, H. Sumser, T. Hörrn, D. Goulson & H. De Kroon 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One* 12: e0185809.
- Hames, R. S., K. V. Rosenberg, J. D. Lowe, S. E. Barker & A. A. Dhondt 2002. Adverse effects of acid rain on the distribution of the Wood Thrush *Hylocichla mustelina* in North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 11235-11240.
- Hames, R. S., J. D. Lowe, S. B. Swarthout & K. V. Rosenberg 2006. Understanding the risk to neotropical migrant bird species of multiple human-caused stressors: Elucidating processes behind the patterns. *Ecology and Society* 11.
- Hargitai, R., G. Nagy, M. Herényi & J. Török 2013. Effects of experimental calcium availability, egg parameters and laying order on Great Tit *Parus major* eggshell pigmentation patterns. *Ibis* 155: 561-570.
- Hargitai, R., M. Herényi, G. Nagy, Z. Nyiri, Z. Eke & J. Török 2016. Effects of environmental conditions on the egg mass, yolk antioxidant level, eggshell thickness and eggshell spotting patterns of Great Tits (*Parus major*). *Journal of Ornithology* 157: 995-1006.
- Hekstra, G. P. & F. J. M. Linden 1990. Flora en fauna chemisch onder druk: verslag van een nationaal symposium georganiseerd door de Nederlandse Ecologenvereniging, Oecologische Kring, Arnhem. Pudoc, Wageningen.
- Higham, J. P. & A. G. Gosler 2006. Speckled eggs: Water-loss and incubation behaviour in the great tit *Parus major*. *Oecologia* 149: 561-570.
- Hogan, E., P. Crittenden, L. Sheppard, A. Crossley, I. D. Leith & P. Ancion 2010. The influence of nitrogen deposition on phosphatase activity in *Cladonia portentosa*. *The New Phytologist* 186: 911-925.
- Holford, K. C. & D. D. Roby 1993. Cooper Ornithological Society Factors Limiting Fecundity of Captive Brown-Headed Cowbirds. *The Condor* 95: 536-545.
- Hommel, P. W. F. M., J. Den Ouden, H. P. J. Huiskes, W. A. Ozinga, G. A. Van Duinen, M. J. Weijters, R. Bobbink & N. A. C. Smits 2020. Herstelstrategie H9190: Oude eikenbossen. 827-847 pag.
- Hustings, F. 1986. Veranderingen in de stand van de Roodborsttapuit *Saxicola torquata* in 1970-84. *Limosa* 59: 153-162.
- Isaksson, C., M. A. Hanson & G. C. Burdge 2015. The effects of spatial and temporal ecological variation on fatty acid compositions of wild great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 46: 245-253.
- Itakura, C., K. Yamasaki, M. Goto & M. Takahashi 1978. Pathology of experimental vitamin D deficiency rickets in growing chickens. I. Bone. *Avian Pathology* 7: 491-513.
- Jackman S. 2020. pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political Science Computational Laboratory. United States Studies Centre, University of Sydney. Sydney, New South Wales, Australia. R package version 1.5.5.
- Jackson, H. D. 2009. Comparative behaviour of two juvenile nightjars in captivity. *The Ostrich* 80: 59-61.

- Jansman, H.A.H., J.J. Vogels, A. Van den Burg, P. Ten Den & K.L. Krijgsveld 2023. Het korhoen op de Sallandse Heuvelrug anno 2022. Set van criteria om de uitvoering van noodzakelijke maatregelen voor behoud van de soort te evalueren en om de aantalsontwikkeling van de soort te duiden. Wageningen Environmental Research, Wageningen.
- Johnston, A. E., K. W. T. Goulding & P. R. Poulton 1986. Soil acidification during more than 100 years under permanent grassland and woodland at Rothamsted. *Soil Use and Management* 2: 3-10.
- Johnson, L. S. & R. M. R. Barclay 1996a. Effects of supplemental calcium on the reproductive output of a small passerine bird, the House Wren (*Troglodytes aedon*). *Canadian Journal of Zoology* 74:278-282.
- Johnston, M. S. & E. S. Ivey 2002. Parathyroid and ultimobranchial glands: Calcium metabolism in birds. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* 11: 84-93.
- Jones, L., C. Stevens, E. C. Rowe, R. Payne, S. J. M. Caporn, C. D. Evans, C. Field & S. Dale 2017. Managing for nitrogen, the lesser of two evils. A response to Maes *et al.* *Biological conservation* 212: 495-496.
- Jongmans, A. G., M. W. Van den Berg, M. P. W. Sonneveld, G. J. W. C. Peek & R. M. Van den Berg van Saparoea 2013. Landschappen van Nederland: Geologie, bodemgebruik en landgebruik. 1e editie. Wageningen Academic Publishers, Wageningen.
- Jönsson, K. I. 1997. Nordic Society Oikos Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. *Oikos* 78: 57-66.
- Jubb, M. R., T. A. Wilkin & A. G. Gosler 2006. Eggshell-pigmentation, soil calcium and the local abundance, distribution and diversity of woodland snails (Mollusca). *Ardea* 94: 59-70.
- Kämpfer, S. & T. Fartmann 2019. Breeding populations of a declining farmland bird are dependent on a burrowing, herbivorous ecosystem engineer. *Ecological Engineering* 140: 105592.
- Karlsson, O. & C. Lilja 2008. Eggshell structure, mode of development and growth rate in birds. *Zoology* 111: 494-502.
- Kraaijeveld, R. & H. Bult 2019. Broedvogels en dagactieve zoogdieren in de Bieduinen tussen 1992 en 2015: effecten van verdroging en stikstofdepositie zichtbaar? *Veerkracht*: 1-13.
- Krementz, D. G. & C. D. Ankney 1995. Changes in total body calcium and diet of breeding House Sparrows. *Journal of Avian Biology* 26: 162-167.
- Kwak, R. & J. Louwe Kooijmans 2021. Nederlandse vogels in hun domein. KNNV Uitgeverij, Utrecht. 512 pp.
- Kuper, J., G.J. Van Duinen, M. Nijssen, M. Geertsma & H. Esselink 2000. Is the decline of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in the Dutch coastal dune area caused by a decrease in insect diversity? *The Ring* 22: 1.
- Lammertsma, D. R., J. Burgers, R. J. M. van Kats & H. Siepel 2004. Moerasvogels op peil. Deelrapport 4: Voedselsituatie voor insectenetende moeras-vogels. Wageningen. 1-26 pag.
- Lemaire, A. J. J., E. Brouwer, R. Krekels, A. van Kleunen, V. Mensing, M. Scherpenisse, H. Sierdsema & H. B. M. Tomassen 2012. Stikstofgevoeligheid van vogelrichtlijnsoorten in Limburg Analyse stikstofgevoeligheid in vijf Natura 2000-gebieden.
- Locher, W. P. & H. De Bakker 1990. Bodemkunde van Nederland, Deel 1: Algemene Bodemkunde. 2nd. editie. Malmberg, Den Bosch.
- Ma, N. L., M. Hansen, O. R. Therkildsen, T. K. Christensen, R. S. Tjornlov, S. E. Garbus, P. Lyngs, W. X. Peng, S. S. Lam, A. K. H. Krogh, E. Andersen-Ranberg, J. Sondergaard, F. F. Riget, R. Dietz & C. Sonne 2020. Body mass, mercury exposure, biochemistry and untargeted metabolomics of incubating common eiders (*Somateria mollissima*) in three Baltic colonies. *Environment International* 142: 105866.
- MacLean, S. F. 1974. Lemming bones as a source of calcium for Arctic sandpipers (*Calidris* spp.). *Ibis* 116: 552-557.
- Maes, D., K. Decler, L. De Keersmaecker, J. Van Uytvanck & G. Louette 2017. Intensified habitat management to mitigate negative effects of nitrogen pollution can be detrimental for faunal diversity: A comment on Jones *et al.* (2017). *Biological Conservation* 212: 493-494.
- Mägi, M., R. Mänd, H. Tamm, E. Sisask, P. Kilgas & V. Tilgar 2009. Low reproductive success of great tits in the preferred habitat: A role of food availability. *Ecoscience* 16: 145-157.

- Mägi, M., R. Mänd, A. Konovalov, V. Tilgar & S. J. Reynolds 2012. Testing the structural-function hypothesis of eggshell maculation in the Great Tit: An experimental approach. *Journal of Ornithology* 153: 645-652.
- Mahony, N., E. Nol & T. Hutchinson 1997. Food-chain chemistry, reproductive success, and foraging behaviour of songbirds in acidified maple forests of central Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 75: 509-517.
- Mänd, R., V. Tilgar & A. Leivits 2000a. Calcium, snails, and birds: a case study. *Web Ecology* 1: 63-69.
- Mänd, R., V. Tilgar & A. Leivits 2000b. Reproductive response of Great Tits, *Parus major*, in a naturally base-poor forest habitat to calcium supplementation. *Canadian Journal of Zoology* 78: 689-695.
- Mänd, R. & V. Tilgar 2003. Does supplementary calcium reduce the cost of reproduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 145: 67-77.
- Manuel, A. R., R. M. van Aalst, H. Bastiaens, A. H. M. Bresser, A. Don & J. Zoetelief 1984. Verzuring door atmosferische depositie: Evaluatierapport. Rotterdam, Delft, Den-Haag.
- Maréchal, P. 1991. Is er verband tussen recente populatieontwikkelingen bij Zwarte Mees *Parus ater* en conditie van naaldbomen? *Het Vogeljaar* 39: 256-257.
- Mehring Jr, A. L. & H. W. Titus 1964. The effects of low calcium in the diet of laying chickens. *Poultry Science* 43: 1405-1414.
- Menge, L., M. Diekmann, P. Cunningham & D. Joubert 2007. Bone intake by vultures in Namibia. *Vulture News* 57: 17-23.
- Meunier, C. L., M. J. Gundale, I. S. Sánchez & A. Liess 2016. Impact of nitrogen deposition on forest and lake food webs in nitrogen-limited environments. *Global Change Biology* 22: 164-179.
- Moreno, J. 1984. Search strategies of wheatears (*oenanthe oenanthe*) and stonechats (*saxicola torquata*): adaptive variation in perch height, search time, sally distance and inter-perch move length. *Journal of Animal Ecology* 53: 147-159.
- Mulvihill, R. S., F. L. Newell & S. C. Latta 2008. Effects of acidification on the breeding ecology of a stream-dependent songbird, the Louisiana waterthrush (*Seiurus motacilla*). *Freshwater Biology* 53: 2158-2169.
- Mundy, P. J. & J. A. Ledger 1976. Griffon Vultures, carnivores and bones. *South African Journal of Science* 72: 106-110.
- Musilova, Z., P. Musil, J. Zouhar & S. Polakova 2014. Nest survival in the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus* in fragmented wetland habitats: the effect of nest-site selection. *Ornis Fennica* 91: 138-148.
- Naef-Daenzer, L., B. Naef-daenzer & R. G. Nager 2000. Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *Journal of Avian Biology* 31: 206-214.
- Nager, R. G., C. Ruegger & A. J. V. Noordwijk 1997. Nutrient or Energy Limitation on Egg Formation: A Feeding Experiment in Great Tits. *Journal of Animal Ecology* 66: 495-495.
- Nevalainen, T. J. 1969. The Effect of Calcium-Deficient Diet on the Reproductive Organs of the Hen (*Gallus domesticus*). *Poultry Science* 48: 653-659.
- Nijssen, M., J. Bouwman & H. Siepel 2014a. Hoe zijn negatieve effecten van stikstofdepositie op diersoorten te mitigeren? *De Levende Natuur* 115: 167-171.
- Nijssen, M., B. Wouters, J. Vogels, A. Kooijman, H. Van Oosten, C. Van Turnhout, M. Wallis-de Vries, J. Dekker & I. Janssen 2014b. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in droge duingraslanden eindrapportage 2009-2013. Driebergen.
- Nijssen, M. E., M. F. Wallis De Vries & H. Siepel 2017. Pathways for the effects of increased nitrogen deposition on fauna. *Biological Conservation* 212: 423-431.
- Nijssen, M., M. Geertsma, J. Kuper, G.-J. Van Duinen & R. Versluijs 2018. Fauna als randverschijnsel kansen rondom voedselarme natuurgebieden. *De Levende Natuur* 119: 190-194.
- Nijssen, M. E., H. M. Beijer, R. Bobbink, J. H. Bouwman, G. A. Van Duinen, D. Groenendijk, M. J. Weijters & N. A. C. Smits 2020. Herstelstrategie Bos van arme zandgronden (leefgebied 13). 1095-1115 pag.
- Nyholm, N. E. I. & H. E. Myhrberg 1977. Severe eggshell defects and impaired reproductive capacity in small passerines in Swedish Lapland. *Oikos* 29: 336-341.

- Oldenburger J. 2019. Stand van zaken bos in Nederland. Factsheet ten behoeve van de werkbijeenkomsten Bossenstrategie op 20 en 22 november 2019. Stichting Probos, Wageningen.
- Olsthoorn, A. 2005. Het grote bossterven dat uitbleef. *Het Boornblad*: 16-17.
- Onbekend 1985. Additioneel programma verzuringsonderzoek. 1-17 pag.
- Opdam, P., J. Burgers & G. Muskens 1987. Population trend, reproduction, and pesticides in Dutch Sparrowhawks following the ban on DDT. *Ardea* 75: 205-212.
- Ormerod, S. J., K. R. Bull, C. P. Cummins, S. J. Tyler & J. A. Vickery 1988. Egg Mass and Shell Thickness in Dippers *Cinclus cinclus* in Relation to Stream Acidity in Wales and Scotland. *Environmental Pollution* 55: 107-121.
- Ormerod, S. J. & S. D. Rundle 1998. Effects of experimental acidification and liming on terrestrial invertebrates: implications for calcium availability to vertebrates. *Environmental Pollution* 103: 183-191.
- Osterstrom, O., L. Holm & C. Lilja 2013. Calcium mobilization from the avian eggshell during embryonic development. *Animal Biology* 63: 33-46.
- Owen, K. M. & R. H. Marrs 2000. Creation of heathland on former arable land at Minsmere, Suffolk, UK: the effects of soil acidification on the establishment of *Calluna* and ruderal species. *Biological Conservation* 93: 9-18.
- Pabian, S. E. & M. C. Brittingham 2007. Terrestrial liming benefits birds in an acidified forest in the northeast. *Ecological Applications* 17: 2184-2194.
- Pabian, S. E. & M. C. Brittingham 2011. Soil calcium availability limits forest songbird productivity and density. *The Auk* 128: 441-447.
- Pabian, S. E. & M. C. Brittingham 2012. Soil Calcium and Forest Birds: Indirect Links Between Nutrient Availability and Community Composition. *Ecosystems* 15: 748-760.
- Pabian, S., S. Rummel, W. Sharpe & M. Brittingham 2012a. Terrestrial Liming As a Restoration Technique for Acidified Forest Ecosystems. *International Journal of Forestry Research* 2012.
- Pabian, S. E., N. M. Ermer, W. M. Tzilkowski & M. C. Brittingham 2012b. Effects of Liming on Forage Availability and Nutrient Content in a Forest Impacted by Acid Rain. *PLoS One* 7:e39755.
- Park, C. R., T. Hino & H. Itô 2008. Prey distribution, foliage structure, and foraging behavior of insectivorous birds in two oak species (*Quercus serrata* and *Q. variabilis*). *Ecological Research* 23: 1015-1023.
- Patten, M. A. 2007. Geographic variation in calcium and clutch size. *Journal of Avian Biology* 38: 637-643.
- Piersma, T., A. Koolhaas & A. Dekinga 1993. Interactions between stomach structure and diet choice in shorebirds. *The Auk* 110: 552-564.
- Piersma, T., G. A. Gudmundsson, N. C. Davidson & R. I. G. Morrison 1996. Do arctic breeding Red Knots (*Calidris canutus*) accumulate skeletal calcium before egg laying? *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 74: 2257-2261.
- Piersma, T. 1998. Nordic Society Oikos Phenotypic Flexibility during Migration: Optimization of Organ Size Contingent on the Risks and Rewards of Fueling and Flight? *Journal of Avian Biology* 29: 511-520.
- Piersma, T., G. A. Gudmundsson & K. Lilliendahl 1999. Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long-distance migrating shorebird. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 405-415.
- Pinowska, B. & K. Krasnicki 1985. Changes in the content of magnesium, copper, calcium, nitrogen and phosphorus in female House Sparrows during the breeding cycle. *Ardea* 73: 175-182.
- Pouwels, R., H. Sierdsema & W. K. R. E. Van Wingerden 2006. Aanpassing LARCH, maatwerk in soortmodellen. Wageningen. 1-128 pag.
- Pudil, M. & A. Exnerova, A. 2015. Diet and foraging behaviour of the Whinchat (*Saxicola rubetra*). <https://www.researchgate.net/publication/289531857>
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramsay, S. L. & D. C. Houston 1999. Do acid rain and calcium supply limit eggshell formation for blue tits (*Parus caeruleus*) in the UK? *Journal of Zoology* 247: 121-125.
- Reis, S., P. Grennfelt, Z. Klimont, M. Amann, H. Ap Simon, J. P. Hettelingh, M. Holland, A. C. LeGall, R. Maas, M. Posch, T. Spranger, M. A. Sutton & M. Williams 2012. From acid rain to climate change. *Science* 338: 1153-1154.

- Reynolds, S. J. 2001. The effects of sow dietary calcium during egg-laying on eggshell formation and skeletal calcium reserves in the Zebra Finch *Taeniopygia guttata*. *Ibis* 143: 205-215.
- Reynolds, S. J., R. Mänd, V. Tilgar, R. Mand & V. Tilgar 2004. Review paper Calcium supplementation of breeding birds : directions for future research. *Ibis* 146: 601-614.
- Reynolds, S. J. & C. M. Perrins 2010. Dietary Calcium Availability and Reproduction in Birds. Pag 31-74 *in* C. F. Thompson,(red.), Univ Birmingham, Sch Biosci, Ctr Ornithol, Coll Life & Environm Sci, Birmingham B15 2TT, W Midlands, England.
- Rodhe, H. 2017. Early discoveries - The legacy of Svante Odén. Stockholm.
- Roland Sr, D. A., D. R. Sloan, H. R. Wilson & R. H. Harms 1974. Relationship of Calcium to Reproductive Abnormalities in the Laying Hen (*Gallus domesticus*). *The Journal of Nutrition* 104: 1079-1085.
- Romanoff, A. L. & A. J. Romanoff 1949. *The avian egg*. Wiley, New-York.
- Ruuskanen, S., T. Laaksonen, J. Morales, J. Moreno, R. Mateo, E. Belskii, A. Bushuev, A. Järvinen, A. Kerimov, I. Krams, C. Morosinotto, R. Mänd, M. Orell, A. Qvarnström, F. Slater, V. Tilgar, M. E. Visser, W. Winkel, H. Zang & T. Eeva 2014. Large-scale geographical variation in eggshell metal and calcium content in a passerine bird (*Ficedula hypoleuca*). *Environmental Science and Pollution Research* 21: 3304-3317.
- Sadler, K. C. 1961. Grit selectivity by the female pheasant during egg production. *Journal of Wildlife Management* 25: 339-341.
- Sanz, J. J. & V. García-Navas 2009. Eggshell pigmentation pattern in relation to breeding performance of blue tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Animal Ecology* 78: 31-41.
- Saulnier, A., J. Bleu, A. Boos, I. El Masoudi, P. Ronot, S. Zahn, M. Del Nero & S. Massemin 2020. Consequences of trace metal cocktail exposure in zebra finch (*Taeniopygia guttata*) and effect of calcium supplementation. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 193: 110357.
- Schelhaas M. J., A. P. P. M. Clerkx, W. P. Daamen, J. F. Oldenburger, G. Velema, P. Schnitge, H. Schoonderwoerd & H. Kramer. 2014. *Zesde Nederlandse Bosinventarisatie; Methoden en basisresultaten*. Alterra rapport 2545. Alterra, Wageningen.
- Schelhaas, M. J., S. Teeuwen, J. Oldenburger, G. Beerkens, G. Velema, J. Kremers, B. Lerink, M. J. Paulo, H. Schoonderwoerd, W. Daamen, F. Dolstra, M. Lusink, K. van Tongeren, T. Scholten, I. Pruijsten, F. Voncken, A. P. P. M. Clerkx 2022. *Zevende Nederlandse Bosinventarisatie; Methoden en resultaten*. Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, WOt-rapport 142. 127 pp.
- Scheuhammer, A. M. 1991. Effects of acidification on the availability of toxic metals and calcium to wild birds and mammals. *Environmental Pollution* 71: 329-375.
- Scheuhammer, A. M. 1996. Influence of reduced dietary calcium on the accumulation and effects of lead, cadmium, and aluminium in birds. *Environmental Pollution* 94: 337-343.
- Schifferli, L. 1976. Factors affecting weight and conditions in the House Sparrow particularly when breeding. University of Oxford. PhD Thesis.
- Schlender, M., A. Skibbe, H. Kappes & W. Topp 2007. Complex responses of songbirds to soil acidification of managed beech forests in central Europe. *Ecosystems* 10: 579-587.
- Schmidt-Nielsen, K. 1972. Locomotion - energy cost of swimming, flying and running. *Science* 177: 222-228.
- Schoukens, H. 2017. Nitrogen deposition, habitat restoration and the EU Habitats Directive: moving beyond the deadlock with the Dutch programmatic nitrogen approach? *Biological Conservation* 212: 484-492.
- Schuitmaker, I. 2017. *Onderzoek naar kalkgebrek bij koolmezen (Parus major) op de Hoge Veluwe*, Wageningen.
- Schuurkes, R. & P. Starmans 1987. Effecten van verzuring op het voorkomen van watervogels in kalkarme oppervlaktewateren. *Het Vogeljaar* 35: 57-64.
- Schwenk, K. & M. Rubega 2005. Diversity of Vertebrate Feeding Systems. Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates. 1-14 pag.
- Siddique, A. 2017. *A Comparison of Bird Digestive Systems by Diet*. The Ohio State University. PhD thesis.
- Siepel, H., H. Siebel, T. Verstrael, A. Van den Burg & J. Vogels 2009. Herstel van lange termijn effecten van verzuring en vermessing in het droog zandlandschap. *De Levende Natuur* 110: 124-129.
- Siepel, H., J. Vogels, R. Bobbink, R. J. Bijlsma, E. Jongejans, R. De Waal & M. Weijters 2018. Continuous and cumulative acidification and N deposition induce P limitation of the

- micro-arthropod soil fauna of mineral-poor dry heathlands. *Soil Biology and Biochemistry* 119: 128-134.
- Sierdsema, H. 1995. Broedvogels en beheer. Het gebruik van broedvogelgegevens in het beheer van bos- en natuurterreinen. SBB-rapport 1995-1, SOVON-onderzoeksrapport 1995/04. SBB/SOVON, Driebergen/Beek-Ubbergen.
- Sierdsema, H., A. van Kleunen, L. van den Bremer, L. Sparrius, J. Smit, A. Gmelig Meyling, T. Termaat, J. Kranenbarg, H. Hollander, R. Zollinger & J. Stahl 2016. Leefgebiedenkaarten van de Natura 2000-gebieden en PAS-gebieden. Sovon-rapport 2016/21. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Sierdsema, H., M. Wallis de Vries, C. Kampichler, C. van Swaay & J. Stahl 2018. Trends van vogels en dagvlinders in heideterreinen. Nijmegen, Wageningen, pag.
- Sierdsema, H. & R. Vogel 2020. Ontwikkelingen van broedvogels in het Nationale Park De Hoge Veluwe. Sovon-rapport 2020/02. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Simkin, S. M., E. B. Allen, W. D. Bowman, C. M. Clark, J. Belnap, M. L. Brooks, B. S. Cade, S. L. Collins, L. H. Geiser, F. S. Gilliam, S. E. Jovan, L. H. Pardo, B. K. Schulz, C. J. Stevens, K. N. Suding, H. L. Throop & D. M. Waller 2016. Conditional vulnerability of plant diversity to atmospheric nitrogen deposition across the United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 4086-4091.
- Simkiss, K. 1967a. Calcium in Reproductive Physiology. A Comparative Study of Vertebrates. *Science* 159: 1223-1224.
- Simkiss, K. 1967b. Calcium in reproductive physiology. – Chapman and Hall.
- Sisask, E., R. Mand, M. Magi & V. Tilgar 2010. Parental provisioning behaviour in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* is well adjusted to local conditions in a mosaic of deciduous and coniferous habitat. Taylor & Francis Ltd, Abingdon. 447-457 pag.
- Six, K. M. & R. A. Goyer 1970. Experimental enhancement of lead toxicity by low dietary calcium. *Journal of Laboratory and Clinical medicine* 76: 933-942.
- Smits, N. A. C. & D. Bal 2012. Herstelstrategieën stikstofgevoelige habitats. Alterra, Wageningen.
- Snoeijs, T., T. Dauwe, R. Pinxten, V. M. Darras, L. Arckens & M. Eens 2005. The combined effect of lead exposure and high or low dietary calcium on health and immunocompetence in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Environmental Pollution* 134: 123-132.
- Soons, M. B., M. M. Hefting, E. Dorland, L. P. M. Lamers, C. Versteeg & R. Bobbink 2017. Nitrogen effects on plant species richness in herbaceous communities are more widespread and stronger than those of phosphorus. *Biological Conservation* 212: 390-397.
- Sovon 2018. Vogelatlas van Nederland: Broedvogels, wintervogels en 40 jaar verandering. Kosmos Uitgevers, Utrecht/Antwerpen.
- Sposito, G. 2008. The Chemistry of Soils. 2nd editie. Oxford University Press, Oxford, New-York.
- Starck, J. M. 1998. Structural variants and invariants in avian embryonic and postnatal development. Pag 59-88 in J. M. Starck & R. E. Ricklefs, (red.). Oxford University Press, Oxford.
- Storchova, L. & D. Horak. 2018. Life-history characteristics of European birds. *Global Ecology and Biogeography* 27: 400-406.
- Stuijzand, S., C. Van Turnhout & H. Esselink 2004. Gevolgen van verzuring, vermessing en verdroging en invloed van herstelbeheer op heidefauna. Ede.
- Susic, G. 1981. Crossbill (*Loxia curvirostra* L. 1758) feeding on a mortar in a wall. *Larus* 33-35: 197-200.
- Starck, J. M. & T. Wang 2005. Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates. Science Publishers.
- Svihus, B., M. Choct & H. L. Classen 2013. Function and nutritional roles of the avian caeca: A review. *World's Poultry Science Journal* 69: 249-264.
- Taliaferro, E. H., R. T. Holmes & J. D. Blum 2001. Eggshell characteristics and calcium demands of a migratory songbird breeding in two New England forests. *Wilson Bulletin* 113: 94-100.
- Taylor, T.-G. 1970. The role of the skeleton in egg-shell formation. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00896581>
- Thompson, C. F. 2010. Current Ornithology. Volume 17. Springer, New York.
- Tian, D. & S. Niu 2015. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters* 10.

- Tilgar, V., R. Mand & A. Leivits 1999. Effect of calcium availability and habitat quality on reproduction in Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* and Great Tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 30: 383-391.
- Tilgar, V., R. Mänd, M. Mägi, R. Miind & M. Maigi 2002. Calcium shortage as a constraint on reproduction in great tits *Parus major*: a field experiment. *Journal of Avian Biology* 33: 407-413.
- Tilgar, V., R. Mänd, I. Ots, M. Mägi, P. Kilgas & S. J. Reynolds 2004. Calcium availability affects bone growth in nestlings of free-living great tits (*Parus major*), as detected by plasma alkaline phosphatase. *Journal of Zoology* 263: 269-274.
- Tilgar, V., R. Mand, P. Kilgas & S. J. Reynolds 2005. Chick development in free-living great tits *Parus major* in relation to calcium availability and egg composition. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 590-598.
- Toledo, A., M. N. Andersson, H. L. Wang, P. Salmón, H. Watson, G. C. Burdge & C. Isaksson 2016. Fatty acid profiles of great tit (*Parus major*) eggs differ between urban and rural habitats, but not between coniferous and deciduous forests. *Die Naturwissenschaften* 103: 55-55.
- Tozer, R. 1994. Red Crossbills feeding at mineral sources. *Ontario Birds* 12: 102-108.
- Trevelline, B. K., T. Nuttle, B. A. Porter, N. L. Brouwer, B. D. Hoenig, Z. D. Steffensmeier & S. C. Latta 2018. Stream acidification and reduced aquatic prey availability are associated with dietary shifts in an obligate riparian Neotropical migratory songbird. *PeerJ* 6.
- Tsahar, E., Z. Arad, I. Izhaki & C. Martínez del Rio 2006. Do Nectar- and Fruit-Eating Birds Have Lower Nitrogen Requirements Than Omnivores? an Allometric Test. *The Auk* 123: 1004-1004.
- Turner, A. K. 1982. Timing of laying by swallows (*Hirundo rustica*) and sand martins (*Riparia riparia*). *Journal of Animal Ecology* 51: 29-46.
- Van Delft, S. P. J., P. C. Jansen & R. H. Kemmers 2004. Effectgerichte maatregelen tegen verdroging, verzuring en stikstofdepositie in beekdalen. Ede.
- Van den Bremer, L., C. Kampichler, H. Sierdsema & R. Vogel 2016. Populatieomvang en trend van de Zwarte Specht op de Brabantse Wal. Sovon-rapport 2016/25. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Van den Bremer, L. & C. Van Turnhout 2021. Voorstudie Jaar van de Merel 2022. Sovon-rapport 2021/56. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Van den Burg, A. B. 2000. The causes of egg hatching failures in wild birds, studied in the Barn Owl *Tyto alba* and the Sparrowhawk *Accipiter nisus*. University of Nottingham. PhD thesis.
- Van den Burg, A. 2002. De achteruitgang van de Sperwer *Accipiter nisus* op de ZW-Veluwe; veroorzaakt door predatie of voedseltekort? *Limosa* 75: 159-168.
- Van den Burg, A., A. Dees, T. Huigens, R.-J. Bijlsma & R. de Waal 2014. Voedselkwaliteit en biodiversiteit in bossen van de hoge zandgronden. Rapport nr. 2014/OBN186-DZ, Den Haag. 128 pp.
- Van den Burg, A., R. J. Bijlsma & R. Bobbink 2015. Arme bossen verdienen beter. OBN Deskundigenteam Droog zandlandschap. KNNV Publishing, Zeist.
- Van den Burg, A. & J. Vogels 2016. Dezelfde bomen, maar toch een ander bos. *Vakblad Natuur, Bos & Landschap*: 14-17.
- Van den Burg, A. 2017. Rammelende eieren en brekebenen bij de koolmees: verzuring terug bij af? *Vakblad Natuur, Bos & Landschap* 14: 3-7.
- Van den Burg, A. & J. Vogels 2017. Zuur voor de fauna. *Landschap* 34: 70-79.
- Van den Burg, A. 2018. Hoe voedzaam is het voedsel in onze bossen? *De Levende Natuur* 119: 216-219.
- Van den Burg, A. 2019. Schelpkalk als oplossing voor gebroken pootjes. *Vakblad Natuur, Bos & Landschap* 157: 26-30.
- Van den Burg, A. 2021. The quality of protein sources for egg production in Tawny Owls (*Strix aluco*) and Eurasian Sparrowhawks (*Accipiter nisus*). *Airo* 29: 467-476.
- Van den Burg, A. 2021. Het verdwijnen en verschijnen van calciumgebrek bij zangvogels. *Vakblad Natuur, Bos & Landschap* 180: 28-31.
- Van den Burg, A. B., F. Berendse, H. F. van Dobben, J. Kros, R. Bobbink, J. Roelofs, B. Odé, C. A. M. van Swaay, H. Sierdsema, H. N. Siebel & W. de Vries 2021. Onderzoek naar een ecologisch noodzakelijke reductiedoelstelling van stikstof: stikstof en natuurherstel. Wereld Natuur Fonds. <https://edepot.wur.nl/545316>.
- Van den Burg, J. 1983. De betekenis van zure depositie en luchtverontreiniging voor bos en hout in Nederland. *Bos en Hout Berichten*.

- Van den Burg, J. 1991. Bemesting in de Nederlandse bosbouw. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift*: 28-36.
- Van Diggelen, R., H. Bergsma, R.-J. Bijlsma, R. Bobbink, A. Van den Burg, J. Sevink, H. Siebel, H. Siepel, J. Vogels, W. de Vries & M. Weijters 2019. Steenmeel en natuurherstel een gelukkige relatie of een risicovolle combinatie. *Vakblad Natuur, Bos & Landschap*: 20-23.
- Van Kleunen, A., W. van Manen, M. Nijssen & A. van den Burg 2020. Terreingebruik en voedsel van de Zwarte Specht in Noord-Brabant en Drenthe. *Sovon-rapport 2020/15*. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Van Linden, F. J. M. 1991. De rol van milieugevaarlijke stoffen in veranderingen in de vogelstand in Nederland. *Het Vogeljaar* 39: 98-105.
- Van Oosten, H., R. Versluijs & C. Van Turnhout 2011. Waarom holt de tapuit achteruit? *Natura* 108.
- Van Oosten, H. H., A. B. Van den Burg, R. Versluijs & H. Siepel 2014. Habitat selection of brood-rearing Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* and their invertebrate prey. *Ardea* 102: 61-69.
- Van Oosten, H. H. 2015. On the brink of extinction: biology and conservation of Northern Wheatears in the Netherlands. Radboud University. PhD thesis.
- Van Oosten, H. H. 2016. Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands. *Ardea* 104: 199-212.
- Van Oosten, H. 2022. Lijden (roodborst)tapuiten op de Veluwe onder insectenafname? *De Levende Natuur* 123: 86-91.
- Van Turnhout, C. 2005. Het verdwijnen van de Duinpieper als broedvogel uit Nederland en Noordwest Europa. *Limosa* 78: 1-14.
- Van Turnhout, C., J. Aben, P. Beusink, F. Majoor, H. van Oosten & H. Esselink 2007. Broedsucces en voedsel生态学 van Nederland's kwijnende populatie Tapuiten. *Limosa* 80: 117-122.
- Van Turnhout, C. A. M., E. Brouwer, M. Nijssen, S. Stuijzand, J. Vogels, H. Siepel & H. Esselink 2008. Herstelmaatregelen in heideterreinen; invloed op de fauna (No. 2008/042-O). Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Directie Kennis.
- Van Turnhout, C. A. M., E. J. M. Hagemeyer & R. P. B. Foppen 2010. Long-term population developments in typical marshland birds in The Netherlands. *Ardea* 98: 283-300.
- Van Turnhout, C.A.M., R.P.B. Foppen, R.S.E.W. Leuven, A. Van Strien & H. Siepel 2010. Life-history and ecological correlates of population change in Dutch breeding birds. *Biological Conservation* 143: 173-181.
- Van Turnhout, C., L. Ballering & C. Both 2011. Populatietrends en broedsucces van Bonte Vliegenvangers in Nederland: een update. *Limosa* 84:38-45.
- Van Turnhout, C., F. Majoor, T. Zutt, M. Madhavan & E. Jongejans 2020. Demografie van een populatie Tapuiten in een snel veranderend duinlandschap. *Limosa* 93: 105-116.
- Vel'ky, M., P. Kanuch & A. Kristin 2011. Food composition of wintering great tits (*Parus major*): habitat and seasonal aspects. *Inst Vertebrate Biology As Cr, Brno*. 228-236 pag.
- Velders, G. J. M., J. M. M. Aben, J. A. van Jaarsveld, W. A. J. van Pul, W. J. de Vries & M. C. van Zanten 2010. Grootschalige stikstofdepositie in Nederland - Herkomst en ontwikkeling in de tijd. Den Haag/Bilthoven.
- Verstrael, T., A. Van den Burg, M. Nijssen & W. Teunissen 2018. De zwarte specht helpen zonder spijt te krijgen. *Vakblad Bos, Natuur & Landschap*: 5-7.
- Vogels, J. 2013. Voedsel van korhoenkuikens onder het vergrootglas - De relatie tussen plantkwaliteit en dichtheid van ongewervelde fauna op de Sallandse Heuvelrug. Nijmegen, pag.
- Vogels, J. 2019. Voedsel van Korhoen kuikens opnieuw onder het vergrootglas. Nijmegen.
- Vogels, J., H. Jansman, R. Bobbink, M. Weijters, E. Verbaarschot, P. Ten Den, R. Versluijs & S. Waasdorp 2013. Herstellen van akkers als onderdeel van een intact heidelandschap. Rapport OBN 179-DZ. Den Haag.
- Vogels, J., R. Bobbink, M. Weijters & H. Bergsma 2016. Het droge heidelandschap in de 21e eeuw: aandacht voor mineralogie en historisch landgebruik. *De Levende Natuur* 117: 245-250.
- Vogels, J. J., W. C. E. P. Verberk, L. P. M. Lamers & H. Siepel 2017. Can changes in soil biochemistry and plant stoichiometry explain loss of animal diversity of heathlands? *Biological Conservation* 212: 432-447.
- Vogels, J. J., A. Van den Burg, D. B. Van de Waal, M. Weijters, R. Bobbink, M. Nijssen & M. Wallis de Vries 2020. Imbalanced by overabundance - Effects of nitrogen deposition

- on nutritional quality of producers and its subsequent effects on consumers. VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren, Driebergen. 167 pp.
- Vogels, J., E. Verbaarschot, R. Loeb, M. Weijters, R. Bobbink, H. Bergsma, M. Scherpenisse, P. Verbeek & V. de Jong 2020. Steenmeeltoepassing ten behoeve van herstel biodiversiteit in Het Nationale Park De Hoge Veluwe. Nijmegen.
- Vogels, J., J. Brouwer & G. Jenniskens 2021. Prooiaanbod voor Korhoenkuikens op de Sallandse Heuvelrug. Nijmegen.
- Vogels, J., D. van de Waal, M.F. Wallis De Vries, A. Van den Burg, M. Nijssen, R. Bobbink, M. Berg, H. Olde Venterink & H. Siepel, 2023 (*in press*). Towards a mechanistic understanding of the impacts of nitrogen deposition on food quality in ecology. *Biological Reviews*.
- Wallis De Vries, M. F. & C. A. M. van Swaay 2017. A nitrogen index to track changes in butterfly species assemblages under nitrogen deposition. *Biological Conservation* 212: 448-453.
- Walsberg, G. E. 1983. Ecological energetics: What are the questions? Pag 135-158 *in* A. H. Brush & G. A. Clark Jr,(red.).Cambridge University Press, Cambridge.
- Wäreborn, I. 1992. Changes in the Land Mollusk Fauna and Soil Chemistry in an Inland District in Southern Sweden. *Ecography* 15: 62-69.
- Weijters, M., R. Bobbink, E. Verbaarschot, B. van de Riet, J. Vogels, H. Bergsma & H. Siepel 2018. Herstel van heide door middel van slow release mineralengift -resultaten van 3 jaar steenmeelonderzoek. Driebergen.
- Weimer, V. & K. H. Schmidt 1998. Studies on the egg quality of the Great Tit (*Parus major*) in relation to soil-condition. *Journal Für Ornithologie* 139: 3-9.
- Weisshaupt, N., R. Arlettaz, T. S. Reichlin, A. Tagmann-Ioset & M. Schaub 2011. Habitat selection by foraging Wrynecks *Jynx torquilla* during the breeding season: identifying the optimal habitat profile. Taylor & Francis Ltd, Abingdon. 111-119 pag.
- Wereld Natuur Fonds, 2020. Living Planet Report Nederland. Natuur en landbouw verbonden. Uitgave WNF-Nederland, Zeist.
- White, H. B. 1991. Maternal diet, maternal proteins and egg quality. *in* D. C. Deeming & M. J. W. Ferguson (Eds.), *Incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press.
- Wilkin, T. A., A. G. Gosler, D. Garant, S. J. Reynolds & B. C. Sheldon 2009. Calcium effects on life-history traits in a wild population of the great tit (*Parus major*): analysis of long-term data at several spatial scales. *Oecologia* 159: 463-472.
- Wilson, J. D., A. J. Morris, B. E. Arroyo, S. C. Clark & R. B. Bradbury 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 75: 13-30.
- Xiankai, L., M. Jiangming & D. Shaofeng 2008. Effects of nitrogen deposition on forest biodiversity. *Acta Ecologica Sinica* 28: 5532-5548.
- Zang, H. 1998. Effects of "acid rain" on a population of Great Tit (*Parus major*) in the higher regions of the Harz mountains. *Journal Für Ornithologie* 139: 263-268.
- Zehnder, C. B. & M. D. Hunter 2008. Effects of nitrogen deposition on the interaction between an aphid and its host plant. *Ecological Entomology* **33**: 24-30.
- Zollinger, R., H. Sierdsema, M. J. J. M. Verhofstad, E. T. H. M. Peeters, A. J. P. Smolders & R. van Grunsven 2021. Gebiedskenmerken en het beheer van doelsoorten in het agrarisch leefgebied "Natte dooradering". Specifiek sloten in het veenweidegebied. Driebergen.

Bijlagen

Bijlage 1. Selectie insectenetende vogelsoorten op hoge zandgronden per leefgebied

Deze selectie is gebaseerd op Kwak & Louwe Kooijmans 2021 (zie ook verdeling in domein en broedplek) en aangevuld met data van Sovon (soort als 'niet ingedeeld' onder Domein).

Soort (NL)						Domein (Kwak 2021)
	hoogveen, vennen, vochtige heide	droge heide en stuifzand	naaldbossen	gemengd bos	loofbos	
heide, stuifzand, veen						
boomleeuwerik	x	x				Heide en hoogveen
boompieper	x	x				Heide en hoogveen
braamsluiper		x				<i>niet ingedeeld</i>
draaihals	x	x				Heide en hoogveen
duinpieper		x				Heide en hoogveen
geelgors	x	x				Boerenland
grasmus	x	x				Boerenland
graspieper	x	x				Kust en duin
grauwe klauwier	x	x				Heide en hoogveen
klapekster	x	x				Heide en hoogveen
kneu	x	x				<i>niet ingedeeld</i>
korhoen	x	x				<i>niet ingedeeld</i>
roodborsttapuit	x	x				Heide en hoogveen
steenuil		x				Boerenland
tapuit	x	x				Heide en hoogveen
veldleeuwerik	x	x				Boerenland
witte kwikstaart	x	x				<i>niet ingedeeld</i>
wulp	x	x				Heide en hoogveen
heide en bos						
boomvalk	x	x	x	x	x	<i>niet ingedeeld</i>
fitis	x				x	<i>niet ingedeeld</i>
gekraagde roodstaart	x		x	x	x	<i>niet ingedeeld</i>
groenling	x	x			x	Stedelijk gebied
grote lijster	x				x	Boerenland
houtduif	x	x	x	x	x	Stedelijk gebied
koekoek	x	x			x	<i>niet ingedeeld</i>
koolmees	x		x	x	x	Stedelijk gebied
nachtzwaluw	x	x	x	x		Heide en hoogveen
putter	x			x	x	Stedelijk gebied
roodborst	x		x	x	x	<i>niet ingedeeld</i>
spotvogel	x				x	Boerenland
spreeuw		x		x	x	Boerenland
tjiftjaf	x			x	x	<i>niet ingedeeld</i>
tuinfluiter		x		x	x	<i>niet ingedeeld</i>
wespendief	x	x	x	x	x	<i>niet ingedeeld</i>
winterkoning	x		x	x	x	<i>niet ingedeeld</i>
zomertortel	x				x	Boerenland
zwartkop	x			x	x	<i>niet ingedeeld</i>

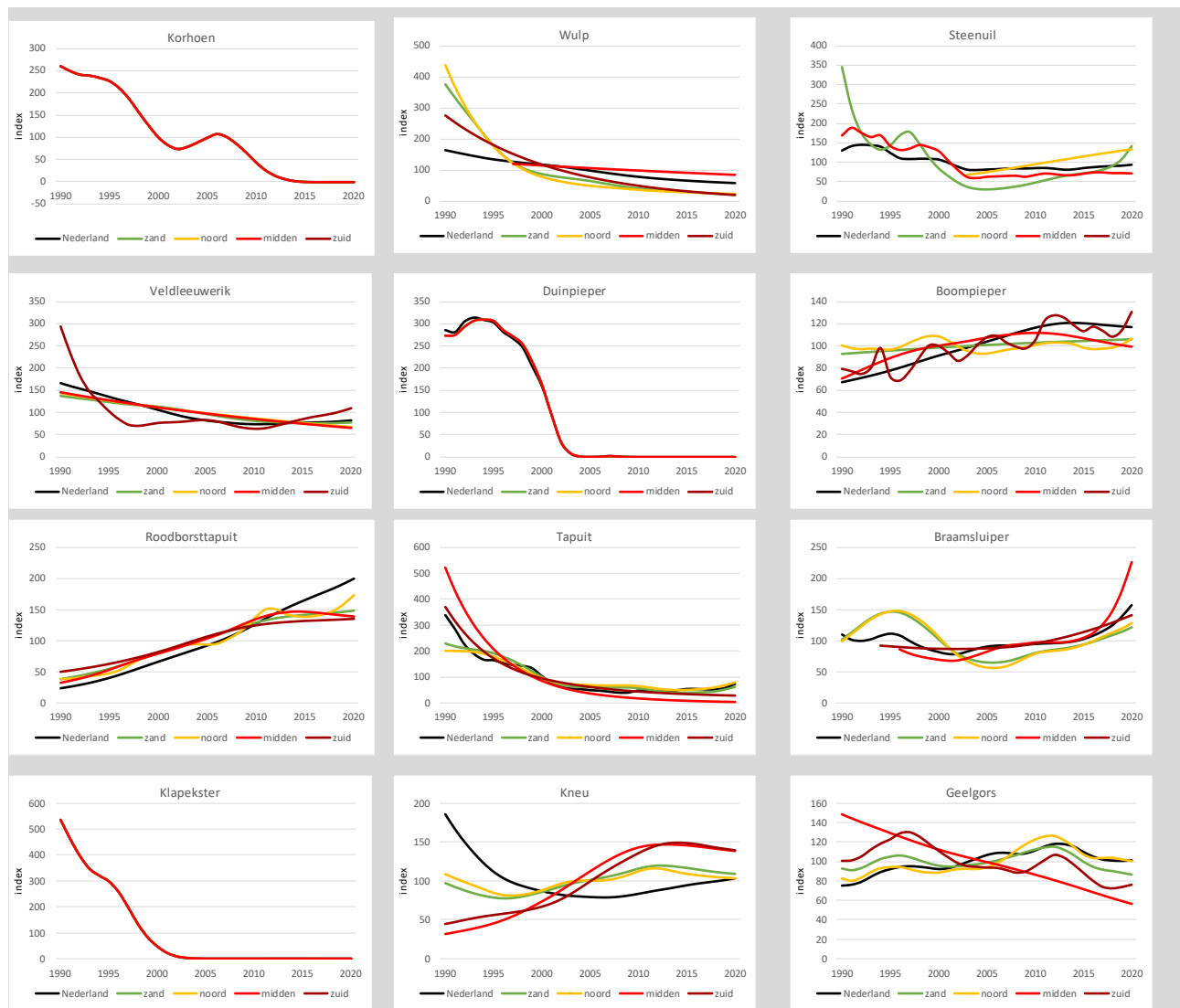
Vervolg Bijlage 1

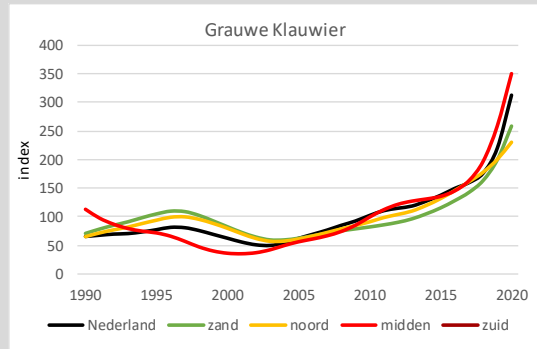
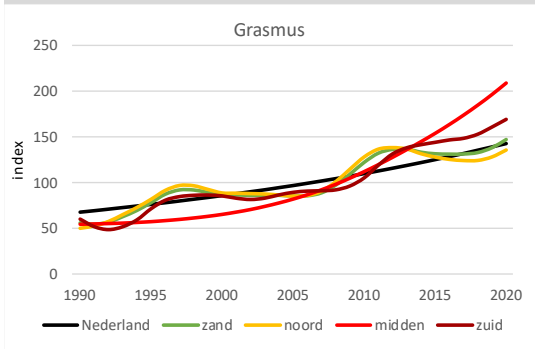
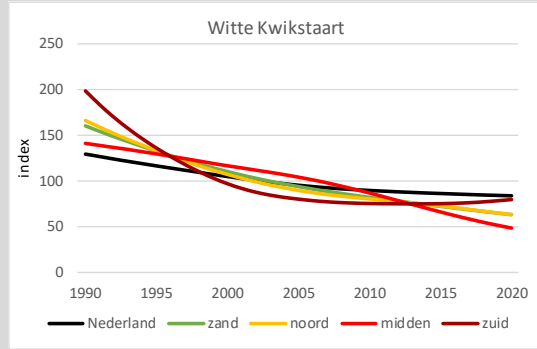
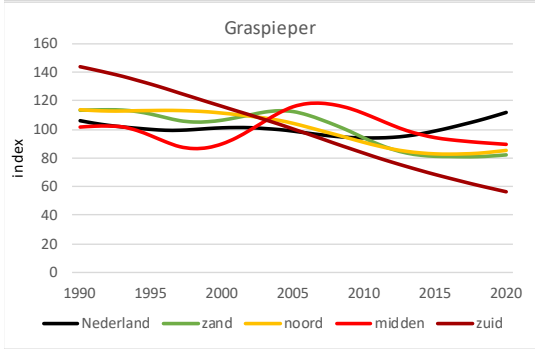
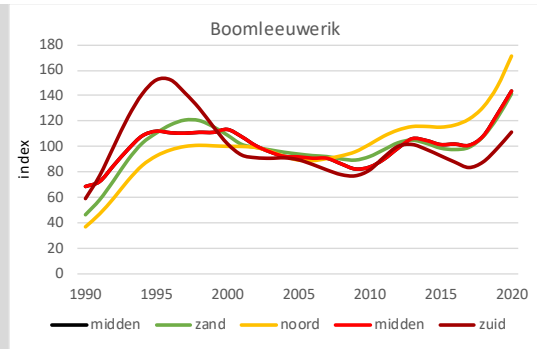
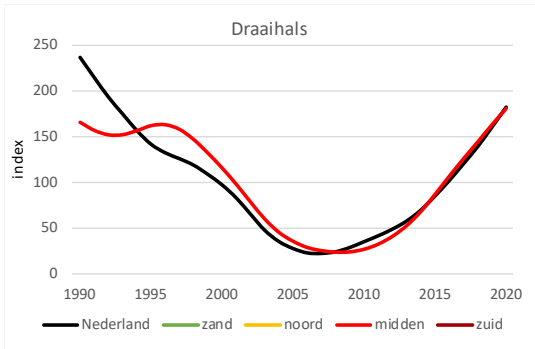
Soort (NL)	hoogveen, venen, vochtige heide				Domein (Kwak 2021)
	droge heide en stuifzand		naaldbossen		
	gemengd bos		loofbos		
naaldbos + gemengd bos					
bonte vliegenvanger		x	x	x	Bos
boomkruiper		x	x	x	Bos
goudhaan		x	x		Bos
goudvink		x	x	x	Bos
grauwe vliegenvanger		x	x	x	Bos
grote bonte specht		x	x	x	Bos
kuifmees		x	x		Bos
matkop		x	x	x	Bos
merel		x	x	x	Stedelijk gebied
pimpelmees		x	x	x	Stedelijk gebied
sijs		x			<i>niet ingedeeld</i>
staartmees		x	x	x	Stedelijk gebied
vink		x	x	x	Bos
zanglijster		x	x	x	Stedelijk gebied
zwarte mees		x	x		Bos
zwarte specht		x	x		Bos
loofbos + gemengd bos					
appelvink				x	Bos
boomklever			x	x	Bos
fluiters			x	x	Bos
glanskop			x	x	Bos
groene specht			x	x	Bos
heggenmus			x	x	Stedelijk gebied
holenduif			x	x	niet ingedeeld
houtsnip			x	x	<i>niet ingedeeld</i>
kleine bonte specht			x	x	Bos
middelste bonte specht				x	Bos
vuurgoudhaan			x	x	Bos
wielewaal			x	x	Bos

Bijlage 2. Trends per vogelsoort

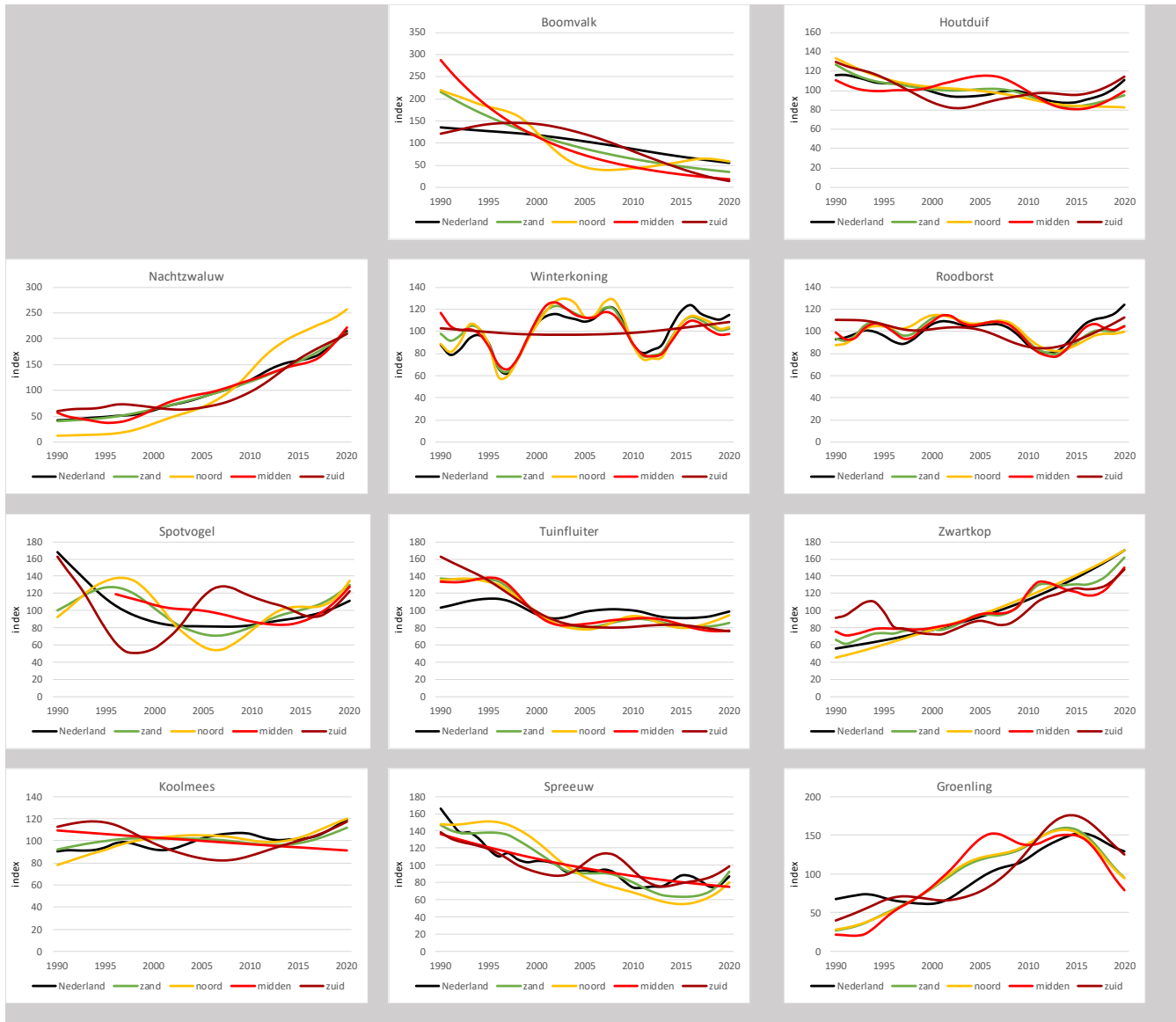
In de grafieken is de flexibele trend per soort weergegeven in de periode 1990-2020 (berekend met het programma TrendSpotter), zowel landelijk als uitgesplitst naar de regio's noord, midden en zuid. Soorten zijn gegroepeerd per leefgebied. Trendberekeningen zijn gebaseerd op telgebieden in droge bossen en heide gelegen op de zandgronden van Hoog-Nederland.

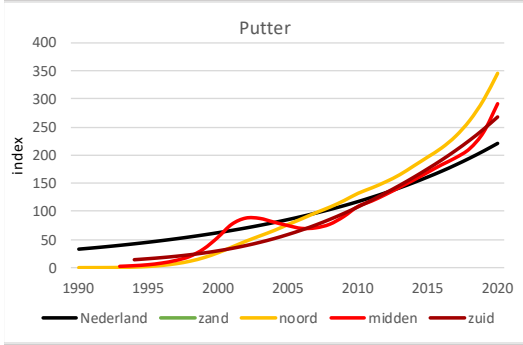
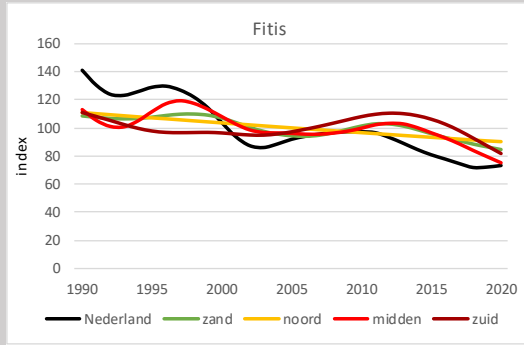
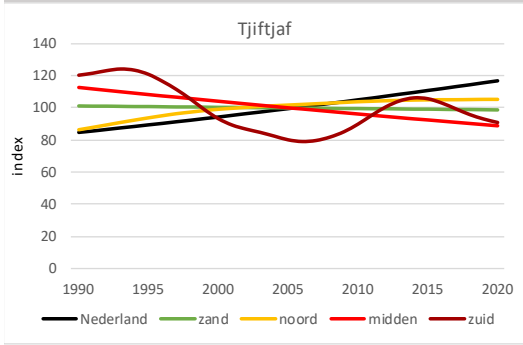
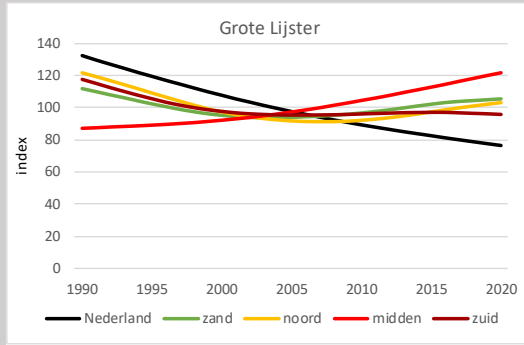
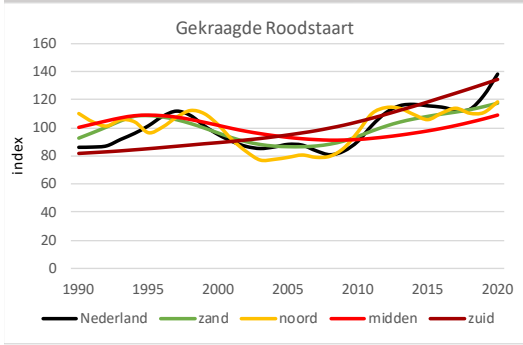
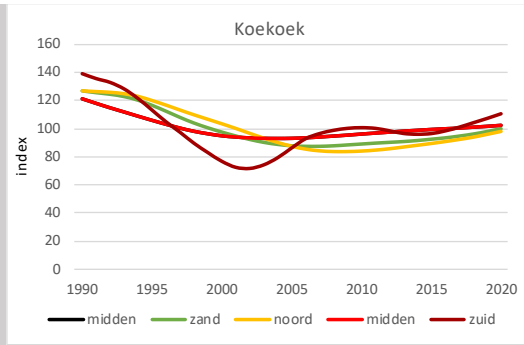
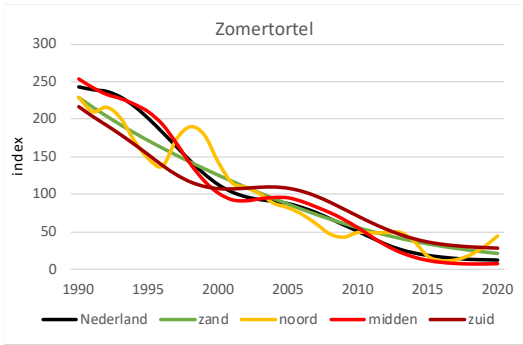
Soorten van heide en stuifzand



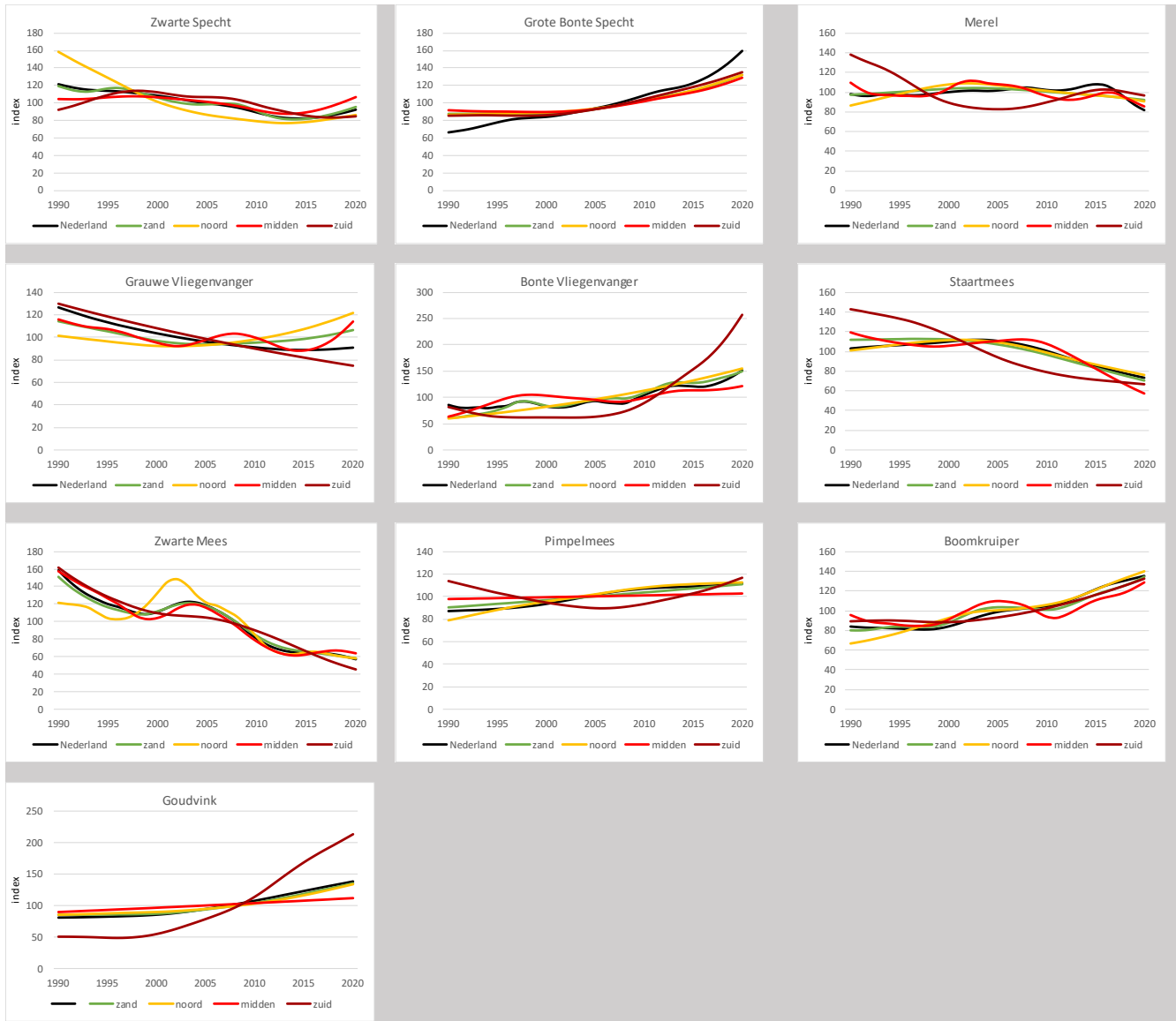


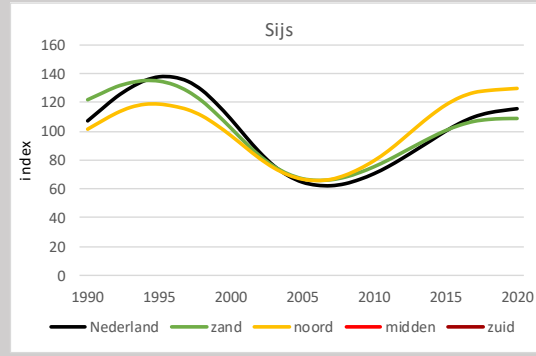
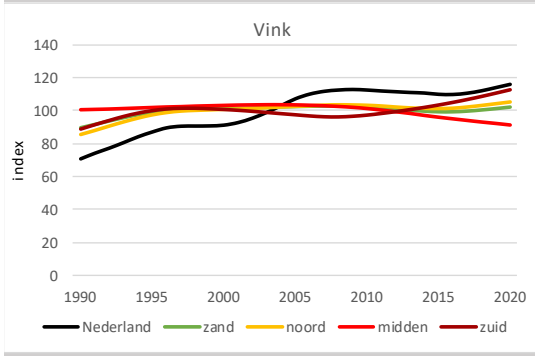
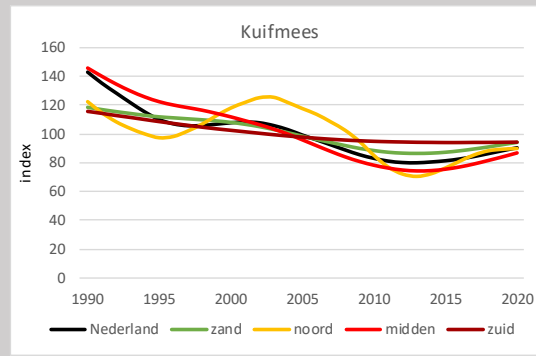
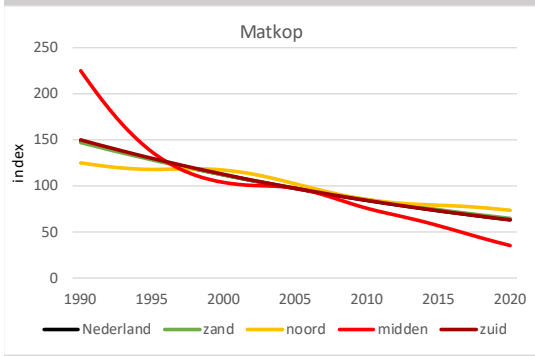
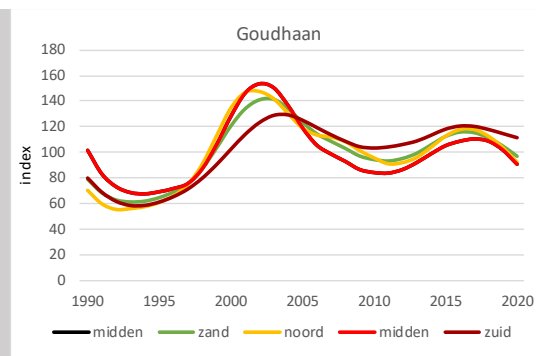
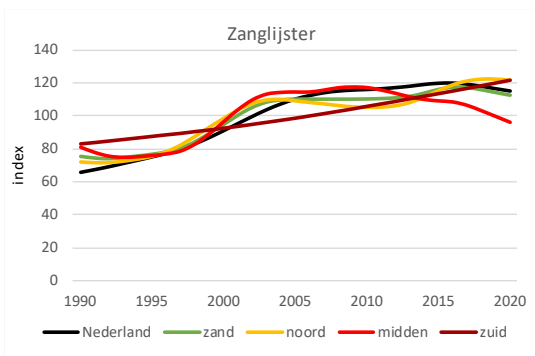
Soorten van heide en bos



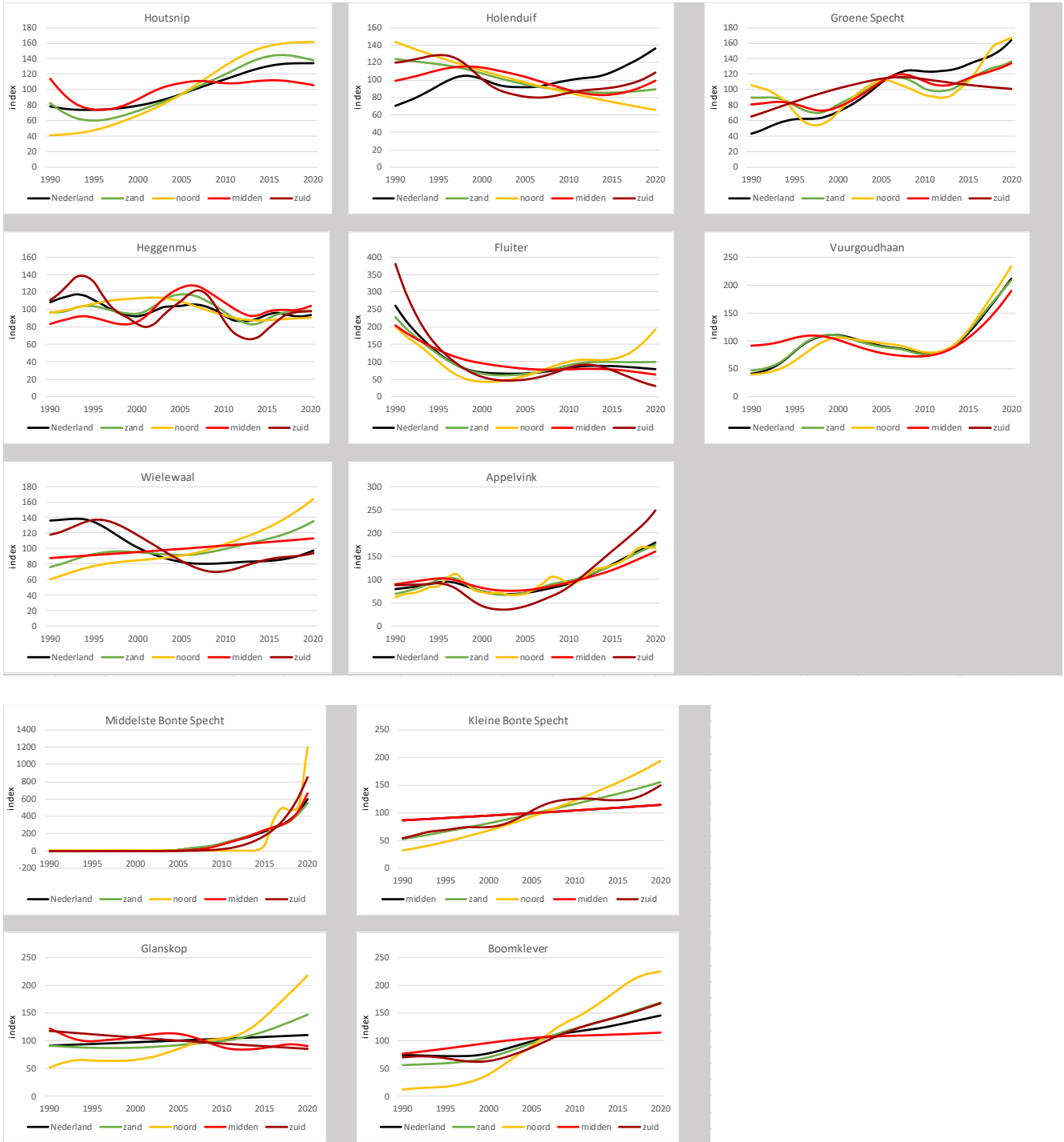


Soorten van naaldbos en gemengd bos





Soorten van loofbos



Bijlage 3. Methoden literatuuronderzoek

1) Verzamelen van literatuur

Artikelen in Peer-reviewed journals

Artikelen in Peer reviewed journals werden gezocht door middel van de Web of Science zoekmachine, waarbij de Web of Science Core Collection doorzocht werd. De zoekstrategie werd door middel van boolean separators (OR, AND) uitgevoerd en opgedeeld in drie verschillende onderdelen (zoekstrings):

- Soorten of soortgroepen: Hawfinch OR "Coccothraustes coccothraustes" OR Bluethroat OR "Luscinia svecica" OR...
- Effect/mechanisme/functie/prooien: Abundance OR Density OR "breeding success" OR invertebrat* OR...
- Aantastingsfactor: "nitrogen deposition" OR acidification OR "acid deposition" OR...

Van elk van bovenstaande categorieën werd door alle auteurs van dit rapport in Excel een relevante lijst samengesteld, en door middel van celformules samengevoegd tot de hierboven beschreven 'zoekstrings'. Deze drie 'zoekstrings' (OR lijsten) werden vervolgens gekoppeld aan elkaar door middel van een 'AND' commando en vervolgens als geheel in Web of Science ingevoerd als zoekopdracht met als field tag "TS" (topic search). Hierdoor werd gezocht naar matches in titel, abstract, keywords en 'keywords plus' in de Web of Science Core Collection. Onderaan deze bijlage is de volledige zoekstring weergegeven.

De Web of Science zoekactie resulteerde in 75 artikelen. Deze zijn vervolgens door het lezen van titel en abstract geselecteerd op relevantie, wat resulteerde in uiteindelijk 46 relevante artikelen. Deze artikelen werden opgenomen in een Mendeley literatuur database. Vervolgens werden uit deze lijst veel voorkomende auteurs in de literatuur database (o.a. Ormerod, Pabian, Graveland,...) geïdentificeerd, en is op deze auteurs in Web of Science gezocht naar aanvullende relevante publicaties en wanneer gevonden, toegevoegd aan de Mendeley literatuur database.

Nederlandstalige en 'grijze' literatuur

Nederlandstalige literatuur werd op 8 februari 2022 gezocht met behulp van Google Scholar met de zoekfunctie 'geavanceerd zoeken'. Hierbij werd gezocht op wetenschappelijke artikelen, rapporten en grijze literatuur waarin de woorden 'stikstof', 'verzuring' of 'vermesting' voorkwamen in de titel en/of de tekst. De zoekfunctie van Google Scholar zorgt hierbij zelf voor truncatie, waardoor ook alle artikelen gevonden worden met de woorden stikstofdepositie, vermestende, etc. Dit werd gecombineerd met het zoeken naar ten minste één van de volgende woorden in titel en/of tekst: 'vogel' (en dus ook weer: vogel-ei, vogels, vogelpopulatie etc.). Exclusief citaten, beperkt tot de periode 1970-2022 en beperkt tot Nederlandse websites leverde dit 660 resultaten op. Op basis van de titel van de resultaten werd besloten om eventueel de volledige tekst te downloaden en te beoordelen op geschiktheid.

Aanvullend op deze zoekactie werd met behulp van de website <https://natuurtijdschriften.nl/> gezocht naar relevante literatuur door het zoeken op soortnamen van de voor deze studie

relevant bevonden vogelsoorten. Indien dat per soort meer dan 10 resultaten opleverde, werd de soortnaam gecombineerd met de woorden 'stikstof', 'stikstofdepositie', 'verzuring' of 'vermesting'. Ten derde werd de zoekfunctie van Limosa, het tijdschrift van de Nederlands Ornithologische Unie en Sovon Vogelonderzoek Nederland, gebruikt om op soortnaam of op het begrip 'stikstofdepositie' (en synoniemen) te zoeken naar relevante artikelen.

Grijze literatuur werd doorzocht met behulp van de Greeni Global Search-database (de bibliotheek voor het groene HBO) met gebruik van dezelfde bovengenoemde zoekstrategie. Tenslotte werd de Sovon-website doorzocht op dezelfde zoektermen en werden collega's bevraagd voor het aanleveren van door hen relevant geachte publicaties.

In totaal zijn er 21 Nederlandstalige artikelen gevonden. Alle vergaarde literatuur werd vervolgens toegevoegd aan de Mendeley literatuur database.

Literatuur over behoeften en eigenschappen van vogels

Het OBN-rapport over voedselkwaliteit (Vogels *et al.* 2020) heeft laten zien dat stikstof via verschillende routes een impact kan hebben op de voedselkwaliteit en daarmee op (onvervulde) behoeften en de fysiologie van vogels. Behalve de geschiktheid van habitat (als die niet op orde is, zal het dier zich niet vestigen) zijn vanuit het perspectief van de vogel de prooibeschikbaarheid (met de vereiste diversiteit aan prooien die tezamen het menu bepalen) en de prooiqualiteit de belangrijkste potentiële risicofactoren voor succesvolle overleving en reproductie. Stikstof heeft invloed op elk van deze drie factoren, maar in het kader van deze studie, zijn met name de laatste twee relevant. De vragen die als gevolg hiervan centraal komen te staan zijn: 1) welke eigenschappen hebben vogelsoorten om schaarse in prooien of bepaalde prooitypen op te vangen en 2) welke eigenschappen hebben vogelsoorten om aantasting van de voedselkwaliteit te mitigeren of compenseren?

Op basis van bovenstaande vragen is literatuur gezocht over (potentiële) soort-eigenschappen welke interfereren met de drie factoren. Gegevens over de volgende eigenschappen zijn mogelijk van belang in het vervolg van dit project: energiebehoefte, locomotie (om prooien te vangen en migratie), prooiopname (in relatie tot jachtstrategie), eigenschappen van het maag-darmstelsel (prooiopslag, verteringsefficiëntie, gebruik van darmbacteriën), lever (als opslag van (micro-) nutriënten en ombouw-capaciteit van aminozuren en eiwitten) en het gebruik van het skelet als calciumbron in relatie tot eiproductie. De gebruikte zoektermen zijn:

- skeleton mass bird clutch
- passerine obligate insectivore diet
- bird diet portion mixed insectivore herbivore
- bird diet insectivore herbivore
- bird diet insectivore Europe
- composition diet bird detritivore herbivore
- insectivore diet bird detritivore herbivore
- calcium source diet bird
- calcium source insectivore bird snail
- egg shell mass skeleton mass bird
- avian egg shell mass skeleton mass
- skeleton mass birds
- skeletal mass bird
- skeletal mass bird calcium
- avian skeletal mass
- calcium separation bird breeding skeletal
- avian medullary bone
- intestine caecum length bird
- avian intestine caecum length
- avian intestine caecum length body mass
- intestine caecum gizzard bird size
- avian gut size caecum
- bird gut size caecum
- avian gut length
- organ size relative body mass bird
- organ mass relative body mass bird

- proportional bone mass skeleton parts bird
 - proportional bone mass skeleton bird
 - proportional mass skeleton bird
 - humerus mass bird skeleton
 - femur mass bird skeleton
 - intestine length efficiency bird digestion
 - gut length efficiency bird digestion
 - digestive tract length insectivorous bird digestion efficiency
 - gut length insectivorous bird digestion efficiency
 - gut length bird digestion
 - gut length avian digestion efficiency
 - liver size migratory birds
 - liver size body mass bird
 - liver size amino acid synthesis
 - phenotypic plasticity migrant bird
 - phenotypic plasticity migratory bird
 - phenotypic plasticity organ bird
 - phenotypic flexibility organ bird
 - owl caeca urine acid metabolism
 - bird caeca urine acid metabolism
 - bird caeca uric acid metabolism
 - locomotion foraging oenanthe saxicola
 - locomotion oenanthe saxicola
 - foraging technique oenanthe saxicola
 - prey handling insectivores
 - prey handling wheatear
 - foraging efficiency nightjar
 - optimal foraging theory insectivorous birds
 - optimal foraging insectivorous birds
 - chick rearing income capital bird
 - income capital breeding
 - breeding strategy income capital
 - income capital young rearing bird
-
- vogel darmlengte
 - dunne darm lengte
 - vogel darm
 - vogel caecum
 - vogel caeca
 - vogel blindzak
 - vogel blinde darm
 - dunne darm lengte
 - caeca
 - blindzak
 - orgaan
 - lever
 - anatomie
 - inwendige anatomie
 - ei lengte breedte massa vogel
 - ei formaat vogel
 - ei formaat massa
 - ei formaat
 - ei afmetingen vogel

Resulterende literatuur, screening en opslag

Alle gevonden publicaties over de relatie tussen stikstofdepositie (verzuring en vermesting) en effecten op broedvogels zijn samengevoegd in een Mendeley literatuur database. In totaal zijn 97 artikelen en rapporten verdeeld over de auteurs voor een eerste screening over het onderwerp, hypothesen en conclusies. Om de resultaten uit dit onderzoek goed te kunnen vergelijken, zijn alle bronnen samengevat in een tabel met daarin de volgende informatie:

Metadata bron:

- Auteur
- Jaartal
- Tijdschrift (titel)
- Type publicatie

Onderzochte soort en leefomgeving:

- Soort of soortgroep
- Land
- Regio
- Gebied
- Habitat

Soort studie:

- Voedselaanbod
- Dieetonderzoek
- Trendanalyse populatie
- Trait-analyse
- Voedsel-experiment
- Meta analyse
- Populatiodynamica veld
- Broedbiologisch onderzoek
- Vergelijkend correlatief onderzoek

Onderwerp:

- N-depositie
- Eutrofiering algemeen
- Verzuring/calciumgebrek
- Habitat geschiktheid

Maatregel:

- Bekalking/steenmeel
- Plaggen/chopperen
- Bosbeheer

Daarnaast is genoteerd wat de resultaten waren van het betreffende onderzoek en wat de relevantie was voor deze studie.

- Hypothese artikel: de hypothese die ten grondslag lag aan de publicatie.
- Conclusie artikel: is de hypothese aangenomen of verworpen, zijn er nieuwe inzichten?
- Eigen hypothese: voor dit onderzoek opgestelde hypothese over (een deel van) het doorwerken van verhoogde N-depositie op broedvogels via het voedselaanbod.
- Mechanisme: indien van toepassing; de causale mechanismen die de effecten van verhoogde N-depositie op vogels verklaren.
- Opmerking: opmerkingen die van belang waren om de resultaten van het onderzoek te duiden.

Zoekstring Web of Science

Onderstaande zoekstring is op 13 januari 2022 ingevoerd op Web of Science.

TS=(("Hawfinch" OR "Bluethroat" OR "Pied Flycatcher" OR "Eurasian Nuthatch" OR "Short-toed Treecreeper" OR "Wood Lark" OR "Tree Pipit" OR "Northern Hobby" OR "Lesser Whitethroat" OR "Little Grebe" OR "Northern Wryneck" OR "Tawny Pipit" OR "Willow Warbler" OR "Wood Warbler" OR "Yellowhammer" OR "Common Redstart" OR "Yellow Wagtail" OR "Black-necked Grebe" OR "Marsh Tit" OR "Goldcrest" OR "Northern Bullfinch" OR "Whitethroat" OR "Meadow Pipit" OR "Red-backed Shrike" OR "Spotted Flycatcher" OR "Stone-Curlew" OR "Green Woodpecker" OR "Western Greenfinch" OR "Great Spotted Woodpecker" OR "Mistle Thrush" OR "Dunnock" OR "Stock Pigeon" OR "Wood Pigeon" OR "Eurasian Woodcock" OR "Great Grey Shrike" OR "Lesser Spotted Woodpecker" OR "Linnet" OR "Eurasian Cuckoo" OR "Great Tit" OR "Crested Tit" OR "Willow Tit" OR "Blackbird" OR "Nightingale" OR "European Nightjar" OR "Winchat" OR "Blue Tit" OR "Eurasian Goldfinch" OR "Reed Bunting" OR "European Robin" OR "Common Stonechat" OR "Spruce Siskin" OR "Icterine Warbler" OR "Common Starling" OR "Long-tailed Tit" OR "Little Owl" OR "Northern Wheatear" OR "Chiff-chaff" OR "Garden Warbler" OR "Eurasian Sky Lark" OR "Chaffinch" OR "Firecrest" OR "Western Honey Buzzrd" OR "Golden Oriole" OR "Winter Wren" OR "Green-winged Teal" OR "Pied White Wagtail" OR "Western Curlew" OR "Song Thrush" OR "Turtle Dove" OR "Coal Tit" OR "Black Woodpecker" OR "Blackcap" OR "Coccothraustes coccothraustes" OR "Luscinia svecica" OR "Ficedula hypoleuca" OR "Sitta europaea" OR "Certhia brachydactyla" OR "Lullula arborea" OR "Anthus trivialis" OR "Falco subbuteo" OR "Sylvia curruca" OR "Tachybaptus ruficollis" OR "Jynx torquilla" OR "Anthus campestris" OR "Phylloscopus trochilus" OR "Phylloscopus sibilatrix" OR "Emberiza citrinella" OR "Phoenicurus phoenicurus" OR "Motacilla flava" OR "Podiceps nigricollis" OR "Parus palustris" OR "Regulus regulus" OR "Pyrrhula pyrrhula" OR "Sylvia communis" OR "Anthus pratensis" OR "Lanius collurio" OR "Muscicapa striata" OR "Burhinus oediconemus" OR "Picus viridis" OR "Carduelis chloris" OR "Picoides major" OR "Turdus viscivorus" OR "Prunella modularis" OR "Columba oenas" OR "Columba palumbus" OR "Scolopax rusticola" OR "Lanius excubitor" OR "Picoides minor" OR "Acanthis cannabina" OR "Cuculus canorus" OR "Parus major" OR "Parus cristatus" OR "Parus montanus" OR "Turdus merula" OR "Luscinia megarhynchos" OR "Caprimulgus

europaeus" OR "Saxicola rubetra" OR "Parus caeruleus" OR "Carduelis carduelis" OR "Emberiza schoeniclus" OR "Erithacus rubecula" OR "Saxicola torquata" OR "Carduelis spinus" OR "Hippolais icterina" OR "Sturnus vulgaris" OR "Aegithalos caudatus" OR "Athene noctua" OR "Oenanthe oenanthe" OR "Phylloscopus collybitus" OR "Sylvia borin" OR "Alauda arvensis" OR "Fringilla coelebs" OR "Regulus ignicapillus" OR "Pernis apivorus" OR "Oriolus oriolus" OR "Troglodytes troglodytes" OR "Anas crecca" OR "Motacilla alba" OR "Numenius arquata" OR "Turdus philomelos" OR "Streptopelia turtur" OR "Parus ater" OR "Dryocopus martius" OR "Sylvia atricapilla" OR "passerine" OR songbird* OR passeriformes OR woodpecker* OR piciformes OR dove* OR pigeon* OR columbidae OR "wild bird*") AND (Abundance OR Density OR "Breeding success" OR "Nest success" OR "Clutch size" OR "vital rates" OR "nestling growth" OR phenology OR life-history OR "life history" OR "body size" OR "shell thickness" OR "egg size" OR "juvenile survival" OR Diet OR "food availability" OR "food quality" OR "food abundance" OR "food accessibility" OR "nest location" OR "nest site" OR "nest site availability" OR "trophic mismatch" OR migration OR migratory OR "migratory behaviour" OR "calcium intake" OR specialist* OR generalist* OR insectivor* OR omnivor* OR frugivor* OR "feeding guild*" OR prey OR macrofauna OR biodivers* OR "food density" OR "prey density" OR biomass* OR "food peak" OR invertebrat* OR lepidoptera* OR caterpillar* OR orthoptera* OR grasshopper* OR spider* OR insect* OR beetle* OR butterfly* OR Aphid* OR wasp* OR bee OR bees OR Diptera* OR Carabid* OR "plant-hopper*" OR "leaf-hopper*" OR hemiptera* OR snail* OR gastropod* OR millipede* OR diplopoda OR centipede* OR chilopoda OR deficiency OR calcium OR "essential amino acid*" OR "amino acid*" OR strategy OR tactic* OR trait* OR "trait-group*" OR reproduction OR development OR synchronization OR dispersal OR "body size" OR "body mass" OR "generation time" OR fecundity OR "brood number" OR "natal dispersal" OR foraging OR range OR "territory size") AND ("Nitrogen deposition" OR Acidification OR "acid deposition" OR N-deposition OR eutrophication OR "acid rain"))

Bijlage 4. Overzicht bronnen literatuuronderzoek

Auteur(s)	Jaartal	Publicatie	Type publicatie
Albers, P. H. & M. B. Camardese	1993	Environmental Toxicology and Chemistry	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Bijlsma, R.G.	2014	Drentse Vogels	Nederlandstalig artikel
Blum, J. D., E. H. Taliaferro & R. T. Holmes	2001	Oecologia	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Broekmeyer, M. E. A., J. Kros, A. G. M. Schotman, A. van Kleunen & G. W. Wamelink	2012	rapport Alterra	Rapport
Brotans, L., M. Magrans, L. Ferrus & J. Nadal	2011	Canadian Journal of Zoology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Bureš, S. & K. Weidinger	2003	Oecologia	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Bureš, S. & K. Weidinger	2001	Journal of Avian Biology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Costa, R. A., T. Eeva, C. Eira, J. Vaqueiro & J. V. Vingada	2011	Ecoscience	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Crozier, G. E. & D. E. Gawlik	2002	Condor	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Dauwe, T., T. Snoeijls, L. Bervoets, R. Blust & M. Eens	2006	Animal Biology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Dawson, R. D. & M. T. Bidwell	2005	Journal of Avian Biology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Dekhuijzen, H. M. & G. P. J. Schuijff	1996	Limosa	Nederlandstalig artikel
Drent, P. J. & J. W. Woldendorp	1989	Nature	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Eeva, T. & E. Lehikoinen	1995	Oecologia	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Eeva, T. & E. Lehikoinen	2004	Functional Ecology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Eeva, T., K. Rainio & O. Suominen	2010	Science of the Total Environment	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Eeva, T., M. Ojanen, O. Rasanen & E. Lehikoinen	2000	Environmental Pollution	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Espín, S., S. Ruiz, P. Sánchez-Virosta & T. Eeva	2016	Environmental Science and Pollution Research	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
García-Navas, V., J. J. Sanz, S. Merino, J. Martínez-de la Puente, E. Lobato, S. del Cerro, J. Rivero, R. de Castaneda & J. Moreno	2011	Journal of Ornithology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Glooschenko, V., P. Blancher, J. Herskowitz, R. Fulthorpe & S. Rang	1986	Water, Air, and Soil Pollution	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Gosler, A. G. & T. A. Wilkin	2017	Bird Study	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Graveland, J.	1991	voortgangsrapport NIOO (Op het Vinkentouw)	Rapport
Graveland, J.	1998	Environmental Reviews	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Graveland, J.	1996	Canadian Journal of Zoology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Graveland, J.	1995		PhD-thesis
Graveland, J. & A. E. Berends	1997	Physiological Zoology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Graveland, J. & R. H. Drent	1997	Journal of Animal Ecology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Graveland, J. & R. van der Wal	1996	Oecologia	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Graveland, J. & T. van Gijzen	1994	Ardea	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Graveland, J., R. van der Wal, J. van Balen & A. J. van Noordwijk	1994	Nature	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Green, A. J., B. B. Georgiev, A. L. Brochet, M. Gauthier-Clerc, H. Fritz & M. Guillemain	2010	European Journal of Wildlife Research	Peer-reviewed internationaal tijdschrift

Auteur(s)	Jaartal	Publicatie	Type publicatie
Hahn, S., S. Bauer & M. Klaassen	2008	Freshwater Biology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Hames, R. S., J. D. Lowe, S. B. Swarthout & K. V. Rosenberg	2006	Ecology and Society	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Hames, R. S., K. V. Rosenberg, J. D. Lowe, S. E. Barker & A. A. Dhondt	2002	PNAS	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Hargitai, R., M. Herényi, G. Nagy, Z. Nyiri, Z. Eke & J. Török	2016	Journal of Ornithology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Jubb, M. R., T. A. Wilkin & A. G. Gosler	2006	Ardea	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Kampfer, S. & T. Fartmann	2019	Ecological Engineering	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Kraaijeveld, R. & H. Bult	2019	Veerkracht	Nederlandstalig artikel
Kuper, J., Van Duinen, G. J., Nijssen, M., Geertsma, M., & Esselink, H.	2000	The Ring	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Lammertsma, D. R., J. Burgers, R. J. M. van Kats & H. Siepel	2004	rapport Alterra	Rapport
Lemaire, A. J. J., E. Brouwer, R. Krekels, A. van Kleunen, V. Mensing, M. Scherpenisse, H. Sierdema & H. B. M. Tomassen	2012	rapport SOVON	Rapport
Ma, N. L., M. Hansen, O. R. Therkildsen, T. K. Christensen, R. S. Tjornlov, S. E. Garbus, P. Lyngs, W. X. Peng, S. S. Lam, A. K. H. Krogh, E. Andersen-Ranberg, J. Sondergaard, F. F. Rget, R. Dietz & C. Sonne	2020	Environment international	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Mägi, M., R. Mänd, H. Tamm, E. Sisask, P. Kilgas & V. Tilgar	2009	Ecoscience	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Mahony, N., E. Nol & T. Hutchinson	1997	Canadian Journal of Zoology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Mänd, R. & V. Tilgar	2003	Ibis	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Mänd, R., V. Tilgar & A. Leivits	2000	Canadian Journal of Zoology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Mänd, R., V. Tilgar & A. Leivits	2000	Web Ecology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Muivihill, R. S., F. L. Newell & S. C. Latta	2008	Freshwater Biology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Musilova, Z., P. Musil, J. Zouhar & S. Polakova	2014	Ornis Fennica	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Nijssen, M. E., H. M. Beijer, R. Bobbink, J. H. Bouwman, G. A. Van Duinen, D. Groenendijk, M. J. Weijters & N. A. C. Smits	2020	rapport	Rapport
Nyholm, N. E. I. & H. E. Myhrberg	1977	Oikos	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Ormerod, S. J. & S. D. Rundle	1998	Environmental Pollution	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Ormerod, S. J., K. R. Bull, C. P. Cummins, S. J. Tyler & J. A. Vickery	1988	Environmental Pollution	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Osterstrom, O., L. Holm & C. Lijla	2013	Animal Biology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Owen, K. M. & R. H. Marrs	2000	Biological Conservation	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Pabian, S. E. & M. C. Brittingham	2007	Ecological Applications	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Pabian, S. E. & M. C. Brittingham	2012	Ecosystems	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Pabian, S. E. & M. C. Brittingham	2011	The Auk	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Patten, M. A.	2007	Journal of Avian Biology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Ramsay, S. L. & D. C. Houston	1999	Journal of Zoology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Reynolds, S. J.	2001	Ibis	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Reynolds, S. J. & C. M. Perrins	2010	Current Ornithology	Boek sectie

Auteur(s)	Jaartal	Publicatie	Type publicatie
Reynolds, S. J., R. Mänd, V. Tilgar, R. Mand & V. Tilgar	2004	Ibis	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Ruuskanen, S., T. Laaksonen, J. Morales, J. Moreno, R. Mateo, E. Belskii, A. Bushuev, A. Järvinen, A. Kerimov, I. Krams, C. Morosinotto, R. Mänd, M. Orell, A. Qvarnström, F. Slater, V. Tilgar, M. E. Väster, W. Winkel, H. Zang & T. Eeva	2014	Environmental Science and Pollution Research	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Saulhier, A., J. Bleu, A. Boos, I. ElMasoudi, P. Ronot, S. Zahn, M. Del Nero & S. Massemin	2020	Ecotoxicology and Environmental Safety	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Scheuhammer, A. M.	1996	Environmental Pollution	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Scheuhammer, A. M.	1991	Environmental Pollution	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Schlender, M., A. Skibbe, H. Kappes & W. Topp	2007	Ecosystems	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Schuitmaker, I	2017		Studentenonderzoek
Schuurkes, R. & P. Starmans	1987	Het Vogeljaar	Nederlandstalig artikel
Sierdsema, H., M. Wallis de Vries, C. Kampichler, C. van Swaay & J. Stahl	2018	rapport Sovon	Rapport
Snoeijjs, T., T. Dauwe, R. Pinxten, V. M. Darras, L. Arckens & M. Eens	2005	Environmental Pollution	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Tallaferro, E. H., R. T. Holmes & J. D. Blum	2001	Wilson Bulletin	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Tilgar, V., R. Mand & A. Leivits	1999	Journal of Avian Biology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Tilgar, V., R. Mänd, I. Ots, M. Mägi, P. Kilgas & S. J. Reynolds	2004	Journal of Zoology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Tilgar, V., R. Mänd, M. Mägi, R. Mänd & M. Maigi	2002	Journal of Avian Biology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Tilgar, V., R. Mand, P. Kilgas & S. J. Reynolds	2005	Physiological and Biochemical Zoology	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Trevelline, B. K., T. Nuttle, B. A. Porter, N. L. Brouwer, B. D. Hoening, Z. D. Steffensmeier & S. C. Latta	2018	PeerJ	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Van den Burg, A.	2021	Vakblad Natuur, Bos & Landschap	Nederlandstalig artikel
Van den Burg, A.	2018	De Levende Natuur	Nederlandstalig artikel
Van den Burg, A.	2002	Limosa	Nederlandstalig artikel
Van den Burg, A.	2017	Vakblad Natuur, Bos & Landschap	Nederlandstalig artikel
Van den Burg, A. & J. Vogels	2017	Landschap	Nederlandstalig artikel
Van den Burg, A., A. Dees, T. Huigens, R.-J. Bijlsma & R. de Waal	2014	OBN rapport	Rapport
Van Kleunen, A., W. van Manen, M. Nijssen & A. van den Burg	2020	rapport Sovon	Rapport
Van Linden, F. J. M.	1991	Het Vogeljaar	Nederlandstalig artikel
Van Oosten, H. H.	2016	Ardea	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Van Oosten, H. H., A. B. van den Burg, R. Versluijs & H. Siepel	2014	Ardea	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Van Oosten, H., R. Versluijs & C. van Turnhout	2011	Natura	Nederlandstalig artikel
Van Turnhout, C.	2005	Limosa	Nederlandstalig artikel
Van Turnhout, C. A. M., E. J. M. Hagemeyer & R. P. B. Foppen	2010	Ardea	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Vogels, J.	2019	rapport St. Bargerveen	Rapport
Vogels, J.	2013	rapport St. Bargerveen	Rapport
Vogels, J., J. Brouwer & G. Jenniskens	2021	rapport St. Bargerveen	Rapport
Weimer, V. & K. H. Schmidt	1998	Journal Für Ornithologie	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Wilkin, T. A., A. G. Gosler, D. Garant, S. J. Reynolds & B. C. Sheldon	2009	Oecologia	Peer-reviewed internationaal tijdschrift
Zang, H.	1998	Journal Für Ornithologie	Peer-reviewed internationaal tijdschrift

Bijlage 5. Soorteigenschappen en bronnen

Uitgebreide naam	Rnaam	uitleg
gemiddelde territoriumgrootte	TerSize	Ornithologisch Basisregister: 1=2zha, 2=z-5ha, 3=5-25ha, 4=25-100ha, 5=100-1000ha, 6=>1000ha
eilengte (mm)	EggLength	McLelland et al., 2021 & Storchová & Hořák, 2018
eibreedte (mm)	EggWidth	McLelland et al., 2021 & Storchová & Hořák, 2018
eivolume (cm3)	EggVol	Req=Eggsdiameter/2; Rlong; Rshort=part of Egg length, Rshort/Rlong = 0.4/0.6 ; (2*pi/(3)*Req^2*(Rs+Rl); units in cm3
eioppervlakte (cm2)	EggSurf	Egg surface Req=Eggsdiameter/2; Rlong; Rshort=part of Egg length, assuming Rlong vs Rshort = 0.6 vs 0.4 ; 2*Pi*(Req^2+Pi)*(Req*(Rl)/WORTEL((Rl)^2-(Req)^2)*BOOGCOS(Req/(Rl))-(Rs)/WORTEL((Rs)^2-(Req)^2)*BOOGCOS(Req/(Rs)))
eimassa (g)	EggMass	McLelland et al., 2021 & Storchová & Hořák, 2018
eischaaldikte (mm)	EggShThick	McLelland et al., 2021, Hogstad, 2008 & Spottiswoode, 2010
eischaalmassa (mm)	EggShMass	McLelland et al., 2021 & Milkovsky, 2006
gemiddelde legselgrootte	MeanClutchSize	data Sovon, Meetnet Nestkaart
variatie in legselgrootte (SD)	SDClutchSize	data Sovon, Meetnet Nestkaart
li chaamsgewicht vrouw (g)	FemWeight	Storchova & Horak 2018
duur nestjongenperiode	NestingPeriod	data Sovon, Meetnet Nestkaart
Relatieve groeisnelheid jongen	RelJuvGrowth	female weight/mean nestling period
Relatieve groeisnelheid nest, 1	RelNestGrowth1	female weight/mean nestling period*mean clutchs size
Relatieve groeisnelheid nest, 2	RelNestGrowth2	female weight/mean nestling period*aantal uitgekomen eieren
aantal uitgekomen eieren	MeanHatchedEgg	data Sovon, Meetnet Nestkaart
habitatspecialisatie	Habspec	SSI, van Turnhout et al., 2010
preferente foerageerlocatie	ForLoc	3=in bodem (terr.), 4=op kale bodem, 5=begroeide bodem/kruidlaag, 6=struiklaag/riet, 7=stam, 8=kroonlaag, 9=lucht
gemiddelde prooigrootte	PreySize	* S = small (<6mm) M = Medium (6-15 mm) , L= Large (>15 mm)
aantal broedsels	NumClutch	Storchova & Horak 2018, website BTO
trekgedrag	Migr	1=standvogel, 2=deeltrekker/korte afstandtrekker, 3=lange afstandtrekker, van Turnhout et al., 2010
nestlocatie	NestSite	2=bodem, 3=0-1m (kruidlaag), 4=1-2m (struiklaag), 5=>2m (boomlaag), 6=holen; van Turnhout et al., 2010



Ministerie van Landbouw,
Natuur en Voedselkwaliteit



OBN Natuurkennis wordt gecoördineerd door de VBNE en gefinancierd door het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit en BIJ12.



Alle publicaties en producten van OBN Natuurkennis zijn te vinden op
www.natuurkennis.nl

