



Demografie van een populatie Tapuiten in een snel veranderend duinlandschap

Dit mannetje, geboren in 2019, bracht dit jaar zes jongen groot bij Den Helder, één kilometer ten noorden van zijn geboorteplaats, 16 april 2020 (foto: Walter Das). *This male was born in 2019 and raised six fledglings in 2020, just one kilometer north of his place of birth.*

In Nederland is de Tapuit als broedvogel tegenwoordig sterk gebonden aan open, droge duin- en graslanden. Deze 'grijze duinen' worden echter al decennialang bedreigd door het verdwijnen van de natuurlijke kustdynamiek, overmatige stikstofdepositie en een sterke afname van de konijnenstand. De smalle duinstrook in de Kop van Noord-Holland kon zich relatief lang aan deze malaise onttrekken, maar recent vinden ook hier grote veranderingen plaats. De gevolgen voor de Tapuiten konden dankzij een inmiddels 13 jaar lopende populatiestudie naar aantallen, broedsucces en overleving in beeld worden gebracht.

Chris van Turnhout, Frank Majoor, Tim Zutt, Malavika Madhavan & Eelke Jongejans

In het laatste kwart van de vorige eeuw nam de Tapuit *Oenanthe oenanthe* als broedvogel in Nederland sterk in aantal af. Van de enkele duizenden paren in de jaren zeventig waren er hooguit 600-800 over in 1998-2000 en 250-300 in 2005 (van Turnhout *et al.* 2007). Daarna schommelde de populatie rond dit niveau, met een dieptepunt in 2013 (210-250). In 2015-18 volgden weer iets hogere aantallen, respectievelijk 270-310, 280-320, 260-300 en 290-310 (Boele *et al.* 2020). Op de Rode Lijst staat de Tapuit te boek als 'bedreigd' (van Kleunen *et al.* 2017). De verspreiding is de afgelopen decennia steeds verder ingekrompen, zowel in de binnenlandse heidegebieden als in de kustduinen. De oorzaken van de afname zijn globaal bekend (van Oosten 2018). Door het actief vastleggen van de kustlijn en door atmosferische stikstofdepositie zijn lage, open en kruidenrijke duin- en heidevegetaties gaandeweg vervangen door hoge, gesloten vegetaties met grassen en struwelen. Ook heeft de achteruitgang van het Konijn *Oryctolagus cuniculus* een belangrijke rol gespeeld. Konijnen voorzien Tapuiten door hun graaf- en graaswerk van nestholten en geschikt foerageerhabitat (Brooke 1979, Kämpfer &

Fartmann 2019). De aantallen Konijnen zijn afgenomen als gevolg van virusziekten, zoals myxomatose (voor het eerst vastgesteld in 1953) en het viraal haemorrhagisch syndroom (VHS/RHD1, voor het eerst vastgesteld rond 1990). Door de resulterende vergrassing is met name de toegankelijkheid van prooidieren voor foeragerende Tapuiten een probleem geworden: ze kunnen in 'vergraste' vegetaties letterlijk niet uit de voeten (van Oosten *et al.* 2014). In andere situaties lijken nestgelegenheid of voedselaanbod limiterend (van Oosten 2018). Daarnaast spelen lokaal predatie, het beperkte dispersievermogen van de soort, een lage genetische diversiteit (van Oosten 2018) en recreatie, met name als deze een onvoorspelbaar karakter heeft (van Turnhout 2009), een rol.

De Noordduinen tussen Callantsoog en Den Helder NH vormen het belangrijkste resterende bolwerk van de Tapuit in de Nederlandse vastelandsduinen. Hier was nog veel langer een omvangrijke en stabiele populatie Konijnen aanwezig dan in de meeste andere duingebieden. Vanaf omstreeks 2006 zijn echter ook hier de aantallen Konijnen sterk afgenomen. Het populatie-onderzoek dat sinds 2007 wordt uitgevoerd, biedt inzicht in de cascade van effecten waarmee de Tapuiten vervolgens werden geconfronteerd. Hoe werken de resulterende vergrassing en toename van predatie door in aantallen, broedsucces en overleving?

METHODEN

Studiegebied en veldwerk

Het Natura 2000-gebied Duinen Den Helder-Callantsoog ('Noordduinen') bestaat grotendeels uit een ongeveer 12 kilometer lange en slechts 300 meter brede strook van twee duinenrijen. Daartussen ligt een kalkarme duinvallei met kortgrazig duingrasland, verspreide stuifkuilen en op veel plekken een hoge bedekking van Duinroos *Rosa spinosissima*. Verspreid komen duinheide en natte duinvalleien voor. Struwelen zijn schaars (Provincie Noord-Holland 2017).

Sinds 2007 wordt de populatie Tapuiten in de Noordduinen jaarlijks onderzocht. Elk jaar werden vanaf april nesten gelokaliseerd op basis van de aanwezigheid van territoriale vogels en paren. Alleen in 2010 werd geen nestonderzoek uitgevoerd, in de overige jaren was de onderzoekspanning ongeveer constant. Het verloop en resultaat van de broedpogingen werd gevolgd door nestholen wekelijks te controleren. De laatste controle vond plaats nadat de nestjongen het nest definitief hadden verlaten. Van ongeveer 90% van de succesvolle broedpogingen werd het nest gevonden in de ei- of jongenfase. De resterende succesvolle broedgevallen, waarvan het nest dus was gemist, werden na het uitvliegen van de jongen in kaart gebracht, wanneer de families door hun opvallende gedrag nauwelijks meer aan de aandacht van de onderzoeker kunnen ontsnappen. Late tweede legfels kunnen incidenteel gemist zijn. Wanneer

ze zeven tot tien dagen oud waren, werden de nestjongen gemeten, gewogen en voorzien van individuele kleurringcombinaties (drie kleurringen en een aluminium ring). Volwassen vogels werden aanvullend met klapnetjes bij het nest gevangen en gekleurringd. Hierdoor was al snel na de start van het onderzoek het grootste deel van de populatie geringd. De kleurringcombinaties zijn gedurende de rest van het broedseizoen en in volgende broedseizoenen veelvuldig in het veld afgelezen. Hiermee zijn gegevens verkregen over frequentie van tweede en vervollegsels, dispersie en overleving. Voor meer details over het veldwerk, zie Van Oosten *et al.* (2014).

Konijnen werden sinds 2004 jaarlijks geteld op vaste transecten door beheerders en vrijwilligers van Landschap Noord-Holland, op acht avonden in voor- en najaar. De transecten bestrijken samen nagenoeg het hele studiegebied.

Aantallen en broedsucces

De broedpopulatie omvat het aantal territoria in het onderzoeksgebied. Dit is inclusief een jaarlijks wisselend aantal territoria waarvoor geen nest werd gevonden. Deze kunnen betrekking hebben op solitaire volwassen vogels of eventueel paren die niet tot nestbouw of eileg zijn overgegaan, of op paren waarvan het nest in een vroeg stadium is mislukt, maar door de wekelijkse bezoekfrequentie aan onze aandacht is ontsnapt. Het aantal paren zonder nest en het aantal solitaire vogels werden separaat gerapporteerd. Het broedsucces werd vervolgens uitgedrukt in het gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per succesvol broedsel en per territorium (som van aantal jongen uit het eerste en het tweede of vervolgbroedsel). Het legbegin werd bepaald op basis van nog onvolledige legfels of, voor het merendeel van de nesten, teruggerekend op basis van de leeftijd van de nestjongen. De legselgrootte werd bepaald op basis van alleen de nesten gevonden in de eifase.

Overleving

Op basis van aflezingen van in totaal 214 gekleurringde volwassen Tapuiten en 1519 nestjongen werd een overlevingsanalyse uitgevoerd. Alle aflezingen in de periode 1 april - 31 augustus werden per broedseizoen samengevoegd, waarbij ook de terugmeldingen buiten het studiegebied zijn gebruikt. De vele professionele en vrijwillige vogeltellers die in de Nederlandse duinen actief zijn, werden via verschillende kanalen op de mogelijke aanwezigheid van gekleurringde Tapuiten geattendeerd. In het Noordhollands Duinreservaat (H. van Oosten, sinds 2006) en Texel (Sovon, sinds 2016) lopen bovendien intensieve tapuitenstudies. De overlevingsanalyse is uitgevoerd met een zogenaamd '*multi-state-model*', een extensie van het Cormack-Jolly-Seber model (Lebreton *et al.* 1993). Voordeel hiervan is dat de overleving van juveniele vogels (eerste kalenderjaar), volwassen mannen en volwassen vrouwen (beide vanaf tweede



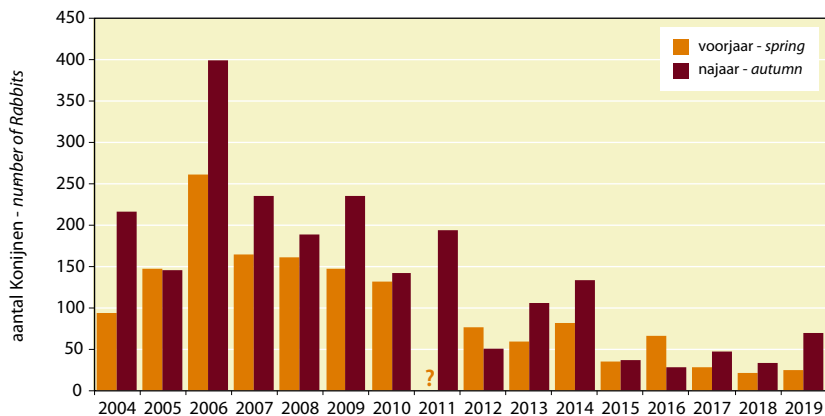
Chris van Turnhout

Onderzoeksgebied Noordduinen met rechts achter de duinen de polder en achter de duinen links de zeereep. In de vallei rechts van het fietspad zitten jaarlijks rond drie tapuiten territoria in de lage door Duinroos gedomineerde vegetatie, Julianadorp, 24 mei 2018. *Study area Noordduinen with on the right the polder behind the dunes and on the left the dunes along the shoreline. In the area right of the cycle path, in the low vegetation dominated by Burnet Rose, about three Wheatear pairs hold a territory every year.*



Chris van Turnhout

Nestbescherming met gaas werkt prima tegen vossen maar kleine marterachtigen als de Bunzing halen hun schouders er voor op, Noordduinen, Julianadorp, 27 juni 2020. *Nest protection with mesh wire works fine against foxes but doesn't stop mustelids like Polecats from preying the nest.*



Figuur 1. Aantallen getelde Konijnen in de Noordduinen in 2004-19 tijdens transect-tellingen in het voor- en najaar (data T. Leentvaar / Landschap Noord-Holland). *Trend in Rabbit numbers in the study area in 2004-19 based on transect counts in spring and autumn.*

kalenderjaar) in één model tegelijkertijd kunnen worden uitgerekend. Dit zijn dan drie verschillende 'states'. De volgende variabelen worden met het model geschat: de overlevingskans, de transitiekans (overgang van de ene naar de andere 'state', in dit geval van juveniel naar volwassen man of vrouw) en de terugmeldkans, op basis waarvan de overleving wordt gecorrigeerd voor individuen die in een bepaald broedseizoen niet werden afgelezen, maar nog wel in leven waren. We hebben verschillende modelvarianten doorgerekend, waarbij zowel overlevings- als terugmeldkansen constant in de tijd werden verondersteld, of juist variërend per jaar. Modellen werden op basis van hun zogenaamde AICc-waarden met elkaar vergeleken. Hiermee wordt gezocht naar het model dat met zo weinig mogelijk parameters een zo groot mogelijk deel van de variatie kan verklaren. Meer details van de analyse zijn te vinden in Madhavan (2019). De met het 'multi-state-model' berekende overlevingscijfers waren overigens nagenoeg identiek aan de jaarlijkse schattingen die we eerder voor de periode 2007-15 berekenden op basis van een overlevingsanalyse met het programma MARK (van Turnhout & Majoor 2015).

Nestbescherming en terreinbeheer

Vanaf 2015 hebben we gekozen voor het toepassen van (in principe tijdelijke) bescherming van de nestholten tegen nestpredatie, om zo de snel afnemende populatie voor lokaal uitsterven te behoeden. Kleine, geïsoleerde relictpopulaties zijn namelijk kwetsbaar voor allerlei toevalsfactoren en herkolonisatie van eenmaal verlaten broedgebieden verloopt moeizaam door het beperkte dispersievermogen van Tapuiten (van Oosten *et al.* 2015, 2016). Nestbescherming is eerder in het Aekingerzand Fr een effectieve maatregel gebleken (van Oosten *et al.* 2015). Door een breed stuk kippengaas strak over de ingang van de nestholte en de aangrenzende vegetatie te spannen, kunnen Vossen *Vulpes vulpes* het nest niet uitgraven, terwijl de broedende en voerende Tapuiten er geen hinder van ondervinden. Door bovendien al voor het broedseizoen een deel van de potentieel geschikte broedho-

len te voorzien van gaas, vinden Tapuiten al vanaf de start van het broedseizoen een veilige nestplek. Het aandeel legfels dat op deze manier werd beschermd bedroeg in 2015-19 achtereenvolgens 27%, 33%, 57%, 83% en 82% (tweede en vervollegsels zijn hierbij inbegrepen).

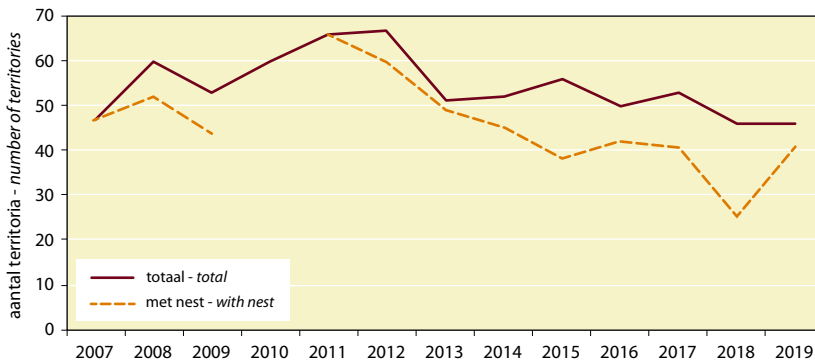
Een belangrijke beheerdoelstelling voor de Noordduinen is de uitbreiding en het herstel van de kwaliteit van het grijze duin, mede als habitat voor de Tapuit. Al in 2010 is het voormalige militaire schietterrein Botgat heringericht. Alle bebouwing en verharding werden tot op het minerale zand uit het terrein verwijderd (in totaal 41 hectare), teneinde een natuurlijker en dynamischer duingebied te creëren. Afgezien van deze herinrichting, zijn vanaf de winter van 2014/15 beheermaatregelen uitgevoerd om vergrassing en verstruweling tegen te gaan: er werd in toenemende mate pleksgewijs gechopperd (ondiep plaggen) en gemaaid. De totaal behandelde oppervlakte beslaat inmiddels een kleine tien hectaren. De duinhellingen werden daarnaast tijdens twee winters kortdurend begraasd met een kudde schapen.

RESULTATEN

Aantallen Konijnen en Tapuiten

De konijnstand in de Noordduinen piekte in 2006, waarna de aantallen op een half zo laag niveau stabiliseerden tot en met 2011 (figuur 1). In 2012 ging de populatie opnieuw onderuit, met zeer lage aantallen Konijnen in de jaren 2015-18. In ieder geval in 2017, 2018 en 2019 waarde de virusziekte RHD2 rond in de populatie, vastgesteld middels onderzoek aan gevonden kadavers. In het najaar van 2019 werd een kleine opleving van het aantal Konijnen waargenomen. Hoewel niet gekwantificeerd, zijn vanaf 2012 steeds meer gebiedsdelen vergrast. Vooral vanaf 2015 zagen dat we dat zelfs van het ene op het andere broedseizoen valleien en hellingen met voorheen lage vegetaties met Duinroos of kruiden waren overgroeid met decimeters hoge grassen.

Het aantal territoria van Tapuiten varieerde in 2007-19 tus-



Figuur 2. Aantalsontwikkeling van de Tapuit in de Noordduinen in 2007-19. De stippellijn betreft alleen de territoria waarin een nest is gevonden (geen data uit 2010), de doorgetrokken lijn is inclusief de territoria waarin geen nest is gevonden. *Trend in Wheatear numbers in the study area in 2007-19. Dashed line refers to territories with nest (no data in 2010), solid line also includes territories without nest.*

sen de 46 en 67 (figuur 2). Van 2007 tot 2012 nam het aantal territoria toe. Daarna viel het weer terug naar het niveau uit de beginjaren van het onderzoek, in de laatste twee jaren daar iets onder. Als de territoria zonder nestvondst buiten beschouwing worden gelaten, lag het aantal in de recente 5-6 jaren lager dan in de jaren daarvoor. Vooral in 2018 was het aantal territoria met nestvondst erg laag: ruim een halvering ten opzichte van topjaar 2011. Voorts was het aandeel (waarschijnlijk) solitaire, territoriumhoudende mannetjes recent sterk toegenomen: van slechts één in 2014 (en nul in de jaren daarvoor) tot maar liefst 16 in 2018. In 2019 was het aantal territoria weer terug op het niveau van 2015-17. Het aantal solitaire mannetjes was in lijn daarmee weer afgenomen (5).

Legbegin en legselgrootte

De meeste Tapuiten begonnen in de eerste week van mei met de eileg (gemiddeld 4 mei, N=491). Het vroegste nest was gestart rond 10 april (2016). De jaargemiddelden lopen maximaal een dag of tien uiteen, met 2007 en 2019 als vroege jaren (1 mei) en 2012 als laat jaar (12 mei) (bijlage 1). Een tendens naar vervroeging van de eerste eilegdatum

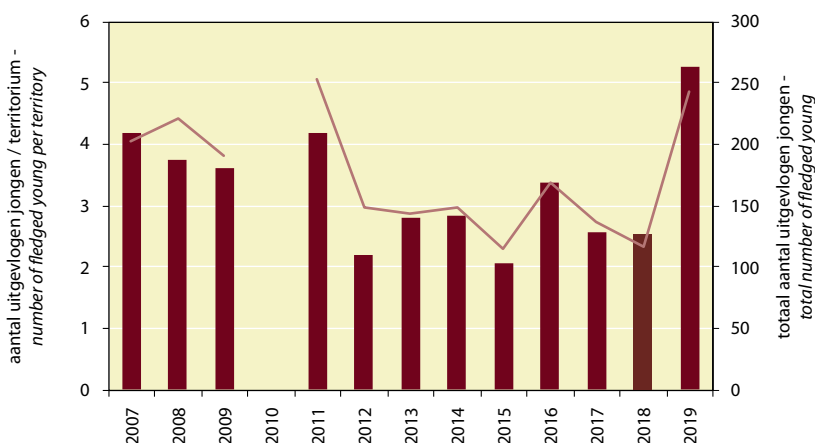
was binnen de onderzoeksperiode niet zichtbaar ($r=+0.10$, $t=0.78$, $P=0.43$; eerste legsels).

Eerste legsels van Tapuiten bestonden meestal uit vijf (N=135) of zes eieren (N=175). In de hele onderzoeksperiode werden 31 7-legsels en één 8-legsel aangetroffen. De jaargemiddelden lopen maximaal één ei uiteen, van 4.9 (in het late 2012) tot 5.9 (in het vroege 2019) (bijlage 1). Vroeg gestarte legsels waren gemiddeld groter dan laat gestarte legsels ($r=-0.02$, $t=-3.98$, $P<0.001$; eerste legsels).

Broedsucces

Gemiddeld werden 4.7 (eerste legsel) respectievelijk 3.7 (tweede en vervollegsels) jongen vliegvlug per succesvol broedsel (bijlage 1). Het aantal uitgevlogen jongen per territorium (som van eerste en tweede of vervolbroedsels) was in de periode 2007-11 hoger dan in 2012-18: gemiddeld 3.9 jongen in 2007-11 versus 2.6 in 2012-2018 (figuur 3). Dit verschil werd niet veroorzaakt door een afname in het aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest, want dat was gedurende die hele periode stabiel: gemiddeld 4.6 in 2007-11 versus 4.8 in 2012-18 (eerste legsels, bijlage 1).

Het werd wél veroorzaakt door een forse afname in het



Figuur 3. Verloop van het gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per territorium (balken) en de totale jongenproductie (lijn) in de Noordduinen in 2007-19. Uit 2010 zijn onvoldoende gegevens beschikbaar. *Average number of fledged young per territory (bars) and total number of fledged young (line) in the study area in 2007-19. No data for 2010.*

aandeel succesvolle territoria. Werd in de jaren voor 2012 in gemiddeld driekwart van de territoria minimaal één jong vliegvlug uit het eerste broedsel, in 2012-2018 was dat in minder dan de helft van de territoria (bijlage 1). Al met al werden in de jaren 2007-11 veel meer jongen geproduceerd (gemiddeld 217 per jaar) dan in de jaren 2012-2018 (gemiddeld 139 per jaar) (figuur 3).

In 2019 vond een trendbreuk plaats: het broedsucces was met 5,3 uitgevlogen jongen per territorium zelfs hoger dan ooit. Er werden maar liefst 242 jongen vliegvlug. Alleen in 2011 was de totale productiviteit nog iets hoger, maar dat was destijds met 20 broedparen meer.

Oorzaken van nestverliezen

Sterfte van nestjongen als gevolg van voedselgebrek kwam weinig voor. In conditie achterblijvende jongen die later stierven of uit het nest verdwenen werden slechts incidenteel vastgesteld tijdens langere perioden met koud of winterig weer, zoals in 2012. Nestverliezen als gevolg van predatie werden gaandeweg de onderzoeksperiode wel een factor van belang. Vóór 2012 werden hooguit een paar nesten per jaar gepredeerd, in de jaren daarna liep dat op tot minimaal 15 in 2015. Let wel, dit betreft een minimumschatting want exclusief de nesten die mogelijk al waren mislukt voordat ze werden gevonden. Nestpredatie door Vos, herkenbaar door uitgegraven nestholen en ook meermaals in het veld geobserveerd, kwam het vaakst voor. Na de start van de nestbescherming in 2015 vond vossenpredatie steeds minder plaats: van minimaal zes (onbeschermde) nesten in 2016 tot 0-1 in 2017-19.

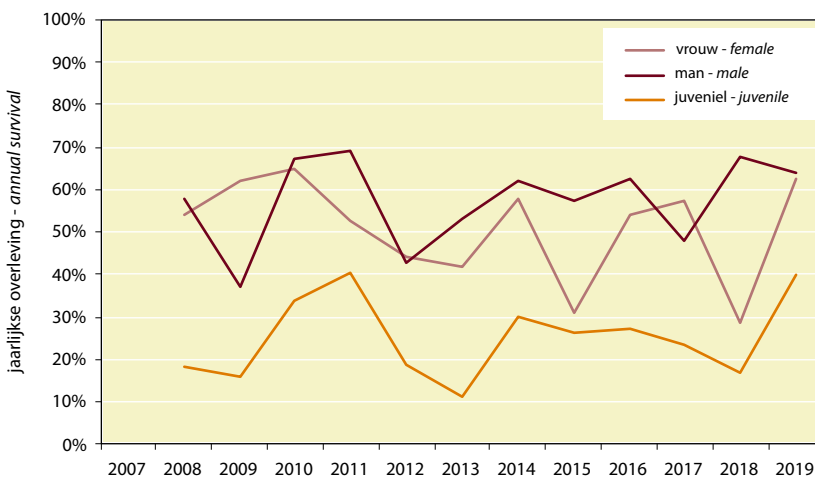
In 2015 vond voor het eerst ook substantiële predatie plaats door (waarschijnlijk) kleine marterachtigen, die door het voor het nesthol bevestigde gaas heen konden kruipen. Deze vorm van predatie nam in de jaren daarna toe: in 2016 en 2017 werden minimaal 6 respectievelijk 9 nesten gepredeerd. Het kippengaas bood duidelijk geen bescherming tegen de marters, maar fijnmaziger gaas hinderde de Tapui-

ten, zo bleek uit een experiment. Naast predatie van eieren en jongen werden in 2015-17 jaarlijks minimaal vijf broedende vrouwtjes op het nest gepredeerd. Dit is mogelijk de reden dat we in recente jaren steeds vaker ongepaarde mannetjes tegenkwamen. Vóór 2015 waren er alleen incidenteel aanwijzingen voor predatie van broedende vrouwtjes. Zekerheid omtrent de identiteit van de predator is niet verkregen, maar op basis van waarnemingen met cameravallen bij nesten ligt Bunzing *Mustela putorius* het meest voor de hand. In 2018 en 2019 waren er geen aanwijzingen meer voor nestpredatie door marters.

Overleving

Gemiddeld over de hele onderzoeksperiode overleefde jaarlijks 57% van de volwassen mannelijke Tapuiten, 51% van de volwassen vrouwen en 24% van de juvenielen (bijlage 1). De terugmeldkansen waren hoog, gemiddeld 93% voor mannen en 90% voor vrouwen. Door hun gedrag en voorkomen in open landschappen ontsnappen dus weinig gekleurde Tapuiten aan de aandacht. Dit zorgde voor behoorlijk nauwkeurige overlevingscijfers. Op basis van het beste model verschilden zowel de jaarlijkse overleving als terugmeldkans tussen volwassen mannen, vrouwen en juvenielen, alsmede tussen de jaren van onderzoek. Hierbij was het verschil in overleving tussen mannen, vrouwen en juvenielen in de tijd constant (model 'state + jaar', AICc=3753,3, deviance=371,5). De overleving varieerde volgens dit model sterk van jaar tot jaar: de schattingen lopen uiteen van 39% tot 71% voor volwassen vrouwen, 44%-75% voor volwassen mannen en 16%-42% voor juvenielen (bijlage 1). Jaren met een relatief hoge overleving waren 2009/10 (van 2009 op 2010), 2010/11 en vooral 2018/19. In 2011/12 en 2012/13 was de overleving juist relatief laag. Er was geen sprake van een positieve of negatieve trend in overleving gedurende de onderzoeksperiode.

In figuur 4 worden de overlevingsschattingen gegeven van een alternatief model, waarbij het verschil in overle-



Figuur 4. Jaarlijkse overlevingskans van Tapuiten in 2007/08 - 2018/19, met onderscheid naar leeftijd en geslacht. Zie bijlage 1 voor onzekerheidsmarges. Annual survival rate of Wheatears in 2007/08-2018/19, using a multi-state model in which survival differs between states (adult males, females and juveniles) and between years, including the interaction state and year (see Appendix 1 for standard errors of estimates).

vingkansen tussen mannen, vrouwen en juvenielen niet constant was in de tijd, maar tussen jaren kon variëren (model 'state * jaar'). Dit model heeft weliswaar een minder gunstige AIC-score (dat wil zeggen dat de betere 'fit' niet opweegt tegen het aantal extra te schatten parameters; $\Delta AIC_c = 9.40$, deviance=335.4), maar geeft wel aanvullend inzicht in de invloed van predatie. De overlevingscijfers lopen op basis van dit model van jaar tot jaar nog wat sterker uiteen, voor juveniele vogels bijvoorbeeld van 10-40%. Opvallend zijn voorts de twee dips in de overleving van vrouwen in 2014/15 en 2017/18. De eerste dip kunnen we niet verklaren, maar de tweede komt overeen met het hoogtepunt van de marterpredatie, toen ook resten van meerdere broedende vrouwtjes op het nest werden gevonden. In de twee jaren daarvoor is zo'n effect van marterpredatie op de vrouwenoverleving echter weer niet zichtbaar, en ook voor juveniele vogels is het beeld niet eenduidig. Voor zowel jonge Tapuiten na uitvliegen als voor volwassen Tapuiten is er geen duidelijk verschil in overleving tussen jaren met een lage (2007-11, 2019) en hoge predatiedruk (2012-18), zoals wel bij nestsucces te zien was.

Dispersie

Van de 741 jonge Tapuiten die in de periode 2007-11 in de Noordduinen werden gekleurd, werden er in totaal negen later elders als broedvogel aangetroffen: zes emigreerden naar het Noordhollands Duinreservaat, twee naar Texel en één naar de Pettemerduinen NH. Van de 475 in de periode 2012-15 geboren jongen werd geen enkele vogel later als broedvogel in een ander gebied gevonden. Pas in 2017 werd weer dispersie vastgesteld: twee vogels emigreerden naar de Pettemerduinen en één naar Texel. De enige waarneming van broeddispersie van een volwassen Tapuit betreft een vrouwtje dat in 2018 broedde in de Noordduinen en in 2019 op Texel.

Immigratie werd slechts eenmaal waargenomen in de Noordduinen, al is de kans om dat vast te stellen natuurlijk ook veel kleiner, met veel minder geringde vogels uit potentiële bronpopulaties. Een in 2018 op Texel geboren jong vestigde zich in 2019 als broedvogel in de Noordduinen.

DISCUSSIE

Tapuiten zijn in West-Europa sterk afhankelijk van Konijnen, voor zowel nest- als foerageergelegenheid (Kämpfer & Fartmann 2019). In Nederland komen regionale en lokale trends in aantallen Tapuiten en Konijnen sterk overeen, zo bleek uit eerdere analyses, waarbij de afname van de Tapuit steeds vijf tot tien jaar later inzet dan die van Konijnen (van Turnhout *et al.* 2007, Versluijs *et al.* 2008). De Noordduinen lijken dit het algemene patroon te volgen: na de ineenstorting van de konijnenpopulatie na 2006, zet de afname

van de Tapuiten in vanaf 2012. Zeker als de territoria zonder nestvondst buiten beschouwing worden gelaten, liggen de aantallen in recente jaren duidelijk lager dan in de beginjaren van het onderzoek. De Noordduinen zijn weliswaar nog steeds een belangrijk bolwerk van de Tapuit in Nederland, en inmiddels het enige in de vastelandsduinen, maar zijn in omvang inmiddels voorbijgestreefd door de populaties op Terschelling en Ameland, die recent juist zijn toegenomen (www.sovon.nl). Mede hierdoor is het aandeel van de landelijke populatie dat in de Noord-Hollandse duinen broedt in de periode 2007-18 afgenomen van ongeveer 32% naar 18% (Boele *et al.* 2020).

Veranderingen in broedsucces en sterfte

De afname van de Tapuit in de Noordduinen vanaf 2012 lijkt niet te worden veroorzaakt door een afname in overleving: deze laat gedurende de onderzoeksperiode geen trend zien. Met een jaarlijkse overleving van gemiddeld 57% en 51% voor respectievelijk volwassen mannen en vrouwen liggen de cijfers zelfs wat hoger dan in een meerjarige Zweedse studie: 50% resp. 42% (2002-07; Low *et al.* 2010). Een Noord-Frans populatie-onderzoek berekende een jaarlijkse overleving van 46% voor volwassen Tapuiten (mannen en vrouwen niet uitgesplitst; Henry & Ollivier 2010). Beide buitenlandse populaties kenden tijdens de onderzoeksperiode stabiele aantallen. Dat onze overlevingscijfers wat hoger liggen, kan te maken hebben met het feit dat wij wel aflezingen van Tapuiten buiten het studiegebied gebruikten, en de Zweden en Fransen niet (en zij dus de 'schijnbare' of lokale overleving schatten). De wat hogere overleving van mannen dan van vrouwen is overigens gebruikelijk bij zangvogels (Sillert & Holmes 2002). De gemiddelde overleving van eerstejaars vogels in de Noordduinen (24%) is goed vergelijkbaar met die in Noord-Frankrijk (22%; Henry & Ollivier 2010). Het ligt daarom niet voor de hand dat omstandigheden na de nestperiode, in het broedgebied of tijdens de trek en overwintering, een belangrijke rol spelen in de recente populatieafname. Die zouden wel van belang kunnen zijn voor de verschillen in overleving tussen jaren, die zowel voor volwassen mannen, vrouwen als voor jonge vogels behoorlijk groot zijn.

De recente afname van de Tapuit in het studiegebied wordt waarschijnlijk ook niet veroorzaakt door voedselgebrek voor de nestjongen. Het aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest is gedurende de hele onderzoeksperiode stabiel. Gedeeltelijke nestverliezen komen maar weinig voor, net zoals jongen die met sterk achtergebleven conditie uitvliegen. Bovendien is het uitvliessucces met gemiddeld 4.7 jongen per succesvol nest nog iets hoger dan in de Eerlandse duinen op Texel (0.2-0.9 jongen verschil per jaar in 2016-19), waar de populatie stabiel tot licht toenemend is (van Turnhout & Majoor 2019).

De sleutelfactor is waarschijnlijk wel de afname in het



Walter Das

De voerende vrouw is een tweede kalenderjaar vogel die in 2020 vijf jongen heeft grootgebracht in de duinvalei tussen Den Helder en Julianadorp, ze werd ruim drie kilometer zuidelijker geboren, 8 juni 2020. *This second year female raised five fledglings in 2020 in the dune valley between Den Helder and Julianadorp and was born just three and a half kilometers southward.*

aandeel succesvolle nesten. Een steeds groter deel van de broedparen wist vanaf 2012 helemaal geen jongen groot te brengen, in een steeds groter deel van de territoria werd bovendien geen nest aangetroffen en het aandeel (waarschijnlijk) solitaire territoriumhoudende mannen nam in 2014-18 sterk toe. Hierdoor werden in de jaren 2012-18 ruim de helft minder jongen geproduceerd dan in de jaren 2007-11.

Het is overigens niet eenvoudig te bepalen in hoeverre solitaire vogels ook al bij aanvang van het broedseizoen ongepaard waren. Immers, één van oudervogels kan in een vroeg stadium gepredeerd of anderszins verdwenen zijn. Territoria hebben in de regel geen betrekking op doortrekkers of verplaatste vogels, omdat ze zijn gebaseerd op meerdere waarnemingen van minimaal één van de (veelal gekleurde) oudervogels gedurende het seizoen. Het is voorts lastig te bepalen in hoeverre in de territoria zonder nestvondst ook daadwerkelijk geen nest aanwezig is geweest, of dat het nest in een vroeg stadium is mislukt, dus voordat we het konden vinden. Omdat in de betreffende territoria ook geen vervolglegsel werd vastgesteld, denken we dat het in ieder geval deels paren betrof die geen nest hebben gemaakt, waarschijnlijk als gevolg van een vermindering van de oppervlakte geschikt, kortgrazig habitat als gevolg van de snel toegenomen vergrassing. Het aanbod aan beschikbare (verlaten) konijnenholten lijkt in het onder-

zoeksgebied vooralsnog niet de beperkende factor. Daarnaast mislukten gaandeweg steeds meer nesten door predatie, zoals eerder ook in het Noordhollands Duinreservaat en Aekingerzand werd vastgesteld (van Oosten *et al.* 2015). Sinds 2012 nam de predatiedruk door Vossen toe. Mogelijk moesten die, mede als gevolg van de sterk afgenomen konijnenstand in de jaren daarvoor, op andere prooien overschakelen. Sinds 2015 werd ook steeds vaker predatie door waarschijnlijk kleine marterachtigen vastgesteld, die op hun beurt mogelijk als gevolg van de hoge muizendichtheden in 2014 een hoge stand hadden bereikt en daarna op andere prooien moesten overschakelen. Op Texel, waar nestpredatie geen rol van betekenis speelt, is het aandeel succesvolle nesten duidelijk hoger (van Turnhout & Majoer 2019). Door marterpredatie sneuvelde ook broedende vrouwen op het nest, maar effecten hiervan op populatieniveau komen uit de overlevingsanalyse niet duidelijk naar voren. Ook de toename in het aandeel solitaire mannetjes kunnen we daarom niet zonder meer aan deze factor toeschrijven.

Al met al lijkt een afname van Konijnen dus niet alleen te leiden tot een vermindering van geschikt foerageerhabitat (en op termijn nestaanbod) voor Tapuiten, maar indirect ook tot een toename van de predatieverliezen door Vossen en andere roofdieren.

Van bron naar put ... naar bron?

Op basis van de berekende overlevingscijfers zijn, emigratie naar en immigratie vanuit andere populaties buiten beschouwing latend, 3,8 uitgevlogen jongen per broedpaar nodig om de populatie Tapuiten in de Noordduinen stabiel te houden, zo leert doorrekening van een eenvoudig matrix populatiemodel (PopTools *add-in* voor Excel, versie 3.2; aanname is dat alle vrouwtjes vanaf hun tweede kalenderjaar broeden). Het werkelijke broedsucces lag daar in 2007-11 gemiddeld iets boven. Eerder maakte een uitgebreidere modelstudie al aannemelijk dat de populatie in de Noordduinen in die periode fungeerde als een bron (*source*) voor andere populaties (van Oosten *et al.* 2015). Dit wordt ondersteund door negen waarnemingen van dispersie van gekleurde jongen naar andere duingebieden in de jaren tot 2012. In 2012-18 werd het minimaal benodigde broedsucces voor een stabiele populatie echter in geen van de jaren meer gehaald. Het lage broedsucces in de tweede helft van de onderzoeksperiode zou zelfs in een sterkere afname van het aantal territoria hebben moeten resulteren dan in werkelijkheid is vastgesteld. Dit suggereert dat er in die laatste periode enige immigratie heeft plaatsgevonden van Tapuiten uit andere populaties en dat de Noordduinen-populatie veranderde in een put (*sink*). Dit wordt ondersteund door het hogere aandeel ongeringde vogels bij aanvang van de broedseizoenen 2016 en 2017 (25-35%), waar 15-20% verwacht zou worden op basis van het aandeel dat in het voorgaande jaar niet was geringd (van Turnhout *et al.* 2019). Immigratie zou kunnen plaatsvinden vanuit bijvoorbeeld Texel of Terschelling, waar de aantallen broedparen sinds 2010 duidelijk zijn aangetrokken. Immigratie vanaf de Waddeneilanden werd in de Noordduinen maar één keer daadwerkelijk vastgesteld: in 2019 vestigde een gekleurde vogel geboren op Texel zich als broedvogel in de Noordduinen. Het kleuringen op Texel werd echter pas in 2016 gestart. Dat dispersie ook over grotere afstanden plaats kan vinden, bewijst een in 2020 op Texel broedend vrouwtje dat een jaar eerder op het 160 km verderop gelegen Duitse Waddeneiland Norderney was geringd.

In 2019 was het broedsucces voor het eerst in jaren weer goed, zelfs hoger dan ooit gedurende de onderzoeksperiode en ruimschoots meer dan nodig voor een stabiele populatie. Er waren nauwelijks meer nestverliezen door predatie. Als dit in de komende jaren bestendigt, dan kan de populatie in de Noordduinen weer gaan groeien. Mogelijk kan ze wederom als bronpopulatie gaan fungeren, van waaruit aangrenzende duingebieden geherkoloniseerd worden, mits daar natuurlijk geschikte vestigingscondities aanwezig zijn. De vooruitzichten zijn alvast goed, want 2020 stevent af op ongeveer 62 territoria, een forse groei ten opzichte van voorgaande jaren. Met bijna 220 geringde jongen was het broedsucces bovendien goed.

Nestbescherming en beheer

De populatiegegevens tot en met 2011 duiden op een gezonde populatie Tapuiten in de Noordduinen. Op basis daarvan werd het nemen van beheermaatregelen op dat moment niet nodig geacht (van Oosten *et al.* 2015). Het is aannemelijk dat vergrassing, hoewel niet gekwantificeerd, en predatie snel verandering brachten in deze situatie in de jaren daarna, waardoor alsnog voor actief ingrijpen werd gekozen. We wilden hiermee voorkomen dat de populatie hetzelfde lot zou ondergaan als (bijna) alle andere Tapuitenpopulaties in de Nederlandse vastelandsduinen.

In recente jaren is gaandeweg ruim 80% van de nesten actief beschermd tegen predatie door Vossen. De nestbescherming is succesvol gebleken en door aanpassingen in de aanpak ook steeds effectiever geworden. Van de beschermde legsels was sinds 2015 gemiddeld 80% succesvol, van de niet beschermde legsels slechts 55% (van Turnhout *et al.* 2019). We zien actieve nestbescherming als een (lieft tijdelijk) redmiddel voor populaties waarin sprake is van een hoge predatiedruk. Zonder actieve nestbescherming zou de populatie Tapuiten waarschijnlijk veel sterker zijn afgenomen dan nu het geval is. Doorrekening met een populatiemodel, waarbij het gemiddelde nestsucces van onbeschermde nesten als uitgangspunt werd genomen, laat zien dat die afname indicatief ongeveer 50% sinds 2014 zou bedragen (van Turnhout *et al.* 2019). Hierbij houden we geen rekening met het feit dat nestbescherming indirect ook invloed heeft op de overleving van nestjongen: vroege jongen uit eerste broedsels hebben namelijk een bijna dubbel zo hoge overlevingskans als late jongen uit tweede en vervolgbroedsels. Hoe minder nestpredatie, hoe meer vroege jongen en hoe meer er dus als broedvogel zullen terugkeren (van Oosten *et al.* 2017). Gezien de nog steeds lage konijnenstand, zijn we van plan om de nestbescherming nog enige jaren voort te zetten. We moeten zuinig zijn op de enige nog resterende Tapuitenpopulatie van betekenis in de vastelandsduinen, want gezien het beperkte dispersievermogen is de kans op herkolonisatie na verdwijnen klein (van Oosten *et al.* 2015, 2016). Ondertussen wordt onderzocht in hoeverre het uitzetten van Konijnen kansrijk kan zijn om de konijnenpopulaties in de duinen te versterken.

Zolang de konijnenstand laag is en de stikstofdepositie hoger blijft dan de kritische waarde waarboven grijze duinvegetaties vergrassen, zijn daarnaast beheermaatregelen nodig om voldoende geschikt foerageerhabitat voor de Tapuiten te waarborgen. Dergelijke maatregelen kunnen in principe op verschillende manieren positief voor Tapuiten uitpakken. Het terugdringen van vergrassing kan leiden tot kortgraziger habitat, waardoor meer paren tot vestiging of nestbouw overgaan en het aandeel succesvolle nesten toeneemt door een betere bereikbaarheid van prooidieren (van Oosten 2018). Anderzijds kan terugzetten van de vergrassing bijdragen aan lokaal herstel van de konijnenstand (Nijssen *et*

al. 2014), waardoor indirect ook de predatiedruk van Vossen op Tapuiten zou kunnen verminderen.

Hoe moet terreinbeheer voor Tapuiten eruitzien? Het herstellen van landschapsvormende processen in het duinecosysteem is één van de meest kansrijke en duurzame strategieën om karakteristieke duinvegetaties en -soorten voor de toekomst te beschermen (Arens *et al.* 2009). In de droge duinen zou het herstel zich vooral moeten richten op het terugbrengen van de natuurlijke dynamiek door vastgelegde en aangetaste situaties weer te laten verstuiwen, en dus zo de natuurlijke successie steeds te *resetten*. Voor een soort als de Tapuit, die afhankelijk is van kortgrazige duingraslanden, zijn positieve effecten van grootschalige verstuiwingsmaatregelen echter pas na vele decennia te verwachten (Arens *et al.* 2020). Bovendien bestaat lang niet overal de ruimte om dit te realiseren. Dat geldt in het bijzonder voor de smalle duinstrook van de Noordduinen. Daarom moeten om het leefgebied op de korte termijn geschikt te houden ook andere maatregelen worden genomen. De recente aantalsontwikkeling van Tapuiten in deelgebieden met maatregelen lijkt positiever dan in deelgebieden zonder maatregelen (van Turnhout *et al.* 2018). Dit geeft aan dat de combinatie van kleinschalig uitgevoerde maatregelen als chopperen, maaien en winterbegrazing door schapen een positieve invloed heeft op de vestigingsmogelijkheden voor Tapuiten in een situatie met een lage konijnenstand. Overigens hebben ook de twee zeer droge voorjaren van 2018 en 2019 bijgedragen aan het terugdringen van de bedekking met hoge grassen in de Noordduinen, terwijl eenjarige kruiden zoals Duinviooltje *Viola curtisii* juist van de droogte profiteerd lijken te hebben (eigen waarnemingen). Door deze ontwikkelingen is de oppervlakte geschikt foerageerhabitat voor Tapuiten recent weer toegenomen. In 2020 vestigden zich voor het eerst in de onderzoeksperiode Tapuiten in dergelijke gebiedsdelen (Grafelijkheidsduinen). We blijven de Tapuiten in de Noordduinen de komende jaren nauwgezet volgen.

DANKWOORD

We bedanken Vogelbescherming Nederland, programma O+BN, Prins Bernhard Cultuurfonds, Provincie Noord-Holland en Landschap Noord-Holland voor de financiering. Vele stagiaires hielpen bij het veldwerk en gegevensanalyse, Marlon de Haan in meerdere jaren. Frans en Linde Langelaan, vrijwilligers van Landschap Noord-Holland, hielpen bij het lokaliseren van de nesten en het aflezen van gekleurde Tapuiten. Jeroen Nienhuis was behulpzaam bij GIS- en databasewerk. Ton Leentvaar stelde zijn konijntellingen beschikbaar. Stef Waasdorp adviseerde over de nestbescherming in het Aekingerzand. We werkten prettig samen met Herman van Oosten, die de populatie in het Noordhollands

Duinreservaat bestudeert en een eerste versie van dit artikel van nuttig commentaar voorzag.

LITERATUUR

- Arens S.M., A.B. van den Burg, P. Esselink, A.P. Grootjans, P.D. Jungerius, A.M. Kooijman, C. de Leeuw, M. Löffler, M. Nijssen, A.P. Oost, H.H. van Oosten, P.J. Stuyfzand, C.A.M. van Turnhout, J.J. Vogels & M. Wolters 2009. Preadvies Duin- en Kustlandschap. Rapport DK nr. 2009/dk113-O.
- Arens B., C. Aggenbach, A. Kooijman, M. Nijssen & M. van Til 2020. Kleinschalige verstuiwingen in kustduinen, deel 2. Sturende factoren, maatregelen en herstelstrategieën voor dynamiek. *De Levende Natuur* 121: 54-58.
- Boele A., J. van Bruggen, F. Hustings, A. van Kleunen, K. Koffijberg, J.W. Vergeer & T. van der Meij 2020. Broedvogels in Nederland in 2018. Sovon-rapport 2020/07. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Brooke M. 1979. Differences in the quality of territories held by Wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Journal of Animal Ecology* 48: 21-32.
- Henry P.Y. & P. Ollivier 2015. Low immigration and high local recruitment in an isolated, coastal population of a declining grassland passerine, the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Acta Ornithologica* 50: 193-203.
- Kämpfer S. & T. Fartmann 2019. Breeding populations of a declining farmland bird are dependent on a burrowing, herbivorous ecosystem engineer. *Ecological Engineering* 140: 105592.
- van Kleunen A., R. Foppen & C. van Turnhout 2017. Basisrapport voor de Rode Lijst Vogels 2016 volgens Nederlandse en IUCN-criteria. Sovon-rapport 2017/34. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Lebreton J.D., R. Pradel & J. Clobert 1993. The statistical analysis of survival in animal populations. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 91-95.
- Low M., D. Arlt, S. Eggers & T. Pärt 2010. Habitat-specific differences in adult survival rates and its links to parental workload and on-nest predation. *Journal of Animal Ecology* 79: 214-224.
- Madhavan M. 2020. Meta-population survival of a migratory songbird: The Northern Wheatear (*Oenanthe oenanthe*) in the Netherlands using a multi-state model. MSc internship report, Radboud University, Nijmegen.
- Nijssen M., B. Wouters, J. Vogels, A. Kooijman, H. van Oosten, C. van Turnhout, M. Wallis de Vries, J. Dekker & I. Janssen 2014. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in droge duingraslanden. Eindrapportage 2009-2013. Rapport 2014/OBN190-DK, Driebergen.
- van Oosten H. 2018. De Tapuit. Uitgeverij Atlas Contact, Amsterdam / Antwerpen.
- van Oosten H.H., A.B. van den Burg, R. Versluijs & H. Siepel 2014. Habitat selection of broodrearing Northern Weatears *Oenanthe oenanthe* and their invertebrate prey. *Ardea* 102: 61-69.
- van Oosten H.H., C.A.M. van Turnhout, C.A. Hallmann, F. Majoor, M. Roodbergen, H. Schekkerman, R. Versluijs, S. Waasdorp & H. Siepel 2015. Site-specific dynamics in remnant populations of Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* in the Netherlands. *Ibis* 157: 91-102.
- van Oosten H.H., J.C. Mueller, J. Ottenburghs, C. Both & B. Kempnaers 2016. Genetic structure among remnant populations of a migratory passerine, the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* 158: 857-867.
- van Oosten H.H., M. Roodbergen, R. Versluijs & C.A.M. van Turnhout 2017. Stage-dependent survival in relation to timing of fledging in a migratory passerine, the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Journal of Ornithology* 158: 133-144.
- Provincie Noord-Holland 2017. Natura 2000 beheerplan Duinen Den Helder - Callantsoog 2018-2024. Provincie Noord-Holland, Haarlem.
- Sillett T.S. & R.T. Holmes 2002. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *Journal of Animal Ecology* 71: 296-308.

- van Turnhout C. 2009. Effecten van recreatie en de Tulpenrally op de broedpopulatie Tapuiten in de Noordduinen. Sovon-informatierapport 2009/01. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- van Turnhout C., J. Aben, P. Beusink, F. Majoor, H. van Oosten & H. Esse-link 2007. Broedsucces en voedsleecologie van Nederland's kwijnende populatie Tapuiten. *Limosa* 80: 117-122.
- van Turnhout C. & F. Majoor 2015. Populatiodynamiek en bescherming van Tapuiten in de Noordduinen in 2015. Sovon-rapport 2015/74. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- van Turnhout C., F. Majoor F. & T. Zutt 2018. Tapuiten en duinbeheer in de Noordkop. *De Levende Natuur* 119: 124-128.
- van Turnhout C., F. Majoor & T. Zutt 2019. Populatiodynamiek en bescherming van Tapuiten in de Noordduinen in 2019. Sovon-rapport 2019/91. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- van Turnhout C. & F. Majoor 2019. Tapuiten in de Eierlandse Duinen op Texel in 2019. Sovon-rapport 2019/84. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Versluijs R., H. van Oosten & C. van Turnhout 2008. De Tapuit in het nauw in de Nederlandse duinen. *Fitis* 44: 174-183.

Chris van Turnhout & Frank Majoor, Sovon Vogelonderzoek Nederland, Postbus 6521, 6503 GA Nijmegen;

chris.vanturnhout@sovon.nl

T. Zutt, Landschap Noord-Holland, De Helderse Vallei 9-11, 1783 DA Den Helder

Malavika Madhavan & Eelke Jongejans, Radboud Universiteit, afdeling Dierecologie & Fysiologie, Institute for Water and Wetland Research, Postbus 9010, 6500 GL Nijmegen

Reproduction and survival of Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* in a rapidly changing coastal dune landscape

The current distribution of the Northern Wheatear in the Netherlands is largely confined to coastal dune grasslands. This habitat is threatened by loss of natural dynamics, excessive atmospheric nitrogen deposition and declining Rabbit *Oryctolagus cuniculus* populations. We studied the effects of these pressures on the population numbers, breeding success and survival of Northern Wheatears in one of its last strongholds, the Noordduinen, in the period 2007-19. The number of territories fluctuated between 46 and 67, increasing between 2007-12 but decreasing afterwards (Fig. 2). The recent decrease is particularly apparent when excluding territories in which we found no nest. The proportion of solitary males increased from 1 in 2014 to 16 in 2018. In 2019 the population slightly recovered. The number of Rabbits peaked in 2006, but crashed afterwards, with particularly low numbers in 2015-18 (Fig. 1). Grass encroachment progressively occurred from 2012 onwards. Based on multistate survival modelling, using all resightings of 214 colour-ringed adults and 1519 nestlings, we calculated an average annual survival of 57% for adult males, 51% for adult females and 24% for juveniles (Appendix 1). Resighting probabilities are high, on average 93% for males and 90% for females. The best model indicates different survival and resighting rates for males, females and juveniles, and between years (Appendix 1). Fig. 4 shows the annual survival rates of an alternative model, in which the differences between age and sex classes are not constant over time, but vary between years. We found large differences in survival between years, but no evidence for a trend during the study

period. Average laying date of first clutches is 4 May, with annual averages ranging between 1 – 12 May (Appendix 1). We found no evidence for a trend in laying date during the study period. Most first clutches contain five (N=135) or six (N=175) eggs, rarely seven (N=31) or eight (N=1). Average clutch size differs between 4.9 and 5.9 annually (Appendix 1). Early clutches are on average larger than late clutches. Number of fledged young per successful nest is 4.7 for first broods and 3.7 for second and replacement broods. The number of fledged young per territory was on average higher in 2007-11 (3.9), before the onset of the decline in numbers, than in 2012-18 (2.6) (Fig. 3). While the number of fledged young per successful nest was stable during the entire study period (4.6 in 2007-11 versus 4.8 in 2012-18), the proportion of successful territories strongly declined (Appendix 1). In 2019 breeding success recovered (Fig. 3). Nest predation became apparent from 2012 onwards, initially by Red Fox *Vulpes vulpes* (up to at least 15 clutches in 2015), from 2015 onwards by a mustelid, probably Polecat *Mustela putorius* (up to 9 clutches and 5 breeding females in 2017). After the start of active nest protection in 2015 nest predation by foxes gradually disappeared. Our findings suggest that a decrease of suitable foraging habitat due to grass encroachment in response to declining Rabbit numbers, in combination with increased nest predation rates, are the main drivers of the local population decline of Northern Wheatears after 2012. In a situation with low Rabbit densities, active nest protection and habitat restoration measures are needed to counteract these adverse effects.

Bijlage 1. Broedsucces en overleving van Tapuiten in de Noorduinen in 2007-19. Appendix 1. Reproduction and survival parameters of Northern Wheatears in study site Noorduinen in 2007-19.

	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	gemiddeld - average
	weinig vergrassing, weinig predatie - <i>limited grass encroachment, low predation</i>					toename vergrassing, vospredatie - <i>incr. encroachment, Fox predation</i>			start bescherming, marterpredatie - <i>start protection, mus-telid predation</i>			weinig predatie - <i>low predation</i>		
Broedparameters - Breeding parameter estimates														
start eileg (1 ^e) - <i>laying date (1st)</i>	1-mei	7-mei	30-apr		4-mei	12-mei	7-mei	2-mei	5-mei	2-mei	8-mei	8-mei	1-mei	4-mei
se	1.56	1.52	1.56		1.38	1.41	1.56	1.58	1.85	1.66	1.85	2.29	1.60	0.48
legselgrootte (1 ^e) - <i>clutch size (1st)</i>	5.7	5.3	5.6		5.4	4.9	5.7	5.7	5.8	5.6	5.5	5.3	5.9	5.5
se	0.17	0.14	0.14		0.13	0.13	0.14	0.20	0.20	0.17	0.16	0.18	0.14	0.05
jongen / succesvol nest (1 ^e) <i>fledged young / successful nest (1st)</i>	4.4	4.6	4.7		4.5	3.9	4.9	5.1	5.2	5.1	4.6	4.7	5.2	4.7
se	0.27	0.21	0.22		0.23	0.24	0.26	0.30	0.37	0.33	0.30	0.29	0.22	0.08
jongen / succesvol nest (2 ^e) <i>fledged young / successful nest (2nd)</i>	5.0	2.5	3.0		2.0	3.0	7.0	6.0	5.3	4.0	3.3	2.7	4.0	3.7
se	1.25	0.88	1.25		0.88	0.56	1.25	n.b.	0.72	0.72	0.51	0.72	0.35	0.23
% territoria succesvol (1 ^e) - <i>% successful (1st)</i>	79%	73%	72%		77%	49%	49%	54%	32%	50%	45%	48%	76%	54%
% territoria succesvol (2 ^e) - <i>% successful (2nd)</i>	17%	12%	8%		18%	9%	6%	2%	7%	20%	15%	11%	33%	12%
Overlevingparameters - Survival parameter estimates														
Beste model: S(~stratum+year), p(~stratum+year)														
overleving vrouw - <i>female survival</i>		48%	43%	62%	65%	42%	39%	57%	48%	56%	50%	43%	71%	51%
se		5%	4%	4%	5%	4%	4%	5%	5%	5%	5%	5%	17%	2%
overleving man - <i>male survival</i>		54%	49%	67%	70%	48%	44%	63%	54%	62%	56%	49%	75%	57%
se		5%	4%	4%	5%	4%	4%	4%	5%	4%	5%	5%	15%	2%
overleving juv - <i>juvenile survival</i>		21%	18%	32%	35%	18%	16%	28%	22%	27%	23%	18%	42%	24%
se		3%	2%	4%	5%	2%	2%	3%	3%	4%	3%	3%	19%	1%
Alternatief model: S(~stratum*year), p(~stratum+year)														
overleving vrouw - <i>female survival</i>		54%	62%	65%	53%	44%	42%	58%	31%	54%	57%	29%	62%	51%
se		9%	7%	10%	9%	7%	6%	10%	8%	10%	9%	8%	10%	2%
overleving man - <i>male survival</i>		58%	37%	67%	69%	43%	53%	62%	57%	62%	48%	68%	64%	57%
se		9%	7%	9%	8%	7%	7%	9%	8%	7%	8%	8%	8%	2%
overleving juv - <i>juvenile survival</i>		18%	16%	34%	40%	19%	11%	30%	26%	27%	23%	17%	40%	25%
se		4%	3%	4%	6%	3%	3%	4%	4%	5%	4%	4%	5%	1%