

DE TAPUIT

Eerder verschenen in de Vogelserie

- De gierzwaluw* – Remco Daalder
- De goudvink* – Achilles Cools
- De grutto* – Albert Beintema
- De huismus* – Kees Heij en Jacques Vos
- De kauw* – Achilles Cools
- De koekoek* – Nick Davies
- De merel* – Hay Wijnhoven
- De rotgans* – Barwolt Ebbinge
- De slechtvalk* – John A. Baker
- De spreeuw* – Koos Dijksterhuis
- De meerkoet* – Remco Daalder
- De zilvermeeuw* – Kees Camphuysen
- De kievit* – Sake P. Roodbergen
- De raaf* – Louis Beyens

Herman van Oosten

De tapuit

Uitgeverij Atlas Contact
Amsterdam/Antwerpen

© 2018 Herman van Oosten
Omslagontwerp Melle Hammer
Omslagbeeld Elwin van der Kolk
Typografie binnenwerk Elgraphic
Drukkerij Wilco, Amersfoort

ISBN 978 90 450 36519

D/2018/0108/797

NUR 435

www.atlascontact.nl

www.oenante-ecologie.nl



Inhoud

Vooraf	7
1 <i>Oenanthes</i> ontstaan	11
2 Hoeveel tapuitensoorten zijn er?	16
3 De druivenbloem	21
4 Van Steinschmatz naar tapuit	28
5 Strikken, netten en druivenbladeren	33
6 Teloorgang tot 1970	38
7 Ontwikkelingen vanaf 1970	54
8 De trektochten	65
9 Sahel	80
10 Eilandjes	93
11 Klappen voor de theorie	96
12 Onbeperkte zon	101
13 Overleven op eilanden	106
14 Ga weg, kom terug	114
15 Gedeelde mannen	120
16 Seizoensdiëten	131
17 Voedselknelpunt	140
18 Dubbeltjes en kwartjes	147
19 Jonge vrouwen, oude vrouwen en het tikken van de tijd	155
20 Hoppen zand	162
21 Vossen en tapuiten	170
22 Dode eieren en stervende jongen	181
23 Een nieuwe lente	190
24 Tapuitenzang	200
Vooruitblik	213
Dankwoord	217
Noten	221
Illustratieverantwoording	259

Vooraf

Auch bei uns ist es natürlich die Freude am Tier und insbesondere die am Vogel, die den Plan zu dem vorliegenden Werke reifen ließ, aber bald gesellten sich dazu die Fragen.

– Oskar Heinroth en Magdalena Heinroth, 1924¹

Ik ken niemand die niet gelukkig wordt bij het zien van een tapuit. Het is een mooi dier, opvallend door zijn gedrag en misschien wel zo geliefd omdat hij in Nederland voorkomt in landschappen die nog het dichtst de verloren woeste gronden benaderen. Een bewust of onbewust verlangen naar dat wat geweest is en voorbij, inclusief struikrovers en andere romantische figuren – maar dan wel vanaf de wandelroute waar als zwakke reflectie van vroegere gevaren woest ogende koeien loom grazen.

Vanaf eind maart arriveren tapuiten weer in duin en hei vanuit hun voorvaderlijke geboortegrond in Afrika. Dat is de tijd van het jaar wanneer ik en andere onderzoekers het winterstof uit onze pelzen schudden en met verrekijker en telescoop op zoek gaan naar tapuiten. Aan de kust, want daar huist de populatie die ik volg, is het nog fris, ‘wanneer de noordenwind de vlakte vierendeelt’.² Maar mooi is dan het duin, wanneer maritiem-arctische lucht binnenwaait, wanneer wat landinwaarts stapelwolken ontstaan boven het opwarmende land en wanneer zo de kromming van de kustlijn in de wolken zichtbaar wordt. Dan valt de witte staart van de lokstaart³ extra op en kunnen de eerste kleurringen worden afgelezen in het nog vale duin. Wie is het? Vaak nog vliegt de tapuit weg uit de vallei, want onrustig zijn ze zonder territorium in deze eerste dagen van het seizoen. Hup, erachteraan, want was dat nou een roze of bruine kleurring? Na een week zijn de vogels meer op hun gemak – dat is fijn voor hen en fijn voor mij.

Na aankomst uit de wintergebieden scharrelen de mannetjes de eerste dagen her en der rond. Ze zijn op zoek naar een territorium en nadat ze er een hebben uitgekozen gaan ze het fysiek en verbaal verdedigen. Andere mannetjes worden verdreven uit de duinpan en door zang wordt duidelijk gemaakt dat de duinpan bezet is. Tapuiten zingen, zij het spaarzaam, knarsend als geen ander (behalve misschien zwarte roodstaarten, notoire stadse knarsers). Bij verschijnen van een net gearriveerd, nog ongebonden vrouwtje rolt de razernij van de mannetjes door het duin. Twee, drie, vier mannetjes achtervolgen haar en staan elkaar naar het leven. Ze vallen elkaar aan en achtervolgen elkaar, laag en snelvliegend als ijsvogels, onder hard geratel. Als ze eenmaal op de grond zijn nemen ze verschillende balshoudingen aan: ze strekken hun nekken en buigen hun koppen en spreiden hun staarten, alle mooi getekend in het boekje van Panov uit 1974.⁴ Uiteindelijk blijft één mannetje over, dat vervolgens door zang en dans het vrouwtje van zijn kwaliteit probeert te overtuigen. Eén dans is prachtig om te zien: meestal staat het vrouwtje dan stil in een verlaging van het terrein, bijvoorbeeld een door konijnen gegraven greppeltje, waarna het mannetje van links naar rechts over haar heen stuipt. Mogelijk vindt dan een paring plaats; het is verbazingwekkend me te realiseren dat ik in elf jaar tijd nog nooit een tapuitenparing heb gezien, terwijl ik toch heel wat naar tapuiten heb gekeken.

Duintapuiten maken hun nest in een konijnenhol, heitapuiten deden dit ook toen konijnen nog op heidevelden voorkwamen. Niet in de opvallende, grote zandige holen, maar vaker in de kleine grassige gaten in de vegetatie. Soms worden in verschillende jaren dezelfde holen gebruikt door verschillende tapuiten, hoewel er toch heel wat holen aanwezig zijn in het studiegebied. Blijkbaar is niet elk hol geschikt, maar wat maakt een hol tot een geschikt hol? Ik weet het niet zeker, want ik heb daar nooit specifiek naar gekeken, maar vermoedelijk verschillen de holen (en met name de nesten daarin) wat betreft de kans om gepredeerd te worden door vossen, hetzij door de ligging, hetzij door de diepte in het verticale vlak. Het mannetje en het vrouwtje bezoeken een aantal konijnengaten, waarna in een ervan het uiteindelijke nest gebouwd wordt. Uiteindelijk, want soms begint een mannetje al met de bouw van een nest, bij voortdurend gebrek aan een vrouwtje dat nog onderweg is. Het nest wordt

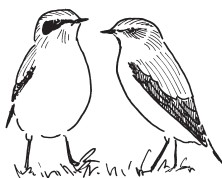
voor verreweg het grootste deel door het vrouwtje gebouwd; het mannetje gaat zo nu en dan met wat stro naar binnen – om te laten zien dat hij een prima vent is? Het nest bevindt zich ergens tussen de 20 en 175 centimeter diepte in de pijp, en is gemaakt van droog gras, mos en wat veren of (konijnen)haar. Vaak bevindt zich tussen de ingang van de nestpijp en het nest een hele verzameling takjes van verschillende lengte en dikte, maar niet bij elk nest. Of deze takjes een functie hebben en wat die functie zou kunnen zijn weet ik niet; er is geopperd dat het nest op deze manier minder snel overspoeld wordt door het zand dat met de instromende regen meekomt.⁵ Een aantal andere zangvogels, waaronder de zwarte tapuit⁶ van het Iberisch Schiereiland en de zwartstaart⁷ uit de woestijnen van het Midden-Oosten, verzamelt steentjes bij de ingang van het nesthol. Het is mogelijk dat de zwartstaart dit doet om de ingang te verkleinen (zoals bij ons de boomklever een spechtenhol verkleint met klei) waardoor predatoren moeilijker het nest kunnen bereiken. Voor eerstgenoemde soort is er een verband met de kwaliteit van het mannetje: hoe meer stenen, hoe gezonder of hoe fitter het mannetje is.⁸

Na het uitvliegen worden jonge tapuiten nog een week of twee door hun ouders gevoerd. Ten slotte stoppen de ouders met het voeren, hoewel hun jongen nog vlakbij aan het bedelen zijn met hun karakteristieke ‘brrzz’-roep. Dan is het opletten geblazen, want de kans is groot dat het vrouwtje op dat moment al bezig is met een tweede nest, terwijl het mannetje de jongen van het eerste nest nog voert. Ongeveer de helft van de vrouwtjes begint een tweede nest na een succesvol eerste nest (maar dus ook de helft niet – waarom zou dat zo zijn?), en de meeste vrouwtjes beginnen een vervolglegsel nadat het eerste nest mislukt is door predatie, inspoelend zand tijdens zware buien, een in het nest gestoken stok of waardoor dan ook. Vanaf begin juli worden geen eieren meer gelegd en is de voortplanting voorbij voor dat jaar. Jongen uit de eerste nesten hebben het broedgebied rond begin augustus verlaten, enkele weken voor de jongen uit de tweede legfels. Volwassen dieren zijn nog wat later vertrokken; eind augustus, begin september is het duin weer tapuitloos.

Als zand door een zandloper stromen in augustus, september alle tapuiten ter wereld naar Afrika: van het oude Groenland en de Baffin Bay in Canada, van de Faeröer tussen IJsland en Schotland, van

de Noordkaap waar koningseiders in donkere dagen overwinteren, tot in Zuid-Europa, van de glooiende duinen van Nederland verder naar het oosten, ook de tapuiten die broeden in muurtjes in wijngaarden langs de langzame Moezel, de tapuiten uit het westen van Siberië, die soms broeden in spechtengaten in telefoonpalen⁹ aan de kant van een zandweg, en die van nog verder oost, over het vulkanische Kamtsjatka, over de nauwe Beringstraat waar Stellerzeekoeien ooit loeiden, via de Aleoeten met hun ontelbare zeevogels en de sneeuw witte McKays sneeuw gors, naar Alaska waar naast tapuiten nog enkele zangvogels uit de Oude Wereld voorkomen – van het hele noordelijk halfrond stromen de tapuiten terug naar Afrika, waar eens hun wiegje stond, zes miljoen jaar geleden.

Over deze vogel, zijn wereld en enkele mensen gaat dit boek, de in Nederland zo sterk achteruitgegane tapuit, *Oenanthe oenanthe*, een van de soorten binnen het geslacht der tapuiten, *Oenanthe*. In wetenschappelijke en determinatieliteratuur wordt vaak onderscheid gemaakt tussen ‘een tapuit’ en ‘een Tapuit’. Het verschil tussen die twee: u bent op reis in verre en woeste streken – een aantrekkelijk idee – en al wandelend vraagt u zich af: ‘welke tapuit is dat?’ dan wel: ‘dat is toch een Tapuit?’ Omdat een beetje verwarring ons scherp houdt en dit boekje geen uitermate wetenschappelijk geheel is, houd ik het bij ‘een tapuit’ en ‘de tapuit’.



1 *Oenanthes* ontstaan

De hoeveelheid verstreken tijd is lastig te bevatten. Een jaar of wat, honderd jaar, duizend wellicht, daar heb ik een gevoel bij, dat kan ik me inbeelden en daarin kan ik me inleven. Snel onwerkelijker wordt het wanneer tijd wordt afgemeten per tienduizenden, honderdduizenden, miljoenen, tientallen, honderden miljoenen jaren. Tien keer duizend jaar geleden, honderd keer duizend jaar of nee, duizend keer honderd jaar, dat is beter voor te stellen, tienduizend keer honderd, honderden keren tienduizend jaar keer honderd!

Zeker drieënhalf miljard (3 500 000 000) jaar geleden ontstond er leven in een nog zuurstofloze, onvriendelijke wereld. Maar van vochtige cyanobacteriën naar rankbenige tapuiten is het een flinke stap: het zou nog ongeveer 3 468 000 000 jaar duren voordat zangvogels de betrekkelijk stille wereld zouden vullen met hun geluiden. Afgezien van geluiden van de wind, de branding, de vulkaan waren er dieren die wellicht geluid voortbrachten. Misschien zong onopvallend een krekel onder een gevallen varen, beslopen door een schuifelende spitsmuis? Maar de uren rond zonsopkomst die nu vonken van vogelzang ontbraken nog. De grens van dag en nacht die in vierentwintig uur over de wereld trekt¹ en dag na dag zijn ronde draait, draaide nog in stilte.

Aan het einde van het Krijt, zesenzestig miljoen jaar geleden, stierven de dinosauriërs uit, althans: bijna allemaal. Eén groep die toen is ontstaan leeft nog steeds, de vogels. In 1861 werd een veer van de befaamde *Archaeopteryx* opgegraven in Beieren en in 1863 werd zijn skelet beschreven; op grond van de botten was het dier zo groot als een roek of een slechtvalk.² Langzaam maar zeker werd duidelijk dat vogels voortkomen uit dinosauriërs, de therapoden, helemaal toen de meest fantastische bevederde dinosauriërs werden opgegraven in China, vanaf het einde van de twintigste eeuw. Zo zijn daar

dinosauriërs gevonden die zeer op vogels leken maar in het bezit waren van vier vleugels.³ Ook werd een primitieve vogelachtige gevonden met plantenzaad in zijn maag⁴ – als ware het een verre voorvader van de kneu, die nu golvend boven duinvalleien vliegt en zijn nest bouwt in stekelige duindoorns.

Na het (vrijwel) uitsterven van dinosauriërs ondergingen vogels een snelle uitwaaiëring en vijftig miljoen jaar geleden bestonden nagenoeg alle vogelordes die we tegenwoordig kennen, zoals de papegaaien, de spechten en de duiven. Nog eens twintig miljoen jaar later zijn de echte zangvogels ontstaan en deze groep onderging een snelle diversificatie ongeveer twintig miljoen jaar geleden, in Australië.⁵ Enkele miljoenen jaren later ontstonden er eilanden tussen Australië en het huidige Zuidoost-Azië, dus globaal in het huidige Indonesië, toen de tektonische plaat waar Australië op ligt zich noordwaarts bewoog.⁶ Snel verspreidden zangvogels zich toen via de ontstane eilanden over Azië, Europa en Afrika. Voor de tapuit was het laatstgenoemde continent van existentieel belang: ongeveer 6,6 miljoen jaar geleden⁷ liep de oudste voorouder van onze tapuit rond in een verdrogend en vergrassend Afrika, waarschijnlijk ten zuiden van de Sahara. Het is goed mogelijk dat enkele tapuiten vanuit de Hoorn van Afrika zijn overgestoken naar het Arabisch Schiereiland en aangrenzende gebieden tot aan de Kaspische Zee. In die regio zijn verscheidene soorten *Oenanthe* ontstaan die vervolgens Centraal-Azië, de Sahara en de gematigde streken van Eurazië hebben gekoloniseerd.⁸ Voor zover momenteel bekend is daar ook onze tapuit ontstaan, ongeveer drie miljoen jaar geleden,⁹ dezelfde soort die ik nu met veel plezier bestudeer – het is wonderlijk om dit te schrijven.

Maar laten we niet met al te grote sprongen door *Oenanthes* geschiedenis heen stappen en weer wat verder terug in de tijd gaan, verder naar een andere plek, nu in het geografische hart van Europa, waar zich de Pannonische Vlakte bevindt, de bodem van de in het Pliocen (5,3-3,6 miljoen jaar geleden) opgedroogde Pannonische Zee. Deze vlakte, door lage heuvels omringd, vormt de meest westelijke uitloper van de steppes die zich oostwaarts uitrollen, tot in Mongolië, waarover de Mongoolse horden zich westwaarts spoedden in de dertiende eeuw. Hier liggen de Hongaarse stadjes Polgárdi, Csarnóta en Beremend, tezamen 9420 inwoners groot (op 1 januari

2015¹⁰), die onder oenanthofielen befaamd zouden moeten zijn. Het landschap was in het verre verleden blijkbaar uitnodigend voor een uitbundige avifauna, en door karstprocessen, het oplossen van kalkhoudend gesteente in water, zijn talloze grotten gevormd waarin veel fossiele overblijfselen van deze avifauna zijn aangetroffen, waaronder botten van twee uitgestorven soorten *Oenanthe*! Nog voor het ontstaan van de tapuit liepen hier *Oenanthe kormosi* en *Oenanthe pongraczi* rond, respectievelijk 6,0-5,3 en 4,5-3,5 miljoen jaar geleden,¹¹ de enige uitgestorven *Oenanthe*-soorten die tot dusver bekend zijn, mooi beschreven in twee artikelen uit 2013 en 2014 van de Roemeen Kessler.¹² Dit is relatief kort na het verschijnen van de voorouderlijke tapuit in Afrika, zoals we net gezien hebben. Mogelijk zal toekomstig onderzoek *Oenanthes* geboortedag nog wat vervroegen, mogelijk ook niet, en zijn tapuiten inderdaad snel uitgewaaid en zo in het Pannonisch Bekken terechtgekomen, opgekomen en weer ten onder gegaan.

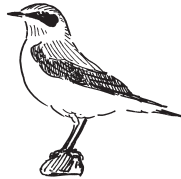
Wat mij bijzonder raakt en intrigeert zijn de vele andere uitgestorven soorten vogels die Kessler noemt in zijn beide artikelen. Hoe mooi en indrukwekkend gevederde dinosauriërs met vier vleugels uit China ook zijn, ze zijn te ver van mijn bed. Maar de soorten van Kessler – dat zijn uitgestorven soorten van vogelgeslachten die ook nu nog, na miljoenen jaren, voorkomen in Europa, op plekken waar tapuiten ook nu nog zingen. En dat zijn geslachten die ik ken. Natuurlijk weten we nooit precies of uitgestorven tapuiten hetzelfde gedrag vertoonden en in een vergelijkbare habitat leefden als de huidige tapuiten – maar ik ga daar voor het gemak van uit. Zo stel ik mij dan voor rond te lopen in de heuvels rond de opdrogende Pannonische Zee, vijf miljoen jaar geleden, terwijl *Oenanthe kormosi* laag over de grond voor mij uit vliegt, wat groter dan de tapuit waarmee ik vertrouwd ben, en een korte zang laat horen. Net zoals tegenwoordig in de Nederlandse duinen en heiden de roodborsttapuit zingt, zo zingt hier een mannetje *Saxicola lambrechtii* dat een tweede vrouwtje probeert te strikken terwijl zijn eerste vrouwtje op het nest zit. Misschien zongen wel beide gorzen *Emberiza pannonica* en *Emberiza polgardiensis* als geelgorzen hun ongetwijfeld wat monotone zang vanuit struikjes, waar om de paar honderd meter een *Lanius capeki*-mannetje als een grauwe klauwier op de uitkijk zat en grote kevers en veen-

mollen ving. In de jaren tachtig van de vorige eeuw zong zowel de veld- als de boomleeuwerik nog in duingraslanden waar veel meer tapuiten broedden dan tegenwoordig – misschien zongen hun respectievelijke geslachtsgenoten *Alauda tivadari* en *Lullula minor* miljoenen jaren geleden boven rondhoppende inmiddels uitgestorven tapuiten, terwijl groepjes zwaluwen van de nu lang uitgestorven soort *Hirundo gracilis* als boerenzwaluwen voorbijvlogen, met zo nu en dan een paar *Delichon polgardiensis* wat hoger in de lucht – net zoals nu huiszwaluwen op trek vaak hoger vliegen dan boerenzwaluwen. Een paar honderd meter verderop is een steilwand met broedholten van *Riparia minor* en misschien broedde *Oenanthe kormosi* ook in zo'n hol, zo nu en dan, zoals de tapuit soms broedt in holen van de oeverzwaluw. Uit een ruigte klinkt, tegen het vallen van de avond, de deels snorrende, deels krakende zang van *Locustella kordosi*, minder herinnerend aan de sprinkhaanzanger die tegenwoordig snort in het duin en meer aan de Siberische snor die nu in Oost-Aziatische ruigtes zijn karakteristieke zang laat horen. Zacht vliegt 's nachts *Tyto campiterrea* voorbij, spookachtig als onze kerkuil, als een schim die slechts door zijn botten opduikt uit een onduidelijk verleden – oude, oude wereld.

Na de Pannonische tapuiten worden pas weer resten van tapuiten gevonden in aardlagen die anderhalf miljoen jaar jonger zijn. In Frankrijk, aan de voet van de Pyreneeën, zijn botten gevonden van twee miljoen jaar oud en in Israël zijn resten van tapuitachtigen gevonden die 1,4 miljoen jaar geleden rondhopten. Vervolgens zijn in verschillende landen sterk op de botten van de tegenwoordige tapuit gelijkende botten aangetroffen, zoals in Tsjechië (780 000-470 000 jaar geleden) en in Oostenrijk (470 000-370 000 jaar geleden). Botten van dé tapuit zijn voor het eerst met zekerheid gevonden in Frankrijk, gedateerd op ongeveer 195 000-127 000 jaar geleden.¹³

Om deze reeks van droge getallen behapbaarder te maken en wat meer naar bekend terrein te brengen heb ik ze vergeleken met de momenten waarin wij, het geslacht *Homo*, onze destijds harigere gelaten en buiken voor het eerst blootstelden aan de zon. Het is verbazingwekkend je te realiseren dat *Oenanthe* ouder is dan wij: de eerste leden van ons geslacht liepen ongeveer 2,8 miljoen jaar geleden rond,¹⁴ toen *Oenanthe kormosi* alweer ter ziele was! Neandertha-

lers joegen globaal tussen 200 000-50 000 jaar geleden op grote zoogdieren als oerossen, reuzenherten en wolharige neushoorns,¹⁵ terwijl tapuiten toekeken en zangvluchten ondernamen. Het is verleidelijk te denken dat Neanderthalers en vroege *Homo sapiens* woorden hadden voor de verschillende dieren die ze bejoegen. Met één woord kon zo duidelijk gemaakt worden waarom iedereen de speren ter hand moest nemen. Zou de tapuit toen ook een naam hebben gehad?



2 Hoeveel tapuitensoorten zijn er?

Het volgende moet je vooral niet vergeten, zegt Rosemary Grant: soorten staan niet stil. Je kunt een soort niet ‘conserveren’... Iedere soort verandert constant en is in staat tot verdere verandering.

– Jonathan Weiner, 1994¹

De tapuit zoals we die nu zien rondrennen in het duin is het resultaat van miljoenen jaren evolutie, waarbij toevallige mutaties in het DNA soms goed uitpakten voor een soort in zijn landschap en soms slecht. Goede mutaties leidden tot een toevallig iets langere poot of een iets krachtigere snavel, waardoor die ene tapuit sneller kon rennen en grotere prooien kon vangen. Zijn nageslacht erfde deze eigenschappen en ze waren ook succesvoller. Dat wil zeggen: ze kregen meer nageslacht of hun nageslacht overleefde beter dan individuen zonder deze destijds gunstige mutatie, gunstig in het landschap waar de soort toen voorkwam. Maar wat eens een mutatie was die tot succes leidde, kan vandaag een mutatie zijn die tot de ondergang leidt, en vice versa. Het is goed er stil bij te staan dat de soort die we vandaag tapuit noemen in feite een fluïde vogel is die er over honderdduizend jaar weer anders uitziet, want wat wij zien is slechts een momentopname in de veranderingen van het dier dat als een deegbal wordt gekneed door selectiedruk. Wat is op evolutionaire schaal een soort wanneer deze continu verandert? Evolutie door selectie van eigenschappen staat nooit stil en elk uur en elke dag staan tapuiten bloot aan de grillen van het lot en aan de veranderingen in de omgeving, waardoor net wat andere eigenschappen een individu tot voordeel en tot nadeel zijn. In plaats van zich aan te passen kunnen deze soorten, deze momentopnames, uitsterven omdat andere individuen met grotendeels andere eigenschappen

succesvoller zijn en onze soort naar de marge dringen.

Evolutie heeft geleid tot een beknopt aantal soorten tapuiten die momenteel de aarde bevolken, maar hoeveel precies is nog steeds de vraag. In 1874 werden door Blanford en Dresser² zevenendertig soorten gerekend tot het geslacht *Oenanthe*, dat toen *Saxicola* werd genoemd. In 1964³ was het leven voor tapuitenonderzoekers makkelijker dan negentig jaar ervoor, want er werden maar achttien soorten binnen het geslacht *Oenanthe* erkend en datzelfde aantal werd ook in 1989 aangehouden.⁴ In 2003⁵ waren het er tweeëntwintig, maar in 2005 was er een van die tweeëntwintig verdwenen in de lijst van Col-lar⁶ en vier in de lijst van Panov,⁷ die daarmee slechts achttien soorten binnen *Oenanthe* schaarde. In 2014⁸ zijn het er zevenentwintig en in 2017 zelfs achtentwintig!⁹ Dit aantal wisselt niet omdat er plots een sterk versnelde evolutie heeft plaatsgevonden, of omdat er nieuwe soorten zijn ontdekt of omdat tapuitensoorten zijn uitgestorven. Nee, het heeft ermee te maken welke vogel je nu precies een *Oenanthe* noemt, en dat is blijkbaar niet zo eenvoudig.

Hoe werkt dat eigenlijk met naamgeving en wie bepaalt hoe de tapuit officieel heet? Daar zijn regels voor, opgesteld en gecontroleerd door de International Commission on Zoological Nomenclature. Die heeft in het grijze verleden bepaald dat met de publicatie van de tiende druk van Linnaeus' *Systema Naturae* in 1758 de binaire naamgeving officieel haar intrede deed. Een binaire naam wil zeggen dat een wetenschappelijke naam voor een soort bestaat uit twee woorden: als eerste het geslacht en ten tweede de soort. Voor de tapuit is dat bijvoorbeeld *Oenanthe oenanthe*, voor de huismus *Passer domesticus* en voor de ringmus *Passer montanus*. Deze commissie heeft regels opgesteld om naamgeving in goede banen te leiden. Deze set regels heet ook wel The Code... Om kort te gaan: Linnaeus noemde de tapuit in 1758 *Motacilla oenanthe* en gaf daarmee de tapuit zijn eerste moderne, geldige wetenschappelijke naam.

In 1874 schreven Blanford en Dresser hun monografie over het geslacht *Oenanthe* (dat zij dus *Saxicola* noemden). De hoofdreden van hun geschrift was 'an attempt to reduce into something like order the excessively confused nomenclature of the species composing the genus *Saxicola*'. Ze vonden het dus maar een rommeltje en besloten daar wat aan te doen. Dat was ook hoog tijd want zij noe-

men maar liefst elf synoniemen voor *Saxicola oenanthe*, dus die konden meteen de prullenbak in. Ik heb zelf ook gezocht hoeveel namen er eigenlijk aan *Oenanthe oenanthe* zijn toegekend sinds 1758 en dat waren er zestien. Veel van die zestien namen zijn later weer verdwenen of opgegaan in een andere soort, zoals bij de ‘vo-geldominee’ Brehm.¹⁰ Brehm had een ongelofelijk scherp oog voor tapuiten, met name wat hun schedelvorm betreft. In 1831 noemt hij vier soorten ‘*Weißschwänze*’ die in Duitsland in verschillende aantallen voorkomen¹¹ en die hij onderscheidt aan hun schedeltjes. Zo onderscheidt hij ‘*der deutsche Weißschwanz*’ van ‘*der nordische Weißschwanz*’ vooral door zijn schedel, die bij eerstgenoemde zeer plat is, maar bij laatstgenoemde opvalt door de hoog boven het voorhoofd uitrijzende kruin. Daarnaast kenmerkt zich ‘*der hochstirnige Weißschwanz*’ van beide eerdere soorten door zijn ‘*ungewöhnlich stark gewölbten Oberkopf*’. ‘De bovenkop is direct boven het voorhoofd al zeer gewelfd, en ligt als een bochel op de top van de schedel.’ In 1855 wil Brehm hier niet meer van weten en kent hij nog maar één soort, met een aantal ondersoorten.¹² Dat lijkt mij voor de gemiddelde waarnemer die niet gezegend is met het scherpe oog van Brehm – waartoe ik mijzelf ook reken – een gelukkig besluit!

Tegenwoordig speelt bij de vaststelling van het aantal soorten binnen *Oenanthe* de vraag welke Afrikaanse soorten uit nauw verwante genera tóch tot *Oenanthe* moeten worden gerekend. Met name de recente insluiting van het grotendeels Afrikaanse geslacht *Cercomela* speelt een grote rol: het geslacht *Oenanthe* is daardoor flink gegroeid. Daarnaast zijn er nog veel taxonomische onzekerheden die betrekking hebben op de vraag of een bepaald *Oenanthe*-taxon een soort of ondersoort is. Zo zijn er in Zuid-Europa een stuk of drie onderling nauw verwante tapuiten. Toen mijn wereld nog overzichtelijk was en de dagen, zeker in mijn herinnering, bestonden uit voetballen op het pleintje, nesten zoeken en zeelten vangen, stonden de blonde tapuit en de bonte tapuit in de vogelgids. Nu is de blonde tapuit opgesplitst in de westelijke blonde tapuit en zijn oostelijke tegenhanger. Sterker nog, soms wordt zelfs het bestaan van de bonte tapuit in twijfel getroffen (dat wil zeggen: niet zozeer of dit dier daadwerkelijk rondrent in de Dobroedzja van Roemenië, maar

onder welke naam hij dat doet). Zo zijn er nog wel meer ondersoorten of soorten met aanhangers en opponenten, wat hun naamgeving betreft. In de Kaukasus, op het Arabisch Schiereiland en in Iran is nog veel onduidelijk, bijvoorbeeld wat betreft de beide roodstaarttapuiten met hun lastige namen *Oenanthe xanthoprymna* en *Oenanthe chrysopygia* voor de westelijke en oostelijke variant. En verdient *Oenanthe seebohmi* uit het Atlasgebergte in Marokko en Algerije soortstatus of is het toch een ondersoort van de gewone tapuit, dus *Oenanthe oenanthe seebohmi*? Ook de rouwtapuit *Oenanthe lugens* uit de woestijnen van Noord-Afrika en het Midden-Oosten wordt recent door sommigen in drieën gesplitst. De tapuitenwereld is een dynamische wereld vol onzekerheden.

De taxonomische onzekerheid wat betreft het toekennen van soortstatus aan verschillende typen of varianten binnen *Oenanthe* wordt veroorzaakt doordat de *Oenanthe*-radiatie (het uitwaaieren van één soort tot meerdere soorten), nog maar relatief kortgeleden is begonnen. Veel taxa lijken qua verenkleed sterk op elkaar en zijn op weg om aparte soorten te worden of om weer in elkaar op te gaan.¹³ Volgens sommige auteurs kunnen deze taxa al als soorten worden beschouwd, maar volgens andere zijn het nog ondersoorten of kleurvarianten binnen een soort, een beetje zoals er vrijwel witte tot erg donker gekleurde individuen binnen de soort buizerd rondvliegen.

Een mooi voorbeeld van een variabele soort is de in Iran en omlandende voorkomende *variable wheatear*, de picatatapuit in het Nederlands, *Oenanthe picata*. Mannetjes van deze variabele tapuit zijn in drie kleurvarianten in te delen: een vrijwel geheel zwarte met een witte onderbuik, een zwarte met een geheel witte buik en een bonter exemplaar met zowel een witte buik als een witte kopkap. Om de zaak nog gecompliceerder te maken blijken deze varianten ook regelmatig te kruisen, waardoor er alle mogelijke varianten kunnen rondhopen rond Samarkand en Tasjkent. Vaak zijn de drie vormen onderling te onderscheiden, maar even vaak ook weer niet. Hun eigen identiteit moet nog worden gevormd als waren zij pubers. Panov schrijft in zijn boek uit 2005 uitgebreid (en ook een tikkeltje complex) over deze soort, en concludeert uiteindelijk: 'The original view therefore that the Variable Wheatear is a monotypic species of primarily polymorphic nature should be questioned.' Het

doet me denken aan Darwin en zijn befaamde eendenmossels – hun taxonomie dreef hem tot wanhoop. Gelukkig is de tapuit die ik elf jaar bestudeer in duin en hei niet half zo variabel als zijn variabele neef uit stenige woestijnen in landen ver van hier, is zijn identiteit tot volle wasdom gekomen én kan ik daarom al mijn aandacht vestigen op zijn doen en laten, niet gehinderd door zijn uiterlijk.



3 De druivenbloem

De vogel die sommigen Oinanthe noemen verdwijnt ook wanneer Sirius opkomt, maar verschijnt wanneer deze ondergaat; want hij mijdt eerst de kou en vervolgens de hitte.

Met deze woorden beschrijft Aristoteles¹ (384-322 v.Chr.) een vogel die hij *oinanthe* noemt. Ongetwijfeld wisten tijdgenoten goed welke vogel hiermee bedoeld werd, een vogel die net als de koekoek verdween wanneer de Hondster, Sirius, weer aan de hemel verscheen in de nazomer. Helaas is hun kennis niet overgeleverd aan volgende generaties. De aristotelische vogel *oinanthe* is vooralsnog onbekend en de kans is gering dat we ooit te weten komen onder welke huidige naam *oinanthe* bekendstaat. *Oinanthe* wil zoveel zeggen als ‘wijnbloesem’, dus de gedachte is zo gek nog niet dat het dier verscheen wanneer de druiven bloeiden. Of verdween het wanneer de wijn-oogst begon? Of, zoals Augustinus Niphus (1473-1538) blijkbaar vermoedde, omdat de naam ontleend zou zijn aan zijn kleur, die lijkt op die van uitlopende wijnstokken.² We weten het niet.

Aristoteles’ woorden worden meer dan driehonderd jaar later gekopieerd door Plinius de Oudere³ (23-79 n.Chr.; hij schrijft *oinanthe* in het Latijn als *oenanthe*), en hij merkt daarbij op dat ‘tot onze verbazing’ het verdwijnen en verschijnen van de vogel en de ster precies samenvallen. Dat maakt de speurtocht naar de identiteit van de wijnverschijner nog niet veel makkelijker. Een vogel die zo eind april, begin mei opduikt en eind juli, begin augustus weer van het aardoppervlak verdwijnt. Daar zijn er wel meer van! Dan is het lange tijd stil aan het *oenanthe*-front: noch keizer Frederik II (1195-1250) noemt *oenanthe* of de tapuit in zijn befaamde *De kunst van het jagen met vogels*,⁴ noch anderen. Zeventienhonderd jaar na

Aristoteles scharrelt *oenanthe* verder, naamloos of niet.

In de Renaissance wordt onderzoek gedaan zoals Aristoteles het voor ogen had: slechts om het weten werd gemeten. Ook in een ander opzicht speelt Aristoteles weer een rol: onder de Grieken die na de val van Constantinopel in 1453 hun toevlucht zochten in Italië bevond zich Theodorus Gaza (1400-1475), uit Thessaloniki. Hij introduceert het werk van Aristoteles en in 1476 komt zijn Latijnse vertaling van Aristoteles' *Dierkunde* uit. Hierin vertaalt Gaza de *oinanthe* van Aristoteles als *vitiflora*, 'druivenbloem'. Helaas blijft zijn bijdrage aan de oplossing van het mysterie beperkt tot deze tweede naam, naast *oinanthe* en *oenanthe*, voor nog eens negenenzeventig jaar. Gilbertus Longolius (1507-1543) was de eerste Renaissance-zoöloog die een boek alleen over vogels schreef. Helaas heeft hij de uitgave van zijn boek niet mogen meemaken en werd het een jaar na zijn dood, in 1544 uitgegeven door zijn vriend William Turner.⁵ In zijn boek bediscussieert Longolius de identiteit van vogels die door de klassieke schrijvers worden genoemd. Maar over *oenanthe* geen woord, wel over patrijzen, kwarteltjes en andere lekkernijen. We weten niet of *oenanthe* nog ter sprake zou zijn gekomen want 'the death of the author prevented a continuation of the work'.⁶

William Turner (1508-1568), een Engelsman, levert in 1544 commentaar op de vogelsoorten van Aristoteles en Plinius, dus in zekere zin analoog aan het boek van Longolius.⁷ Hij wilde weten welke volksnamen aansloten bij welke namen die Aristoteles gebruikt en heeft daar zelfstandig over nagedacht. De Vlaamse zoöloog Jan Balis: 'Als eerste in de geschiedenis baseert hij zijn werk niet op de etymologie, maar op eigen waarneming en ervaring.'⁸ In feite was de bestaande kennis over vogels door de kritische commentaren van Longolius en Turner nu een wetenschap geworden: de ornithologie. Zoals Jan Balis het zegt: 'De eigenlijke ornithologie, die zoveel prachtige iconografische documenten zou kennen, de fraaiste wellicht waarin één der gebieden van menselijke kennis ooit uitgedrukt werd, begint met een onooglijk boekje.'

Deze grote Turner schrijft bij de bespreking van de vogel *coeruleo*: 'De Coeruleo, indien het gaat om de vogel die ik vermoed, broedt in konijnenholen en onder stenen in Engeland, en komt niet voor in

de winter.’ Zo komen we ergens! Hij denkt zonder twijfel aan onze tapuit, befaamd om zijn konijnenholenbroederij.⁹ Maar coeruleo heeft met blauw te maken, en wat zegt de beschrijving van Aristoteles eigenlijk? ‘Coeruleo komt met name voor op Skyros en houdt van rotsen; hij is iets kleiner dan een Merula, iets groter dan een Fringilla: hij heeft grote voeten, en klimt op rotsen: de kleur is blauw: de snavel is lang en dun: de poten zijn kort zoals bij Pipo.’ Of dat nu een tapuit is? Een lange snavel en korte poten kloppen bepaald niet. De twijfels van Turner (‘indien het gaat om de vogel die ik vermoed’) zijn op hun plaats. Het is van belang te weten dat Skyros in de Egeïsche Zee ligt, en Turner voornamelijk in Engeland rondzwierf (een uitstapje naar Beieren daargelaten) – zijn kennis van de Griekse vogels was vermoedelijk gering. Het is veel waarschijnlijker dat het om de blauwe rotslijster gaat,¹⁰ een soort die van rotsen houdt, blauw is, een lange snavel heeft en vast veel voorkomt op het grillige Skyros met zijn tijmbegroeide rotshellingen. Dat kon Turner natuurlijk niet weten; blauwe rotslijsters zijn vrijwel nooit gezien in Engeland, bij gebrek aan warmte en tijmbegroeide rotshellingen. In 1552 kopieert ook Edward Wotton¹¹ (1492-1555) nog eens trouw de woorden van Aristoteles, maar dan breekt drie jaar later 1555 aan: het jaar van Pierre Belon!¹²

Negentienhonderd jaar na de schriftelijke geboorte van het mysterie van Aristoteles eist de Fransman Pierre Belon (1517-1564)¹³ zijn plaats op in de rij der tapuitenonderzoekers. In 1555 schrijft hij in zijn *L’histoire de la nature des oyseaux*, niet in het minst gehinderd door twijfel, maar wel een tikje mysterieus, dat ‘als wij hem niet ook op Kreta in struiken gezien hadden, wij niet zouden geloven dat hij zijn naam al in de Oudheid gekregen had. Er is werkelijk geen naam te vinden die beter en juister bij deze vogel past dan *Oenanthe*, of, zoals Gaza dat vertaalt, *Vitiflora*, welke laatste naam nogal lijkt op het Franse *Vitrec*.’

Vervolgens geeft Belon een prima beschrijving van het doen en laten van de tapuit en merkt op dat hij vanwege zijn deels witte staart ook *culblanc* (‘witgat’) wordt genoemd in Frankrijk. ‘Hij nestelt in gaten in oude muren, soms ook in de grond, in pootafdrukken van een rund, en ook wel in steengroeven. De snavel, de vleugels en de poten, en het uiteinde van de staart, zijn zwart, de rug is asgrijs. Hij rent met grote snelheid over de grond.’ Belon is de persoon die de tapuit, als zodanig herkenbaar uit de beschrijving, koppelt aan Aristoteles’ oi-

nanthe, los van welke soort Aristoteles ook bedoeld moge hebben! Natuurlijk is dit een wat eigenaardige gang van zaken, al was het alleen maar omdat tapuiten niet in struiken voorkomen. Mogelijk dacht Belon dat de eerste lettergreep van *vitrec* met *vin* te maken had en heeft hij daardoor de vogel *vitrec*, die hij goed kende getuige zijn beschrijving, geassocieerd met *vitiflora* en dus met *oinanthe* (nogmaals, *viti-flora* betekent druivenbloem). Maar waarschijnlijk is de volksnaam *vitrec* een onomatopee¹⁴, een naam die een geluid (in dit geval van de tapuit) nabootst: een tapuit zegt immers, in mijn oren, ‘wie-tsek’ als alarmroep (bij de aanwezigheid van net uitgevlogen jongen bijvoorbeeld). Zijn *vitiflora*, *vitrecen vin* wellicht ten onrechte met elkaar verweven geraakt in het wat al te enthousiaste hoofd van Belon?

Hoewel het boek van Belon later geroemd werd, werd het tijdens zijn leven maar weinig verkocht. Dat kwam omdat Conrad Gessner (1516-1565), een Zwitser en de grootste ornitholoog en botanicus van zijn tijd, ook een boek¹⁵ publiceert in 1555, enkele maanden ná Belon. ‘Fast 200 Jahre blieb der Gessner das Vogelbuch des deutschen Hauses’, weet Stresemann (1951). Stel je voor de aardigheid eens voor dat het vogelboek in je kast tot het jaar 2200 hét vogelboek zou zijn!

‘Over *Oenanthe*’, een apart lemma in zijn boek, is Gessner onduidelijk. Hij noemt een groot aantal andere, evenzeer onbekende, vogelnamen; hij vermeldt dat de vogel die de Fransen *pivoine* noemen de algemeenste vogel is van Kreta (zie Belon over Kreta hierboven) en nog wat soorten. Belon komt aldus ter sprake: ‘De *sycalis* is echter dezelfde vogel, bij de Fransen *papafiga* of *becafiga*, in het Latijn *ficedula*,¹⁶ (volgens) Bellonius in *Merkwaardige waarnemingen* [uit 1553].’¹⁷ Gezien zijn schrijven weet Gessner nog niet dat Belon *oenanthe* recent heeft verbonden aan de tapuit¹⁸ en dat hij daarom nog ronddooit in het aristotelische *oenanthe*-woud. Gessner sluit zijn ‘Over *Oenanthe*’ af met de even hulpeloze als raadselachtige opmerking: ‘In de streek rondom Argentina [Straatsburg] noemt men een vogeltje Bürstner. Zijn kleur is bruin, van onderen wit met wat grijze vlekken. De langere vleugelveren zijn zwart, de vrij lange snavel is enigszins gebogen. Maar omdat ik niets te weten ben gekomen over de periode waarin hij zich verborgen houdt, kan ik niet met zekerheid zeggen dat dit *oenanthe* is.’ Ik heb de afbeelding van Belon weergegeven in het afbeeldingenkatern in het midden van dit boek

(maar zie de noot bij de Bürstner van Gessner, een paar regels hieronder). Belon vermeldt boven zijn afbeelding ‘*Oenanthe* en Grec, *Vitiflora* en Latin, *Vitre* ou *Culblanc* en François’ en onder de vogel staat ‘de oinanthe’, dus de bedoelde vogel is zonder twijfel een tapuit. Verwarrend is dat Gessner onder het kopje ‘Over *Oenanthe*’, ondanks zijn twijfel, een afbeelding geeft van een Bürstner!¹⁹

Over de koppeling tussen *oenanthe* en tapuit van Belon zegt de Italiaan Ulysse Aldrovandi²⁰ (1522-1605): ‘Bellonius heeft een vogeltje dat de Fransen *Cul blanc* en de Italianen *Culo bianco* noemen, beschreven onder de naam *Oenanthe*, maar hij geeft geen reden waarom hij dat heeft gedaan.’²¹ Aldrovandi zou niet de laatste zijn die zijn verbazing uit over de actie van Belon. En over de illustratie in Belon is hij ook wat kritisch: ‘De illustratie die hij erbij geeft, klopt nauwelijks met de beschrijving,’ in tegenstelling tot ‘de vogel die ik afbeeld, die ongetwijfeld wel overeenkomt met de beschrijving van Bellonius, en die nauwkeuriger is getekend, zoals men kan zien’. Daar geef ik Aldrovandi helemaal gelijk in. Aldrovandi beeldt in 1599 in zijn boek over vogels zeer herkenbaar een mannetjestapuit af, en ook een vrouwtje; vergelijk zijn afbeeldingen maar met die van Belon en Gessner (zie fotokatern).²² Dit zijn de eerste afbeeldingen van de tegenwoordige tapuit sinds Belon *oenanthe* in woord, maar niet in beeld, koppelde aan onze tapuit.

De Pool Jan Jonston (1603-1675), over wie Stresemann minder dan lovend schrijft: ‘auf Aldrovandi folgt, das Übel verschlimmernd, John Jonston’,²³ kopieert Aldrovandi’s afbeelding van de vrouwtjestapuit en drukt die af in zijn boek, zij het gespiegeld zodat de libel nu rechts op de plaat zijn bloem gaat bezoeken. We volgen het spoor van *oenanthe* nog wat verder, om te zien of en hoe andere ornithologen over Belon dachten. In 1676, een ruime eeuw na het werk van Belon, verschijnt het Latijnse werk van de bekende Francis Willughby (1635-1672), en dat wordt door zijn nog bekendere landgenoot John Ray²⁴ (1627-1705) in 1678 in het Engels vertaald om het zo voor zijn mede-eilandbewoners leesbaar te maken. Naast een leuke en accurate beschrijving, inclusief de eerste dieetgegevens, een mooie afbeelding (zie fotokatern) die, ook bij de veelgeprezen Ray, weer verrassend veel lijkt op die van Aldrovandi, en de opmerking dat de soort in konijnenholten broedt (net als Turner al schreef in 1544), is het intrigerend dat in de woorden

boven de eigenlijke tekst staat: ‘*Oenanthe*, Aldrov’. Met andere woorden: *oenanthe* wordt in verband gebracht met Aldrovandi (1599) en niet met de Fransman Belon (1555). Willughby en Ray geven geen reden voor deze manoeuvre, net zomin als Belon duidelijk maakte waarom hij *oenanthe* koppelde aan de tapuit. Een mogelijke verklaring is dat Aldrovandi de tapuit voor het eerst herkenbaar afbeeldt en Belon dat heeft verzaakt, ondanks het feit dat Belons beschrijving wel degelijk herkenbaar over de tapuit gaat.

In zijn commentaar op het werk van Plinius schrijft Jean Hardouin (1646-1729) over Belon: ‘Veel weerhoudt mij ervan om het eens te zijn met Belon, wanneer hij van mening is dat deze vogel [*oenanthe*] de vogel is die de Fransen *Culblanc* noemen.’ En dat gaat zo door, tot meer dan tweehonderd jaar later! In 1783 zegt Camus (1740-1804) op zijn beurt dat hij er niets van begrijpt, omdat in de beschrijving van Aristoteles niets wordt gezegd over het uiterlijk van *oinanthe*. Ook zijn tijdgenoot, de bekende Buffon (1707-1788), is kritisch: Belon heeft geen enkel bewijs; de enige associatie tussen verleden en heden is dat de naam *vitiflora* overeenkomt met de oude Franse naam *vitrec*, de naam *oenanthe* is noch karakteristiek, noch toepasselijk op de tapuit omdat hij eerder aankomt dan de wijn bloeit en nog lang in het land is nadat de bloei voorbij is, kortom, ‘hij heeft niets gemeen met die druivenbloem’. Maar de kritiek kan Belon niet meer raken, beschermd als hij is door het koele graf.

En dan wordt de tragische Belon ook nog eens door Linnaeus verzwegen, wanneer hij de tapuit als *Motacilla oenanthe* te boek stelt in zijn *Systema Naturae* uit 1758! Linnaeus noemt als referenties wel Jonston, Willughby, Ray en Albin (1690-1742, een Engelse bioloog), maar Ray heeft slechts het werk van Willughby vertaald en daarnaast lijkt zijn afbeelding toch wel heel erg op die van Aldrovandi, en de tekst van Albin²⁵ lijkt als twee druppels water op die van Ray! Al met al een wat willekeurige lijst, lijkt mij zo. Belon was en blijft de eerste die de tapuit als zodanig herkenbaar *oenanthe* noemde, zij het zonder juiste afbeelding.

Linnaeus heeft *oenanthe* in het geslacht *Motacilla* ingedeeld samen met tal van andere soorten die naar de huidige taxonomische inzichten over veel andere geslachten verdeeld zijn. Ook onze *oenanthe* is niet in *Motacilla* gebleven, het geslacht waarin tegenwoor-

dig de kwikstaarten huizen. In 1803 introduceerde de Duitser Johann Matthäus Bechstein het geslacht *Saxicola*, met als soorten het paapje, de roodborsttapuit en de tapuit, in zijn boek *Ornithologisches Taschenbuch von und für Deutschland oder kurze Beschreibung aller Vögel Deutschlands für Liebhaber dieses Teils der Naturgeschichte*. Kortom, het gaat om Duitse vogels die een liefhebber van vogels kan tegenkomen op zijn zwerftochten in die tijd van de Romantiek. Misschien kwam Caspar David Friedrich tapuiten wel tegen bij het schilderen van het sublieme in de natuur, zoals woeste rotsen die eenzame wandelaars zagen in het Reuzengebergte, uitstekend boven kolkende nevels in ongetwijfeld weidse dalen?

Ook het verblijf in *Saxicola* zou tijdelijk zijn. In 1816 zag de Fransman Louis Jean-Pierre Vieillot²⁶ in dat een tapuit toch anders is dan een paapje en een roodborsttapuit, en plaatste de tapuit in het nieuwe geslacht *Oenanthe*. Daardoor werd de tapuit *Oenanthe oenanthe*, een zogeheten tautoniem. Maar waarom liet hij *oenanthe* niet in *Saxicola* staan, in plaats van beide andere soorten? De verklaring is dat Bechstein geen type-exemplaar voor zijn geslacht *Saxicola* heeft aangewezen. Hij had wel een plaat toegevoegd van een lid van *Saxicola*, namelijk de roodborsttapuit. Daarom is de roodborsttapuit als typesoort voor *Saxicola* benoemd door latere auteurs²⁷ (zie hierboven bij Belon zonder afbeelding van een tapuit en Aldrovandi mét) en daarom moest *oenanthe* weer verhuizen – want hij was anders dan de roodborsttapuit en het paapje – naar het geslacht *Oenanthe* en daarin verblijft de tapuit tot op de huidige dag.

Dit is heel in het kort de enerverende tocht die de kleine *Oenanthe* heeft gemaakt tussen Aristoteles en heden, wat zijn wetenschappelijke naamgeving betreft. Omdat afbeeldingen van tapuiten al gemaakt zijn vanaf 150 v.Chr. zouden tapuiten al goed een volksnaam gehad kunnen hebben. Maar welke en wanneer? Hoog tijd voor nóg een korte duik in *Oenanthes* verleden.



4 Van Steinschmatz naar tapuit

Niet verontrust door de perikelen rondom zijn naam zong *oenanthe* verder – onder welke naam dan ook zingt even zoet de tapuit. Blijkbaar zijn heel veel mensen gesteld geweest op het dier, in een vervagend verleden, gezien zijn vele streeknamen.¹ De tapuit moet een vertrouwd gezicht geweest zijn rondom akkertjes en andere plekken waar mensen hun dagelijks werk deden. Misschien was hij ook, als vogelsoort van warme, eindeloze droge heiden, zandverstuivingen en duinen, een bron van vreugde, een baken met een lokstaart voor reizigers en handelaars waardoor de herberg in de late avond tóch gehaald werd, ‘waar menig moe man zijn avondmaal nam’.² In het Nederlands, in het Duits, in het Engels, overal is *oenanthe* onder tientallen namen bekend. Maar wanneer is zijn naam voor het eerst ergens zwart-op-wit gezet? Ooit moet iemand – een monnik, een dichter – ergens de toenmalige naam voor tapuit in welke taal dan ook als allereerste hebben geschreven, als ware het zijn geboorteakte, letter voor letter. Een mooi idee om bij stil te staan.

Het is de vraag of we daar ooit achter zullen komen omdat er vóór 1450 slechts handschriften waren, waarvan de meeste verloren zijn gegaan, want het aantal kopieën was natuurlijk gering. Rond het midden van de vijftiende eeuw werd de boekdrukkunst uitgevonden, waardoor het eenvoudiger werd veel kopieën van een werk uit te geven en de overlevingskans van een titel veel groter werd. De kans is gering dat er nu nog manuscripten van voor 1450 gevonden worden waarin de tapuit wordt genoemd. Daarnaast is het goed je te realiseren dat de tapuit pas sinds relatief recent bekendstaat als tapuit en dat hij veel andere namen heeft gehad. Dat maakt zoeken in een tapuitloos tijdperk zeker niet minder interessant!

Waarschijnlijk was het de Neurenberger Hans Sachs (1494-1576, schoenmaker en veelschrijver) die de vogel zijn plek in de eeuwig-

heid gaf. In zijn gedicht ‘Das Regiment der anderthalb Hundert Vögel’ uit 1531, een wat curieuze aaneenschakeling van 150 vogelnamen, schrijft hij:

Wann ich sah frey wie die stainschmatzs
Dort mit dem emerling thet ringen.

Een *stainschmatzs* die met een engerling aan het stoeien was! Dat is nagenoeg de huidige Duitse naam voor tapuit: *Steinschmätzer*. De Fin Suolahti³ concludeerde in 1909 dat hier dé *Steinschmätzer*, de tapuit, wordt bedoeld, en niet een verwante steentikker zoals bijvoorbeeld de roodborsttapuit, hoewel de oude namen van beide soorten soms in elkaar overgaan. Suolahti heeft vast goede redenen gehad voor zijn conclusie, maar welke dat zijn staat niet vermeld. Laten we ervan uitgaan dat hij gelijk heeft.

De *Oxford English Dictionary* ziet het woord *whekeres*, geschreven in 1591,⁴ als eerste vermelding van *wheatear*. Gurney heeft daar in 1921⁵ zijn twijfels bij: ‘it is not very probable that the “three whekeres” in December 1591 were Wheatears’, omdat tapuiten in december in Afrika verblijven. Wat de *whekeres* wel zijn is onbekend. Het was Turner die de tapuit voor het eerst als zodanig herkenbaar noemde in het Engels, zoals we ook in het vorige hoofdstuk zagen, bij zijn bespreking van de *coeruleo* in 1544, zij het in wat omfloerste termen. De door hem aan *coeruleo* verbonden namen zijn *steinchek*, *clotburd*, *smatche* en *arlyng*.⁶ Het is vooral zijn opmerking dat deze vogel in Engeland in konijnenholen broedt en in de winter afwezig is die wijst op de tapuit. Geen andere vogel broedt in konijnenholen en kan *steinchek* genoemd worden – in alle redelijkheid – dan de tapuit. *Clotburd* betekent zoveel als kluitvogel, een naam die vast door boeren aan het dier is gegeven. *Arlyng*, ten slotte, was blijkbaar in 1807 een naam voor de tapuit in grote delen van Engeland, is tegenwoordig een Deense achternaam en was al die tijd een stam uit het noordoosten van India.⁷ Dat is intrigerend!

Arlyng komt voort uit het Oudengels *earþling* of *yrþling*, wat *earthling* betekent. Dus letterlijk ‘iemand van de aarde’ (mens), maar gebruikelijker vertaald met ‘boer’. Oudengels werd gesproken tussen ongeveer 500 en 1100, en was het resultaat van invasies door

Germaanse stammen als de Juten, de Angelen en de Saxen vanuit het Duits-Deense Schiereiland. Daar ligt dan ook het verband met de Deense achternaam Arlyng, wellicht te vergelijken met de Nederlandse achternaam De Man of De Boer (overigens komt de achternaam Arling in Nederland voor, met name in het uiterste noordoosten). De schrijver die ons inlicht over het bestaan van de Indiase stam die Arlyng heet, vermeldt dat het woord ‘man’ betekent in het Engels. Dat zal in feite hetzelfde zijn als de Engelse betekenis *earthling* en mogelijk is dit een erg oud Indo-Germaans woord. Wie had gedacht dat er een verband is tussen de rankbenige tapuit en een Indiase stam.

Ook in het Pools werd de tapuit al in de zestiende eeuw op schrift gesteld, rond 1585,⁸ met precies de naam die de vogel tegenwoordig nog steeds heeft: *białorzytka*, ‘witstaart’. Cygański vertelt dat tapuiten in Polen leven op akkers en langs stenige wegen en dat je er met smellekens, sperwers en netten op kunt jagen.⁹

In Nederland is de soort pas voor het eerst als zodanig te herkennen in de zeventiende eeuw, in het handschrift *Jacht-bedryffuit* ongeveer 1636, mogelijk geschreven door de Heer van Heenvliet.¹⁰ In dit geschrift is sprake van de ‘tuijmmelaer’ of ‘toppe’. Dit dier ‘is een somer-tocht-vogelken, komt met de swaluwen ende vertreckt met de selve: is bont van veeren. Houden haer hier te lande meest ontrent de duijnen ende geestlanden, al waer mede inde konijnsholen nesten maecken; zijn grooter als een musch ende kleijnder als een spreeuw. Leggen 4 a 5 eijeren. Werden in Engelandt *Whitetales* dat is *witsteerten* genoemd, werden daer met foretten uijt de konijnsholen gedreven ende dan met merlins gevangen, welcke merlins uijt Irlandt gebracht werden, ende is de kleynste soorte van alle jacht oft roof-vogels. Wert geseijt een seer plaisante jacht te zijn, ende eijgentlijk voor de vrouwen.’ Dat gaat dus over de tapuit! Alles klopt aan de beschrijving: ook nu komen ze nog aan in Nederland vanaf eind maart, net als de boerenzwaluwen, en maken hun nesten in konijnsholen in de duinen. Alleen over de bejaagbaarheid van tapuiten met ‘merlins’, smellekens, Europa’s kleinste valk (*merlin* in het Engels), kan ik niet veel zeggen, want dat is – blijkbaar – een zaak voor vrouwen.

Na deze eerste vermelding van een tapuit duikt de vogel weer op rond 1660, onder de naam ‘duinpetter’, en wel op een tekening van

(vermoedelijk) een vrouwtjestapuit door Pieter Holsteyn de Jongere.¹¹ Ook staat een dode mannetjestapuit afgebeeld op een prachtig stillevens van Willem van Aelst uit 1661, maar zonder dat de naam van de tapuit vermeld staat.¹² In 1763 wordt de *oenanthe* van Linnaeus ‘witstaart’ genoemd in het Nederlands, door Houttuyn.¹³ Het is mij niet duidelijk of dat de destijds in zwang zijnde Nederlandse naam is of dat Houttuyn hem ad hoc heeft verzonnen, een vertaling van het ‘Engelsch White-tail of Witstaart’. Mogelijk was Houttuyn niet bekend met de tapuit. Een familielid van de tapuit, het paapje, heet op de volgende bladzijde gewoon paapje (‘het schijnt ons paapje te zijn’). Misschien was de tapuit veel minder verspreid of algemeen dan het paapje?¹⁴

Naamlyst der Vogelen. **II**

ge witte streepen boven de oogen, en is omtrend
 een derde kleiner dan de andere; valt door geheel
 Europa.

86 NB. By de BOOM LEEURIK zit een TAPUIT (*Oenanthe* *fig. 82. 84.*
the) Lin. Gen. 99. Sp. 17.

Figuur 1. De eerste vermelding van het woord ‘tapuit’ uit 1764.

Uiteindelijk duikt in 1764 voor het eerst het woord tapuit op (figuur 1), aldus het *Verklarend en etymologisch woordenboek van de Nederlandse vogelnamen*,¹⁵ en wel in de catalogus van een ‘by uitstek fraaye en weergaalooze’ verzameling inheemse en uitheemse vogels en ander gedierte, opgesteld door Vroeg. In die catalogus staat een paartje ‘blauwe tapuit, witstaart’ te koop voor zes gulden en vijftien stuivers en een paartje ‘grauwe tapuit’ voor vier gulden. En als je de ‘boom leeurik’ kocht, kreeg je er een tapuit bij!¹⁶ Overigens zou het eerste paar nu ongeveer zeventig euro kosten, en het tweede paartje ongeveer veertig, vertaald naar de huidige koopkrachtwaarde.¹⁷ Verder vind ik het woord weer in 1773¹⁸ en ook in deel twee van *Nederlandsche vogelen*¹⁹ uit 1784, staat de naam tapuit. De etymologische oorsprong van het woord tapuit is helaas verre van duidelijk, maar er zijn natuurlijk wel een aantal theorieën over.²⁰

Het herhaaldelijk bukken van de vogel zou een associatie met ‘tappen’ hebben opgeroepen, maar wat met tappen bedoeld wordt is niet duidelijk, indien van tappen van wijn of bier ‘dan is de relatie met het bukken toch wel erg gezocht’, aldus Eigenhuis. Daarnaast kan ‘tapuit’ afgeleid zijn van het Middelnederduitse *tapen*, dat kloppen zou betekenen,²¹ maar het werkwoord in die betekenis is door anderen niet gevonden.²² Er zou een verband kunnen liggen met de volksnaam ‘steentikker’ en gelijkende namen. Het deel ‘tap’ van tapuit zou het kloppen op een steen na kunnen booten, ‘tap-tap’. Ook zou ‘tapuit’ een onomatopée kunnen zijn van de roep van het dier. Hij roept ‘tak-wiet’ of eigenlijk ‘wie-tak’ omdat je in het veld vooral de ‘wie’-roep hoort en pas bij hoge nood ook de ‘tak’-geluiden (zoals de Franse naam *vitrec*). Maar goed, dat kun je ook als *tak-wiet* horen, net zoals de houtduifzang niet altijd ‘roe-koe-koe-roe-koe’ is maar vaak ‘koe-koe-roe-koe-roe’ is – let daar maar eens op. Dus wie weet is takwiet later verzacht tot tapwiet, en zo tot tapuit?

Tuimelaar en toppe zijn de eerste bekende Nederlandse namen voor de tapuit zoals we hierboven zagen: ‘toppe’ betekent ‘toller’ en dat past goed bij het rusteloze van het dier – zie hem eens ongedurig op zijn heuveltje staan wanneer er jongen zijn en hij veel roept! Toppe – toppen – toppetien – toppetje – toppet? Dus tapuit betekent tolletje? Er is ook ‘toppen’, ‘in verticale toestand brengen van een mast’, en ‘toppe’ zou dan voor de opgerichte houding kunnen staan. Tuimelaar zou kunnen refereren aan de zangvluchten van de vogel of zijn anderszins drukke baltsgedrag. Ten slotte zit de beweeglijkheid van de tapuit ook in het werkwoord ‘taperen’, dat ‘spartelen’ of ‘zijn ledematen wild bewegen’ betekent. Maar meer voor de hand ligt dan dat je een vorm als taperaar had gekregen, méér dan de vorm tapuit.

Het zou heel goed kunnen dat de naam tapuit is afgeleid van zijn drukke gedrag of van zijn geluid.



5 Strikken, netten en druivenbladeren

Whenever the wheatear is mentioned by writers of two or three centuries ago, the charm of the bird (on the table) is so rapturously dwelt upon, with... stroking a well-satisfied stomach, that one is led to think that the happiness of the great, the wise and the good of that age was centred in their bellies, and that they looked on the eating of wheatears as the highest pleasure man could know.

– William Hudson, 1900¹

Een eindje hierboven deed ik de suggestie dat tapuiten niet in het boek van Longolius en Turner werden genoemd, maar wel andere vogels, zoals kwartels, omdat die smakelijk zijn. In hoeverre werd er in de afgelopen eeuwen gericht gejaagd op tapuiten, en hoe werden zij verschalkt?

Vogels worden gevangen sinds mensen daartoe in staat zijn, getuige de afgekloven botjes in grotten waarin vroege mensachtigen bivakkeerden. Ook tapuitachtigen en tapuiten waren daarbij. Maar hoe die toen gevangen werden weten we niet. Geschreven en gedrukte bronnen zijn van veel later, zoals *De Arte Venandi cum Avibus* ('De kunst van het jagen met vogels') uit ongeveer 1200. Pas in 1678 komt de eerste vermelding van de jacht op tapuiten aan het licht, door Francis Willughby. Hij schrijft over de methoden waarmee in het graafschap Sussex, aan de zuidkust van Engeland, tapuiten werden gevangen door schaapherders die de kuddes van hun bazen lieten grazen op de Downs, een rij heuvels van tientallen kilometers lengte parallel aan de Kanaalkust. 'De schaapherders uit Sussex gebruiken de volgende techniek om de vogels te vangen. Ze graven lange zoden uit, en leggen deze dwars op de holte waar de zode net is uitgegraven, en ongeveer in het midden van zo'n tunnel han-

gen ze strikken gemaakt van paardenhaar. De tapuiten, die van nature angstig zijn, rennen weg om zich in de holte onder de zoden te verbergen wanneer een roofvogel verschijnt of wanneer slechts een wolk het zonlicht blokkeert, en raken zo verstrikt met hun nek in de strikken.’ Charlotte Smith (1749-1806) schreef een gedicht over deze tapuitenvangst, met daarin onder meer: ‘To take you, shepherd boys prepare / the hollow turf, the wiry snare.’²

De tapuitenvangst was blijkbaar een typische bezigheid van herders op de Downs in Sussex, want elders in Engeland werd geen of nauwelijks moeite gedaan om tapuiten te vangen. Overigens komt de hier gepresenteerde informatie uit het leuke boek *A History of Fowling, Being an Account of the Many Curious Devices by Which Wild Birds Are or Have Been Captured in Different Parts of the World* uit 1897,³ tenzij anders vermeld.

Daar lezen we van alles over de tapuitenvangst in allerlei landen. Zo werden in Italië tapuiten ook met strikken gevangen (‘de Italianen zijn dol op de *culbianco*, de witstaart, als aanvulling op alle andere heerlijkheden op tafel’), min of meer hetzelfde als in Sussex, maar ook op een andere manier. Blijkbaar is de plezierigste en lonendste manier om tapuiten te vangen het gebruik van lange lijmstokken. De jager⁴ gaat voor dag en dauw de velden in met zes of zeven lange dunne takken (‘*panioni*’, broden), ingesmeerd met vogellijm. En hij neemt een steenuil mee. Zo toegerust gaat de Toscaanse boer naar zijn geheime plek, zet zijn uiltje op een stok en zet zijn lijmbroden op een meter of twee van de uil van Athene. Dan verbergt de jager zich in het struikgewas en zet de uil aan tot rondjes vliegen door het tjakkende geluid van een tapuit na te bootsen. Vervolgens haasten alle tapuiten die dit geluid horen zich naar de uil om deze rare vogel eens goed te bekijken, zetten zich op de lijmstokken, die omvallen door het toenemende gewicht, en voilà, de vogelaar heeft zijn *culbianci*. Deze methode van vangen was beperkt tot de vroege ochtend, namelijk van de schemering tot het curieus precieze tijdstip van negen uur. Het waarom van die negen uur in de ochtend als sluitingstijd van de dagelijkse jacht is mij niet duidelijk.

Het gebruik van lange lijmbroden was niet tot Italië beperkt. Ook Duitsers gebruikten ze, maar niet in combinatie met een *Steinkauz*

om hun maal tapuiten bij elkaar te sprokkelen. Zij dreven tapuiten in de richting van de stokken en waren zo ook succesvol. Op Helgoland vormden tapuiten een delicatessen voor de vakantiegangers.

In 'Arabië' ging de vogelvanger als volgt te werk: hij bond plukken alfagras (*Macrochloa tenacissima*) aan de stam van een bosje of boompje waarvan de meeste takken verwijderd waren. Vervolgens smeerde hij deze plukken in met vogellijm, en de vogeltjes, waaronder tapuiten, bleven plakken, aangetrokken door een lokvogel. Het is me niet duidelijk waarom hij eerst de takken van het bosje verwijderde om er vervolgens neptakken aan te monteren. Mogelijk waren de oorspronkelijke takken klein en krom en daardoor niet zo handig in het gebruik, in tegenstelling tot de lange rechte plukken gras die goed in te smeren waren.

Ten slotte heeft het er alle schijn van dat tapuiten ook aan de oostkust van Groenland in strikken werden gevangen.⁵ In een wat raadselachtige fabel getiteld 'Strijd tusschen een tapuit en een raaf' begint de vrouwtjestapuit als volgt:

Ijah!ijah!
Ach, mijn man heb 'k verloren,
Den groten jager, die altijd met vangst kwam.
Menschen hebben hem gevangen
In hun strikken – ijah!
Wien zal ik nu krijgen tot man?
Een met hoog voorhoofd en grote borstels,
Met dik haar in de liezen, haar en baard overal!

Waarna een raaf zich aanbiedt als man, prat gaande op zijn dikke beharing, maar de vrouwtjestapuit wil hem niet. Ten slotte bespot de raaf de overleden mannetjestapuit en eindigt de fabel. Het valt me op dat de tapuit wordt geassocieerd met een hoog voorhoofd, net zoals door Brehm, met zijn scherpe oog voor de vorm van de tapuitenhoofden.

De aantallen tapuiten die werden gevangen tijdens de trek waren enorm, zoals bijvoorbeeld in Sussex. Toen de tapuitenhandel zijn hoogtepunt had was de jaarlijkse vangst ruim 22.000 tapuiten. Ook is er sprake van een herder die op één dag tussen de tachtig en negen-

tig dozijn tapuiten vangt, 960 tot 1080 tapuiten per dag! Dit waren er zoveel dat de herder zijn jas uittrok en daar een grote zak van maakte om de tapuiten in te doen, en zijn vrouw deed hetzelfde met haar onderrok.⁶ Er werden zoveel *coops* (de lokale benaming voor de val-len) gegraven in de Downs, dat de velden er in september uitzagen of ze waren omgeploegd. Na het seizoen werden de zoden weer met de wortels naar beneden in hun holte gelegd om weer te wortelen en te herstellen.

De tapuitenvangst was een flinke additionele bron van inkomsten voor de schaapherders. Als ze een beetje hun best deden konden ze er een half jaarsalaris mee verdienen en soms veel meer.⁷ Tegen het einde van de negentiende eeuw stopte de tapuitenvangst nogal abrupt, deels omdat de blijkbaar meer en meer commercieel ingestelde kudde-eigenaren de herders verboden nog langer tapuiten te vangen omdat dit hen van hun primaire arbeid, zorg voor de kudde, zou afhouden, en ook omdat het bij wet verboden werd tapuiten te vangen in die tijd van het jaar (onduidelijk is waarom het verboden werd).⁸ Het is dan ook de vraag in hoeverre de opmerking van oude herders in de negentiende eeuw, pratend over vroeger, dat tapuiten tegenwoordig zoveel schaarser zijn dan in hun jeugd, berust op daadwerkelijke sterke achteruitgang van de tapuit of ook op een sterk verminderde jachtinspanning. Niettemin schrijft Hudson in 1900: 'All the more need then to put an end to the wholesale taking of the birds. The wheatear is a pretty, interesting bird, a sweet singer, and dear to all who love the wildness and solitude of hills and of desert, stony places. It is not fair that it should be killed merely to enable London stockbrokers, sporting men, and other gorgeous persons who visit the coast, accompanied by ladies with yellow hair, to feed every day on "ortolans" at the big Brighton hotels!'

Tapuiten werden vanwege hun vet en delicate smaak geprezen in Engeland (ortolanen stonden en staan in veel landen bekend om hun smaak), een delicatessen te vergelijken met de veldleeuwerik, maar vetter. Maar juist door zijn vette buik verging een eenmaal gedode tapuit ook snel; ze moesten dus snel worden bereid. De *royals* waren zeer op de tapuit gesteld, zoals koning Karel II. Ter ere van zijn aanwezigheid werd door de graaf van Dorset een banket aange-richt waar niet minder dan twintig dozijn tapuiten werden opge-

peuzeld door hem en de genodigden! Deze 240 onfortuinlijke tapuiten zijn vermoedelijk op twee manieren gegeten: verwerkt in een *wheatear pie*, een tapuitentaart, of gewikkeld in druivenbladeren en zo gebraden. Die laatste methode is natuurlijk leuk omdat de tapuit, via *oinanthe* en *oenanthe*, sterk verbonden is aan de druif.

Ten slotte nog dit: vermoedelijk heeft een tapuitentaart op zijn minst één persoon het leven gered en wel William Wilson. Op Goede Vrijdag 1658 kwamen mannen van Oliver Cromwell, die koning Karel I had laten berechten en executeren, het huis binnen van Lord William Wilson. Wilson was koningsgezind en het zag er daarom niet goed voor hem uit! Ten tijde van de inval lag hij boven ziek in bed. Zijn vrouw won tijd door de soldaten een heerlijke tapuitentaart te serveren en terwijl de mannen smakelijk aten, rende ze naar boven en hielp haar zieke man met het verbranden van belastende brieven. Direct nadat de officier en zijn mannen klaar waren met eten, gingen zij door de stapel brieven, maar vonden niets belastends... Nadat enkele jaren later Karel II op de troon was geïnstalleerd en de burgeroorlog voorbij was, kreeg Wilson de titel van baronet. Daardoor mocht hij een familiewapen dragen. Helaas heb ik daar geen afbeelding van te pakken kunnen krijgen: tapuiten vormen namelijk een opvallend element in dit wapen!⁹



6 Teloorgang tot 1970

Wir werden nie Brüder,
nicht in zehntausend Jahren,
der Lerchen, Rotschwänze
und Steinschmätzer sein.

– Albert Ehrismann, 1970¹

De Nederlandse tapuitenpopulatie neemt af en niet zo'n beetje ook. Sovon schat dat de aantallen broeders sinds 1980 met ongeveer 90 procent zijn gekelderd. Ten tijde van 's lands eerste broedvogelatlas, die de periode 1973-1977 besloeg, broedden tapuiten nog in alle provincies, vooral op heidevelden en aaneengesloten in de duinstreek. Ook nog her en der in het agrarisch land, hoewel de tapuitenbroederij daar toen op haar einde liep. En zelfs op de koude klei van de Flevoolders.

Hoe anders is de situatie nu: in feite is Nederland verlaten door tapuiten, op enkele populaties in Noord-Nederland na: de Kop van Noord-Holland, het Noordhollands Duinreservaat, de Wadden en het woeste grensgebied van Drenthe en Friesland (het Aekingerzand). Soms duiken hier of daar nog enkele, meestal solitaire paren op. Zelfs op de rijk beheide Veluwe broeden bijzonder weinig tapuiten, hoewel in het voorjaar 2015 nog enkele mannetjes zongen op het Infanterie Schietkamp (ISK) bij Harskamp. Een mooi terrein is dat. Ik kon een ochtend mee met ecologen van het ministerie van Defensie om naar tapuiten te speuren: hup, in de jeep, en afgezet bij verschillende bulten (NIET VERLATEN: LEVENSGEVAARLIJK). Daar zongen ze op en boven zwartgeblakerde tanks, hun uitgespreide staarten oplichtend in de ochtendzon. Jammer dat ik de paraboolmicrofoon niet had meegenomen om deze uitstervende Veluwse stemmen op

te nemen, maar ook zonder was het mooi daar te zijn en daar te zien. Maar vrouwtjes ho maar. Zijn die er niet en zijn de mannetjes daarom zo fanatiek aan het zingen of zitten ze juist allemaal op hun donker nest te broeden?

De tapuit verdwijnt uit ons land en uit heel het laagland van Noordwest-Europa. Sterker nog: in heel Europa gaat de soort achteruit, met meer dan 20 procent gedurende de afgelopen tien jaar.² De schrijvers van het *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Urs Glutz von Blotzheim en anderen,³ meldden in 1988 dat de tapuitenpopulaties in hun natuurlijke habitat zoals in de Alpen, op heidevelden en in de kustduinen al decennia stabiel zijn, in tegenstelling tot die in een meer antropogene habitat.⁴ Maar dat is nu ook niet meer het geval: heidevelden en kustduinen moeten het tegenwoordig ook zonder tapuiten stellen. In België is de tapuit nagenoeg uitgestorven als broedvogel en in Duitsland heeft hij het tot een top 10-notering van meest bedreigde broedvogels geschopt. Waarom gaat het in het laagland zo slecht?

In Duitsland neemt het aantal tapuiten al lange tijd af en de oorzaken liggen – overigens niet alleen voor tapuiten – bij intensiever landgebruik (landbouw), afname van ongebruikte, braakliggende grond, veranderingen in gebruik van heiden en het dichtgroeien van militaire oefenterreinen. Lokaal neemt de soort al sinds het einde van de negentiende eeuw af, zoals in de deelstaat Thüringen. In 1878 schrijft Liebe⁵ dat tapuiten hun broedplaatsen onder stenen in het veld en in stenen muurtjes verliezen: stenen worden voor wegebouw gebruikt en de muurtjes raken ongeschikt omdat bosjes dicht bij de muren worden geplant of omdat ze bij reparaties met kalk overgoten worden zodat de hopen verdwijnen. ‘Die Steinschmätzer verlieren einen Brutplatz nach dem andern... so bleibt dem Vogel nur übrig auszuwandern und sich ein neues Heim zu suchen.’ De tapuit rest dus niets dan zijn biezen te pakken en een ander thuis te gaan zoeken. Het gaat wat ver om de Thüringersituatie hier in detail te bespreken, hoewel die deels zeker op de Nederlandse situatie van toepassing is. Gelukkig is dat recent al gedaan door Grimm.⁶ Hij schetst een beeld van de landschappelijke veranderingen vanaf de achttiende eeuw tot heden en de waarschijnlijke effecten daarvan op de tapuitenpopulatie. Onvoorstelbaar dat tapuiten aan het begin van

de twintigste eeuw op treinstations in Thüringen broedden, samen met kuifleeuweriken. Kuifleeuweriken zijn sinds 2016 uitgestorven als broedvogel in Nederland en niemand weet echt waarom.

Ook in Engeland is de soort achteruitgegaan in de twintigste eeuw en dan met name in het zuiden. Weer haal ik Hudson aan, die in 1900 zegt: 'It is often said that wheatears have decreased, and will continue to decrease, owing to the continual spread of cultivation and the consequent diminution of the open, barren and stony lands which the bird inhabits.'⁷ Dit bericht komt overeen met bovengenoemde berichten uit Duitsland, dat intensiever landgebruik en bebossing van armere, onontgonnen gronden de tapuit deden afnemen. Parslow betwijfelt of habitatverlies de enige oorzaak van de achteruitgang is en stelt vast dat de populaties in de rest van Groot-Brittannië niet afnemen.⁸ In de jaren vijftig verruigt hun broedhabitat ook doordat konijnen, de leveranciers van nestholen voor tapuiten en korte vegetatie, massaal het loodje leggen door de ziekte myxomatose. Mogelijk daardoor nam de tapuitenpopulatie nog verder af in Engeland. Zo zijn er van de veertig paren die voor de myxomatose-uitbraak broedden op een heideterrein in Walberswick (in het oosten van Suffolk) in 1957 nul over.⁹ En op heideterreinen in het westen van Suffolk is de tapuitenstand achteruitgegaan van achthonderd paren in 1947 naar vijftig paren in de vroege jaren zestig, een achteruitgang van 94 procent. Hoewel ook andere factoren een rol kunnen spelen (bebossing, intensiever gebruik van gronden) is het aannemelijk dat myxomatose een grote rol heeft gespeeld bij het uiteindelijk verdampen van beide populaties, volgens de auteurs.¹⁰

In België is de situatie nog slechter. Sinds 1960 neemt de populatie af, van enkele honderden paren naar tien tot vijftien rond het jaar 2000.¹¹ Vermoedelijk werd voor het laatst gebroed in 2012 en was 2013 het eerste jaar zonder broedende tapuiten in Vlaanderen.¹² In Wallonië broedden tot in de jaren tachtig nog enkele paren rond kolnmijnen en op afvalbergen van de staalindustrie, maar ook dat is verleden tijd. De sterke afname in Duitsland en België heeft als gevolg dat de verdwijnende Nederlandse populatie niet hoeft te rekenen op immigratie uit bloeiende buitenlandse populaties.

In Nederland heeft de tapuit mogelijk geprofiteerd van menselijk handelen tot het einde van de negentiende eeuw. Konijnen kwamen

volop voor op heidevelden en in duinen, en er werd her en der gebroed in kleinschalig cultuurland, kortom: een aards paradijs voor de laaglandtapuit. Helaas zijn er weinig tapuitengegevens voorhanden uit de negentiende eeuw, maar over de ontwikkelingen van de tapuitenhabitat is meer bekend, dus richt ik mij daar op. De veranderingen in het agrarisch cultuurlandschap als gevolg van toenemende intensivering zijn goeddeels bekend: (zang)vogels namen na de Tweede Wereldoorlog langzaam maar zeker af in het agrarisch gebied door een aantal factoren, zoals het verdwijnen van rommelige randen waar gebroed kon worden en waarschijnlijk afnemende insectenpopulaties door het gebruik van bestrijdingsmiddelen als DDT.¹³ Bij de veranderingen in landgebruik in duin en hei sinds ongeveer 1850 sta ik wat langer stil.¹⁴

Binnenlandse heidevelden, een cultuurlandschap in Nederland, bereikten in het midden van de negentiende eeuw hun maximale oppervlakte. Tot het einde van de negentiende eeuw was mest om akkers vruchtbaarder te maken een schaars goed. Eeuwenlang waren boeren op de arme zandgronden gedwongen ook veehouder te zijn om mest op hun akkers te krijgen ('Die Wiese ist die Mutter des Ackerlandes'¹⁵). Hiertoe hielden boeren op de zandgronden schapen die 's ochtends met een herder de hei op gingen en 's avonds op stal werden gezet in de schaapskooi. Hier werd de schapenmest opgevangen en gemengd met plaggen die uit de hei werden genomen. Vervolgens werd deze mest verdeeld over de akkers. Om een idee te geven over de hoeveelheden hei die nodig waren: een boerderij met vier hectare landbouwgrond gebruikte plaggen met een oppervlakte van drie hectare hei per jaar. Maar omdat plaggen maar één keer per zeven tot tien jaar geoogst konden worden had één boerderij twintig tot dertig hectare nodig en een dorpje met tien boerderijen tweehonderd tot driehonderd hectare.¹⁶ In de praktijk was in veel dorpen slechts 10 procent van het land in gebruik als bouwland en vonden rundvee en schapen hun voedsel op de overige 90 procent van het land.¹⁷ Hoe groter de bevolking, hoe meer voedsel en hoe meer akkers nodig zijn. Daardoor nam in de loop der eeuwen de oppervlakte heide toe vanwege de groeiende schapenpopulatie, ten koste van eiken- en berkenbosjes.

Dé grote verandering in de akkerbouw begon toen de fabricage

van kunstmest naar een hoger plan werd getild.¹⁸ Deze massafabricage werd pas na 1913 mogelijk toen het procedé werd ontdekt om stikstof uit de lucht om te zetten in ammoniak, door de Duitser Fritz Haber.¹⁹ Daardoor werd schapenmest overbodig en zo ook het schaap. Heidevelden raakten hun functie kwijt en dus werden ze nuttig gemaakt: ze werden omgezet in landbouwgrond of ze werden bebost. Zo nam de oppervlakte hei af van 600 000 hectare in 1833 tot 450 000 in 1907. Hierna resterende ongebruikte gronden werden ook onder de ploeg genomen en in cultuur gebracht, onder andere als werkverschaffingsprojecten in de economisch magere jaren dertig. Soms pakte dit niet eens zo beroerd uit voor de tapuit: 'De tapuit zien we zelfs meer dan vroeger, blijkbaar doordat ruw omgeploegde stukken heide meer holen voor broedgelegenheid bieden.'²⁰ Ondanks dit positieve bericht uit Twente zal voortschrijdende cultivering de tapuit niet tot voorspoed zijn geweest. In 1940 was nog 100 000 hectare over en uiteindelijk nog 36 000 hectare heide in 1990, een afname van 94 procent ten opzichte van 1833. Tegenwoordig is er weer iets meer heide, 43 000 hectare in 2008.²¹

De wereld van de duintapuiten heeft ook niet stilgestaan. Duinen lijken op het oog een open en onaangetast, min of meer van invloed van de mens gevrijwaard ecosysteem – maar dat is zeker niet het geval. Het duin is sterk door de mens beïnvloed en door de mens vormgegeven. Duingebieden in Nederland waren eeuwenlang het domein van zandverstuivingen en natte duinvalleien. De eerste zijn onder andere een resultaat van versteiling van de zeeoever, waardoor immense hoeveelheden zand beschikbaar kwamen.²² Daarnaast speelden een hoge konijnenstand en mogelijk boskap verstuivingen in de kaart.²³ Hoewel de duinen tegenwoordig erg droog lijken was dit tot 1850 zeker niet het geval. Duinlandbouw kwam lokaal voor, maar was weinig succesvol vanwege verstuivingen, water (te weinig of juist te veel) en mestproblemen. Vanaf ongeveer 1930 werden de landbouwpercelen bebost met naaldbout en drinkwaterwinning veroorzaakte sterke verdroging vanaf ongeveer 1940-1950, hoewel verdroging al begon vanaf het einde van de negentiende eeuw. Dit betekende het einde van de duinlandbouw en vochtige duinvalleien. Tegenwoordig zijn her en der nog kleine akkertjes ('landjes') in gebruik als moestuinen, zoals bij Egmond aan Zee. Na

verdroging volgde een andere grote verandering: het inlaten van gebiedsvreemd oppervlaktewater om het in de duinen schoon te filteren tot drinkwater. Zo ontstonden de infiltratieplassen in de jaren vijftig tot en met zeventig. Aanvankelijk werd niet-voorgezuiverd water de duinen ingeleid, waardoor, vanwege de verslechterende waterkwaliteit in de jaren zestig, het duinmilieu vervuild raakte met fosfaten, nitraten, zware metalen en pesticiden. Door deze overbemesting van het van nature voedselarme droge duin is de vegetatie rond de plassen sterk veranderd en is de bedekking met het stikstofminnende gras duinriet sterk uitgebreid.²⁴ Later werd het water sterk voorgezuiverd; tegenwoordig is de drinkwaterwinning in de duinen weer sterk afgenomen en in de Kennemerduinen geheel stopgezet.

Heitapuiten zullen, ofschoon ongekwantificeerd, sterk zijn afgenomen tussen 1850 en 1950 door zowel een gigantische afname in heideareaal als een verandering in heidekwaliteit (nu verdwenen extensieve akkertjes droegen sterk bij aan insectenrijkdom en variatie van het heidelandschap). Wat de duinen betreft ben ik minder zeker over de tapuitenpopulatieontwikkeling, maar vermoedelijk is de populatie hier min of meer stabiel gebleven of zelfs toegenomen tussen 1850 en 1940 door verdroging van het landschap vanwege drinkwaterwinning. Daardoor werd een groter duinareaal geschikt voor tapuiten, want die zijn niet gesteld op vochtige valleien en duinmennen. In 1926 wordt voor de omgeving van Den Haag gemeld dat de tapuit ‘nog steeds een algemene broedvogel is, door de gehele duinstreek, hoewel deze soort de laatste jaren in aantal schijnt te vermindern’.²⁵ Rond de Tweede Wereldoorlog krijgen we beetje bij beetje in meer detail zicht op de tapuitenpopulatie in Nederland en haar ontwikkeling, en de berichten zijn veelal negatief zonder dat oorzaken eenduidig benoemd worden. Waterbedrijf PWN is de terreinbeheerder van het Noordhollands Duinreservaat en de boswachters rapporteerden jaarlijks over hun terreindelen: al deze jaarverslagen zitten keurig in het archief van PWN. Rienk Slings, befaamd duinecoloog, is in het archief gedoken en heeft de volgende tapuitengegevens uit de verslagen geplukt: in 1941 wordt gemeld dat er minder broedgelegenheid is voor tapuiten wegens het ‘stoppen’ (dichtmaken) van konijnenholen, in 1943 ‘achteruitgang tapuit’, in 1947 ‘de tapuiten gaan al jaren achteruit’, in 1948 ‘de tapuit, voor een tiental

jaren een algemene broedvogel, verminderde in aantal waarvan de oorzaak onbekend is'. Ook in 1949 melden de boswachters een achteruitgang.

Andere bronnen melden voor Zuid-Kennemerland: 'De tapuit was vroeger een algemene broedvogel in het duin, maar is omstreeks 1940 sterk in aantal afgenomen: is nu bepaald niet talrijk meer.'²⁶ Ook Haverschmidt meldt in 1942 een afname in de duinen.²⁷ Hoewel deze gegevens naar huidige maatstaven misschien wat schamel zijn lijkt het er toch sterk op dat de aantallen broedende tapuiten achteruitgingen in de duinen. Maar wat precies de aanleiding was tot deze afname is niet goed bekend. In hoeverre de Tweede Wereldoorlog en de bijbehorende bunkerbouwerij in de duinen, waarbij toeleveringswegen werden aangelegd, een grote negatieve invloed op de tapuitenpopulatie hebben gehad blijft giswerk. Ik kan me voorstellen dat tapuiten juist geregeld gebroed zullen hebben in de hopen bouw materiaal die er toen ongetwijfeld gelegen zullen hebben.

Enkele jaren na de oorlog leek zich een ramp te gaan voltrekken voor konijnen en daarmee voor tapuiten. Omdat tapuiten fysiek aangepast zijn aan rennen over korte vegetatie,²⁸ zou het zoeken naar voedsel lastig worden indien de vegetatie van tapuitenlandjes over grote oppervlakten zou doorgroeien. En dat is net wat er gebeurde vanaf september 1953. Het konijn stierf aan het myxomatosevirus en de vegetatie begon te groeien, niet langer geremd door knagerij. Deze in het begin mysterieuze ziekte veroorzaakte veel onrust in Nederland en aan de dreigende komst alleen al werd veel aandacht besteed in de nationale en regionale pers.

De Franse graaf en hoogleraar Paul-Armand Delille had, blijkens krantenberichten, veel last van konijnen op zijn landgoed nabij Dreux, zóveel, dat hij het myxomatosevirus bestelde in Australië, waar het uitermate effectief bleek tegen de daar ingevoerde en plaagvormig optredende konijnen, zonder gevaarlijk te zijn voor mensen. In 1952 injecteerde hij twee konijnen met het virus om te zien hoe het de konijnen op zijn landgoed zou vergaan. Het verging de konijnen op zijn landgoed verre van goed en vrijwel alle konijnen stierven. Maar de geïntroduceerde ziekte bleef niet tot zijn landgoed beperkt! Op 27 augustus 1953 meldt *Het Vrije Volk* dat 'dieren die niet onder auto's komen onder verschrikkelijke omstandigheden sterven. Het

is zó erg, dat de lucht in de velden en bossen langs de Loire stinkt van de duizenden kadavers... Men schat wel dat al 99 procent van de wilde konijnen in Frankrijk om het leven is gekomen. De ziekte breidt zich uit met de snelheid van een strovuur en nadert in het zuiden de Spaanse grens. In het noorden is nu ook België aangetast.’ En als klap op de vuurpijl: ‘De 1,8 miljoen Franse jagers weten niet meer wat zij moeten schieten.’

Op 8 september 1953 nadert de konijnenziekte ons land.²⁹ Op 9 september: ‘De myxomatose, de gevreesde konijnenziekte, die in Frankrijk reeds zulke ravages aanrichtte, heeft zich thans tot België uitgebreid,’ met gevallen op twintig kilometer van de Belgisch-Nederlandse grens.³⁰ Op 11 september 1953 is het zover: ‘Gevreesde konijnenziekte maakt in Noordwijk eerste slachtoffers,’ kopt *De Waarheid*, bij een ‘sportfokker’. In België is de toestand aan het verslechteren en ‘heeft men zelfs de mijnopruimingsdienst van het leger moeten inschakelen bij het verwijderen van de overal verspreid liggende kadavers, die gevaar voor mens en dier opleveren’. Op 12 september 1953 worden gevallen gemeld in Doetinchem en op Walcheren³¹ en op 14 september worden de eerste wilde konijnen dood gevonden, bij Posterholt in Limburg.³²

De berichten en de sfeer, het onvermijdelijke van een naderende ramp, deden mij denken aan beschrijvingen van het naderen van de pest in de veertiende eeuw, de mysterieuze en onstuitbare ziekte.³³ Daarnaast zouden de nog vers in het geheugen liggende verschrikkingen van beide wereldoorlogen – in Frankrijk vooral de Eerste Wereldoorlog – kunnen hebben doorgewerkt in het ervaren van deze konijnenramp, de bezaaide ‘slagvelden’, het massale leed.

Tot ieders verbazing blijkt de situatie in Nederland mee te vallen, vergeleken met die in Frankrijk, België en Engeland. Het ministerie van Landbouw meldt op 27 oktober 1953³⁴ dat de epidemie is bezworen en dat er zestien gevallen zijn geweest, die alle, behalve een, betrekking hadden op een konijnenfokkerij. Toch vertrouwt men de situatie nog niet volkomen en blijft waakzaamheid geboden. En daar doet het ministerie goed aan, want op 15 december 1953 worden vijfenvijftig dode konijnen gevonden in Limburg³⁵ en in januari 1954 in Zeeuws-Vlaanderen.³⁶ Het is toch nog niet voorbij, hoewel het daar wél naar uitzag in de eerste acht maanden van 1954. Op 10 au-

gustus 1954 wordt nog vastgesteld dat een epidemie onder wilde konijnen is uitgebleven, 'tegen de verwachtingen in',³⁷ maar als dan acht dagen later alsnog de grote epidemie uitbreekt is iedereen verrast. Op die dag, 18 augustus 1954, worden honderden dode konijnen gemeld³⁸ uit Voorst. De verrassing was groot door zowel de plotselinge terugkeer van de ziekte nadat victorie was gekraaid, als door de locatie, want myxomatose was nog niet gemeld vanuit Gelderland. Ook waren de aantallen dode konijnen erg groot: 'In dit deel van Gelderland is het bar.' Zou het de IJssel oversteken? Men is er niet gerust op! Dan weer drie dagen later, 21 augustus 1954: 'Myxomatose in de duinstreek', en wel bij Katwijk aan Zee.³⁹ Nu is er geen houden meer aan en snel verspreidt de epidemie zich over Nederland, 'niet te stuiten'.⁴⁰ Overal verschijnen dezer dagen berichten van nieuwe locaties, de Hoge Veluwe, de kustduinen, de Achterhoek en nog een flink aantal plekken. In het Noordhollands Duinreservaat werden de vele gestorven konijnen geruimd omdat het maar een akelig gezicht was voor de wandelaars.⁴¹

Het konijn werd op nationale schaal weggevaagd en dat bleek grote effecten op de natuur te hebben. Het verdwenen konijn hield de vegetatie niet langer kort, wat niet onopgemerkt bleef door terreinbeheerders: het jaarverslag van Natuurmonumenten meldt, volgens het *Algemeen Handelsblad* op 21 maart 1955, dat 'op Voorne's Duin door myxomatose vrijwel alle konijnen zijn verdwenen, hetgeen gevaar voor dichtgroeiing van de duinen met zich brengt', en op Voorne's Duin gaat men over op maaien en schapenbegrazing om de dichtgroeiende duinvallei te behouden, bij gebrek aan konijnen.⁴² *De Telegraaf* heeft een lang artikel met de kop 'Zonder konijn verarmt het duin' met als curieuze toevoeging aangaande het 'loslaten van de pest' op konijnen: 'Een armzaligheid in deze verlichte tijd, nu er toch sneller werkende en massaler dodende middelen zijn te vinden (Hirosjima!).' Het geschetste beeld, door een onbekende schrijver, is wel heel typerend voor een duin zonder konijnen en het beeld zou zo dat van het tegenwoordige duin kunnen zijn: 'Allerlei precieuze plantjes en bloemetjes zullen verstikken door de sterke grasgroei en de duinen veranderen van een verrukkelijk landschap in een eentonige cultuursteppe... Het steeds ruiger worden van de duinen en het gesloten plantenkleed heeft ook een ontstellende ver-

arming van het dierenleven ten gevolge, vooral onder de vogels, die open plekken voor hun voedsel of nest behoeven. Door het geringe aantal hollen is er een enorme woningnood ontstaan voor alle holbewonende vogels.⁴³ De bergeend, die in de duinen ook in konijnenhollen broedt, wordt wel met naam genoemd, de tapuit niet.

Ten slotte laat ik Van Koersveld⁴⁴ aan het woord, die in 1955 vermeldt stond van de vegetatieveranderingen door het wegvallen van de konijnen: 'Zelf heb ik het verrassende aspect van de vegetatieve verandering na myxomatose mogen aanschouwen. In een groot duingebied, waaruit jaarlijks minstens veertienduizend konijnen naar de wildhandelaar gingen, bleven na de myxomatose naar schatting een 150 konijnen over. Hier overschreed het sterftepercentage zelfs de 99,5%. De gevolgen waren nauwelijks te geloven. Het gehele duin begon te groeien en te bloeien. Personen, die vijfendertig jaar dagelijks in de duinen kwamen, waren verbijsterd over de veranderingen. Niet alleen heesters zoals kruipwilgen, ligusters, duindoorns, vlieren en meidoorns groeiden enorm uit, maar ook allerlei kruiden kwamen eindelijk tot ontwikkeling en bloeiden... Kortom, een ieder was enthousiast over de uiterst snelle verandering ten goede.' Maar hij had ook oog voor de nadelen van de konijnenverdwijning (naast benadeelde personen zoals 'geweer- en patroonfabrikanten, wapen- en munitiehandelaren, poelieren, bonthandelaren enz.') voor de tapuit: 'Een nadeel is dat met het verdwijnen van de konijnen na verloop van tijd ook hun hollen verloren gaan. En deze hollen zijn vaak nestelplaats voor verschillende vogelsoorten zoals de tapuit. Wanneer men oog heeft voor deze mooie vogels, dan kan men trachten hen te helpen door grotere en kleinere draineerbuizen in het veld te begraven, waardoor de konijnenhollen dus min of meer geïmiteerd worden. Hiermede zijn reeds successen geboekt.'⁴⁵ Tot zover Van Koersveld.

En wat is er geworden van professor Delille, die door twee konijnen te besmetten op zijn landgoed aan de wieg stond van deze internationale epidemie? In juni 1954 staat hij terecht, de eenentachtigjarige graaf. 'Slechts één franc symbolische schadevergoeding wordt in dit proces gevraagd.'⁴⁶ De uitspraak volgt op 27 september 1954: Delille is door het gerechtshof te Dreux schuldig verklaard en wel aan de dood van de konijnen van zijn buurvrouw, madame Girard!

‘De buurvrouw kan nu een eis tot schadevergoeding indienen. Aan-gezien echter niet alleen de konijnen van Delilles buurvrouw het slachtoffer zijn geworden van zijn ‘onvoorzichtigheid’ – zoals de rechter het noemde –, maar de ziekte zich over geheel Frankrijk en een groot deel van West-Europa heeft verbreid, ziet het er voor de professor niet rooskleurig uit.’⁴⁷ Madame Girard dient inderdaad een eis tot schadevergoeding in en zij niet alleen: ‘Het Hof kende de boer Michel Lorient een schadevergoeding van 5000 frank toe [in plaats van de geëiste miljoen frank], want van de schade die door de nu 81-jarige geleerde is aangericht wordt afgetrokken de schade die konijnen [voorheen] aan gewassen aanrichtten.’⁴⁸ Maar madame Girard heeft het nakijken: ‘De schadevergoedingseis van mevrouw Marie Girard tot een bedrag van 200 000 frank werd verworpen.’ Daarmee kan professor Delille wat vrijer ademen, hoewel ‘de zaak nog niet geheel van de baan is... ook de fabrikanten van groen-viltten jagerschoeden hebben medegedeeld, dat zij zich financieel benadeeld achten’!⁴⁹ Hierna volgen geen berichten meer over deze zaak, behalve het verrassende bericht van 9 juni 1956, waarin wordt gemeld dat ‘de Franse geleerde Paul-Armand Delille, die debet was aan de sterfte van ongeveer 99% van alle Franse konijnen, nu voor datzelfde feit een medaille heeft gekregen. De heer Dufay, honorair directeur-generaal van het Franse departement voor Rivieren en Bossen bood de medaille aan. Op de ene kant staat de beeltenis van de professor, op de keerzijde de afbeelding van een dood konijn.’⁵⁰

Myxomatose sloeg in Nederland in volle ernst toe vanaf augustus 1954. Dus toen tapuiten eind maart, begin april 1955 terugkeerden uit Afrika waren de konijnen al grotendeels verdwenen. Toch denk ik dat de vegetatie die maanden van 1955 nog niet heel anders van hoogte zal zijn geweest dan in die maanden in eerdere jaren. De vegetatiegroei staat ’s winters vrijwel stil en het duin begint pas te groenen wanneer het binnenland al vol in groei is. Zo tegen juni 1955 zal de vegetatie vijf tot tien centimeter hoog zijn geweest en in augustus ongeveer twintig centimeter. Ik noem deze getallen wat stellig omdat we in 2008 konijnenexclusies hebben geplaatst in het tapuitenduin. We wilden wel eens met eigen ogen zien wat er zonder konij-nengrazerij gebeurde met de vegetatie. Die groeit flink!

Ik ben benieuwd wat tapuiten gedaan hebben die in het jaar daar-

na, in 1956, terugkwamen in hun verruigde duinpannen. Zouden ze, bij het zien en ervaren van zoveel en zo hoog gras, toch tot broeden zijn overgegaan? Zouden ze in het gebied zijn gebleven zonder een nest te bouwen omdat het zoeken naar voedsel lastig was in de hoge vegetatie? En hoe zou de lichaamsconditie van de jongen in het nest zijn geweest, nu de vegetatie zo ontoegankelijk was voor tapuiten? Misschien was de nestpredatie door bunzings en hermelijnen sterk toegenomen, want konijnen waren er niet meer. Maar bij gebrek aan konijnen zijn populaties van evenzeer vegetatie etende woelmuizenpopulaties mogelijk geëxplodeerd, dus wie weet hebben hún aantallen de (nest)predatiedruk op tapuiten juist verminderd. Overigens waren er toen nog geen vossen in het duin, die eind jaren zestig verschenen, maar nog lang niet in de hele duinstreek.⁵¹

Uiteindelijk zijn de myxomatosegolven afgezwakt en werden populaties van konijnen minder geraakt door ontwikkelde resistentie en wellicht afgenomen virulentie van het virus. Vanaf 1958 duiken berichten op dat het aantal konijnen weer toeneemt,⁵² maar ook berichten dat myxomatose wéér toeslaat, zoals in 1962 op Ameland.⁵³ Myxomatose is chronisch geworden en zal nog regelmatig de kop op steken, tot op de dag van vandaag. Uit de afschotgegevens, verzameld en gepresenteerd in het proefschrift van Marijke Drees,⁵⁴ komt naar voren dat de aantallen konijnen een dieptepunt kenden rond 1956, maar dat ze eigenlijk binnen een paar jaar weer aanzienlijk waren, zonder blijkbaar hun pre-1953-aantallen te halen. Het is onduidelijk waarom de konijnen nooit meer helemaal zijn teruggekomen in de duinen; mogelijk was de voedselkwaliteit achteruitgegaan door het opschieten van gras en de optredende verstruiking tijdens de afwezigheid van konijnen. Door de myxomatose-epidemie, keer op keer opduikend sinds 1953, is het duinlandschap wezenlijk veranderd (meer dan 95 procent van de konijnen had naar schatting het loodje gelegd).⁵⁵ Een hele generatie duindoorns die nu nog op stille warme dagen omgeven is door een deinende wolk zwarte vliegen in de duinen van Meijndel, is groot geworden in 1955 omdat afgrazen van zaailingen niet meer voorkwam.⁵⁶

Met het verdwijnen van het konijn diende tweërlei tapuitenleed zich aan: zowel de geschikte korte vegetatie om achter insecten aan te rennen verdween, als de nestgelegenheid. Opvallend is dat zowel Van

Koersveld als Thijssse zich wat betreft de relatie tussen konijn en tapuit richt op de nestgelegenheid en niet op de konijnenweitjes waar tapuiten foerageren. De directe effecten van plotse, sterke vegetatiegroei op tapuiten zijn vrijwel niet vastgelegd, behalve achteraf en deductief en door Alan Tye, die zo gelukkig was in Engeland tapuitenonderzoek te doen op het moment dat een einde werd gemaakt aan schapenbegrazing. Tye stelde vast dat tapuiten hun broedterritorium vergroten of zelfs in de steek laten als direct gevolg van snelle vegetatiegroei nog binnen hetzelfde broedseizoen.⁵⁷ Geen halve maatregelen dus.

De Nederlandse tapuitenstand zal, hoewel de bewijzen schaars en veelal deductief zijn, gekelderd zijn door de opgetreden vergrassing en verstruweling als gevolg van myxomatose (met name in de duinen, maar ook op heidevelden?). Gelukkig varen we daar niet helemaal blind op en zijn er wel wat kwantitatieve gegevens uit de jaren vijftig en zestig om de potentiële dip in 's lands tapuitenpopulatie te staven. Zo is er een aantal duintellingen uit de jaren zestig: in de Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD) schommelde het aantal broedparen in de jaren tussen 1960 en 1968 tussen de tien en vijftien paren.⁵⁸ Ook in Meijendel waren nog tapuiten: tussen 1964 en 1969 is het aantal broedparen toegenomen tot een kleine dertig ('de AWD steken hierbij wel erg ongunstig af').⁵⁹ In Berkheide nam het aantal territoria in dezelfde deelgebieden toe van tien naar achtendertig tussen 1958 en 1970.⁶⁰ In de duinen bij Castricum waren tussen 1958 en 1965 tien tot vijftien paren present, zonder duidelijke neiging tot toe- of afname.⁶¹ In de Kennemerduinen vertoonde de soort een 'aanzienlijke stijging ten opzichte van 1967. Mogelijk had de tapuit weer meer broedgelegenheid door de toename van de konijnen.'⁶² Deze getallen laten zien dat er enkele jaren na het dal in de konijnenafschotcijfers rond 1956 tapuiten present waren in de duinen, ondanks het verdwenen konijn, én dat er in de jaren zestig (lokaal) sprake was van een toename.

Het is de vraag waar de tapuiten vandaan zijn gekomen die de populaties hebben laten groeien. Er kan enige immigratie zijn opgetreden uit het achterland, waar toen nog werd gebroed (ook op enkele minder pittoreske locaties zoals in steenkolenhopen bij Amsterdam),⁶³ in tegenstelling tot tegenwoordig. Ook denk ik dat tapuiten, ondanks de sterke vergrassing en het gebrek aan konijnen-

holen, hoewel dat laatste niet per se een probleem hoeft te zijn voor de inventieve tapuit, nooit helemaal zijn weggevaagd in de duinen als gevolg van de myxomatose-epidemie. Het duin was destijds veel dynamischer en daarom veel zandiger dan het enkele decennia later zou zijn. Dit is mooi te zien op luchtfoto's van de RAF,⁶⁴ genomen tijdens de Tweede Wereldoorlog: veel duinen, van de zeereep tot diep duininwaarts, hebben een zandige kruin. Door deze omstandigheden waren er nog steeds schaars begroeide terreindelen waar tapuiten konden foerageren en daarnaast konden ze vast ook nog wel hier of daar hun nest bouwen, zoals in bunkers.⁶⁵ Bovendien konden tapuiten insecten vangen aan de randen van de vele stuifkuilen, en daar ook langs de opgeschoten vegetatie gaan om insecten te vangen. Ze hadden zo een uitvalsbasis voor hun jacht, net zoals je nu soms ziet in de Alpen en de Karpaten. Daar broeden tapuiten onder grote stenen die verspreid in opgeschoten, grazige alpenweiden liggen. Vanaf die stenen duiken tapuiten de vegetatie in om een insect te pakken, het is hun uitvalsbasis, net zoals klauwieren naar insecten duiken uit de top van een struik of een laag boompje. De aanwezigheid van bunkers droeg vast bij aan de nestgelegenheid voor tapuiten, in een buis of een hoop puin of stenen.⁶⁶ Mogelijk vonden duintapuiten ook nog een refugium rondom de duinakker-tjes die er toen waren, waar nestgelegenheid te vinden was in de wallen die deze landjes omgaven. Tegenwoordig verloopt herkolonisatie veel minder snel na het verdwijnen van konijnen. De dynamiek is uit het duin verdwenen (hoewel meer en meer werk wordt gemaakt van redynamisering van het duin, door de zeereep weer te laten stuiven) waardoor schrale, van nature zanderige delen zijn begroeid, de meeste bunkers zijn geslecht of begraven en er niet meer gebroed wordt in het achterland (ook niet in steenkolenhopen bij Amsterdam). Maar de tegenwoordige tijd is voor het volgende hoofdstuk.

Zoals hiervoor al even gemeld nemen tapuiten het niet zo nauw wat betreft de nestplaats, en misschien vinden zij daarom altijd wel een plekje om hun nest te bouwen, wanneer de habitat voor het overige geschikt is. In Zweden broeden tapuiten regelmatig onder dakpannen van schuurtjes rond Uppsala, zoals bij ons ronde huismussen en glanzende spreuwen. Legio zijn in de literatuur de meldingen van curieuze nestplaatsen: broeden in lege munitiekisten in Enge-

land, in lege blikjes of in een wrak van een vliegtuig op de Veluwe, in oude nestgangen van oeverwaluwen, in nestkasten voor mezen en vliegenvangers in open Russische dennenbossen en zelfs in een vergruismachine (*stone crusher*) in Polen, die zeven tot acht uur per dag in gebruik was met een herrie van 120 decibel; ‘Astonishingly, the pair also raised a second brood there.’⁶⁷ Verder vermeldt Panov dat de tapuit in delen van Rusland een cultuurvolger is en alleen broedt in de directe nabijheid van mensen. Ook wordt broeden in ruïnes en kerkhoven meer dan eens genoemd, en deze gewoonte heeft de tapuit in Engeland een slechte naam gegeven: ‘Een reden voor zijn impopulariteit is zijn gewoonte voor te komen in oude ruïnes en op oude begraafplaatsen. Zijn meest gehoorde roep is niet erg verschillend van het geluid van stenen die met een hamer worden gebroken, en wanneer de vogel dat geluid maakt vanaf een stapel stenen die de botten bedekt van hen die zijn omgekomen door storm of door eigen hand, of vanaf een heuvel waaronder de op het slagveld omgekomenen liggen, versterkt door het verglijden van de jaren, is het niet heel onvoorstelbaar om de tapuit te associëren met al het bijgeloof dat, onfilosofisch maar niet oneerbiedig, verbonden is aan het rijk der doden.’⁶⁸ Overigens moeten tapuitenonderzoekers goed uitkijken, met name die in Noord-Engeland en Schotland: ‘The wheatear bears a bad reputation in the North of England and Scotland. Its presence is considered to foretell the death of the spectator!’ Maar anderen brengen daar een ontsnappingsclausule in aan, want ‘the evil fortune is only considered likely to ensue if the bird be first seen on a stone. Should its appearance be first observed while sitting on turf or grass, good luck may be expected.’⁶⁹ Een geluk bij een ongeluk, ook voor mij in de duinen, waar ik de eerste steen nog moet tegenkomen.

In de jaren zestig en in het begin van de jaren zeventig broedden tapuiten nog her en der in het cultuurland, onafhankelijk van konijnen. Het stemt droef lokale en regionale vogelbladen door te pluizen om over deze anachronistische tapuitenbroederij te lezen, zoals in het blad *De Korhaan*, waarin Dieperink in 1983 schreef dat ‘gebieden waar vroeger veel tapuiten tot nestelen kwamen de meenten waren, voornamelijk de Blaricummer- en Huizermeent. Zo werden hier tijdens inventarisaties in 1969 en 1970 maar liefst 14 pa-

ren gevonden, waarvan een groot deel broedde in stenen dammetjes in de poldersloten. Door onder andere de intensivering van de landbouw is van deze populatie niets meer over.⁷⁰ Dat is voorgoed voorbij, net als de jaren waarin tapuiten met tientallen paren voorkwamen in welk geïnventariseerd duingebied dan ook, samen met lang vervlogen paapjes, zomertortels, kuif- en veldleeuweriken.

Nog een laatste beschrijving van dit vergane tapuitenland, door een sluier van weemoed, nu over Drenthe: '59% van de tapuiten was te vinden in allerlei kleine rommelige heidegebiedjes met zandige plekken, schrale graslandjes, in kleine boeren-zandafgravingen en in zandige steile randjes, bermen van zandwegen en taluds. Tapuiten nestelden daar veel in konijnenpijpen, maar bijvoorbeeld ook in uitgegraven verlaten oeverwaluwnesten of in weggeworpen oude kachels, pannen en in hopen puin of boomstammen. Slechts 41% van de tapuiten zat op grote heidegebieden, maar in 2001 broedt nog slechts een enkele tapuit buiten de grote heide- en hoogveengebieden. Deze ontwikkeling geeft een ontluisterend beeld van de voortschrijdende aftakeling en uniformering van het voormalige, enigszins rommelige en veelal schrale Drentse landschap.'⁷¹ Geldt dat niet voor heel Nederland?



7 Ontwikkelingen vanaf 1970

Vanaf de jaren zeventig komen er meer en meer gegevens beschikbaar, niet in de laatste plaats door de oprichting van Sovon in 1973 om het inventariseerwerk voor de eerste broedvogelatlas van Nederland in goede banen te leiden. Het veldwerk vond plaats in de periode 1973-1977 en resulteerde in een grondig en nauwkeurig overzicht van het voorkomen en de aantallen van de in Nederland broedende vogels. Een mijlpaal en een reden waarom ik de ontwikkelingen vanaf 1970 scheid van die van vóór 1970: er zijn vanaf de jaren zeventig veel betrouwbare kwantitatieve gegevens beschikbaar. De andere reden is dat tot ongeveer 1970 met name landschappelijke veranderingen de tapuitenpopulaties beïnvloedden, maar vanaf 1970 komen daar effecten van milieuvervuiling bij, zoals vergrassing door verzuring en vermesting.

In de loop van de twintigste eeuw is de uitstoot van verzurende en vermestende stoffen sterk toegenomen, grotendeels door het gebruik van fossiele brandstoffen en de intensieve veehouderij. Tot in de jaren tachtig vormden zwaveloxiden de hoofdmoot van de vervuiling, maar rond het midden van de jaren tachtig nam de depositie van deze zwaveloxiden af door verminderde uitstoot.¹

Dat was de tijd van het grote *Waldsterben* in Centraal-Europa en koolmezen die door hun eieren zakten in nestkastjes op de Veluwe door een gebrek aan slakken en andere kalkrijke prooien. Zouden tapuiten op hun schrale zandgrond ook problemen hebben gehad? Het zou me niets verbazen dat tapuiten op schrale heidevelden problemen met hun eieren hebben gehad, maar niemand die het weet.² Er ging iets helemaal mis met het milieu en spoedig zou blijken dat de neerslag van verzurende en vermestende stoffen de hoofdrol in dit drama speelde. Aan het begin van de jaren tachtig was het opgefallen dat grote delen van de voedselarme Nederlandse heidevelden een to-

taal andere aanblik hadden gekregen: ze waren veranderd in grasland.³ De heidevegetatie was vervangen door grassen als bochtige smele en pijpenstrootje. Experimenten toonden aan dat genoemde grassen zo positief op de verzuring en vermesting reageerden omdat hun groeisnelheid veel hoger is dan die van struikheide.⁴ Vermesting leidde tot snelle groei en dominantie van de grassen, waardoor de heideels werd verdrongen.

Tegelijkertijd leidden plagen van het heidehaantje, een kever, tot grootschalig afsterven van struikheide, waardoor de grassen niet alleen gestimuleerd werden in hun groei door de neerslag van vermestende stoffen, maar ook door voedingstoffen uit de keverdrollen en verterende dode heide. Plagen van het heidehaantje traden vaker op omdat heideplanten veel aantrekkelijker werden voor de larven van de kevers omdat ze veel meer stikstof bevatten. Dus door de neerslag van vermestende stoffen nam de bladkwaliteit van heide toe voor kevers, die daardoor vaker plaagvormend optraden, waardoor meer heide stierf en vergrassing werd versterkt.⁵ Gezien de snelle groei en toename van de grassen waren grassen alleen door stikstof beperkt in hun voorkomen, zoals dat meestal het geval is, waar ook ter wereld.⁶ Stikstof was een eeuw geleden de beperkende factor voor plantengroei, maar dat is, zoals bekend, nu anders: 'Nederland kent een buitengewoon hoge uitstoot van stikstofverbindingen, waardoor de hoeveelheid stikstofverbindingen in de Nederlandse atmosfeer al decennia tot de hoogste ter wereld behoort. De natuur in ons land heeft door de hoge stikstofdepositie veel van zijn oorspronkelijke rijkdom verloren, en op dit moment wordt stikstof als het grootste milieuprobleem voor de Nederlandse natuur gezien.'⁷ (Maar het kleine Nederland is na de Verenigde Staten wél de grootste exporteur van landbouwproducten ter wereld, voor Duitsland, Brazilië en Frankrijk.)⁸

Ook de duinstrook ontkwam niet aan vergrassing, al is mij niet helemaal duidelijk in welke mate de vergrassing daar optrad in de jaren tachtig. In 1993 werd geschreven dat 'sinds enkele jaren vergrassing ook door veel beheerders van de duinstrook wordt gesignaleerd. Het zijn processen die in een tijdsbestek van vijf tot vijftien jaar, of soms korter, het duin plaatselijk een heel ander karakter kunnen geven.'⁹ Blijkbaar trad vergrassing niet overal en op hetzelfde

de moment op in de duinen. Tegenwoordig zijn grote delen van de open kustduinen vergrast.¹⁰

Het viel op dat het doorschieten van de vegetatie in tapuitengraslanden langs de kust op de Wadden veel zichtbaarder was (en is) dan in de duinen van Zuid-Holland en het grootste deel van Noord-Holland. Vervloekt heb ik het dichte en hoge helmgras van Schiermonnikoog en Vlieland wanneer ik daardoorheen moest waden op zoek naar zeldzame vogeltjes in de herfst. De sleutel voor de verschillen in vegetatieontwikkeling ligt in de bodem-pH en het kalkgehalte van de bodem.

Planten hebben zowel stikstof als fosfaat nodig om te groeien en te bloeien. Zoals we hiervoor zagen is er aan stikstof geen gebrek meer. Maar fosfaat is een ander verhaal. In de kalkrijke duinen is fosfaat gebonden aan kalk, waardoor het nauwelijks beschikbaar is voor groeiende planten. In de kalkarme duinen van de Wadden is er nauwelijks kalk en is fosfaat wel beschikbaar voor planten.¹¹ Dit verklaart het verschil in vergrassing tussen kalkrijke en kalkarme duinen, omdat zowel stikstof als fosfaat beschikbaar is op de Wadden. Naast fosfaat zit nog een flink aantal mineralen gebonden aan kalk. Planten hebben deze mineralen ook nodig, maar in kleinere hoeveelheden. In kalkarme duinen zijn deze mineralen wel beschikbaar. De bodem is daar uitermate geschikt voor snelle groeiers!

Naarmate de vegetatiesuccessie verdergaat zal de kalk van de kalkrijke duinen langzaam oplossen, omdat de zich langzaam vormende humuslaag zuur is. Daardoor is de bodem van het oude achterduin (het duin dat het meest landinwaarts is gelegen) en het middenduin zuurder dan die van het voorduin, waar tegenwoordig de tapuiten huizen, direct achter de zeereep (de humusvorming is in het achterduin immers al veel langer bezig dan in het voorduin). Toch is het in dit voorduin tegenwoordig ook niet pluis, vermoeden we, ondanks het feit dat de vergrassing relatief gering is omdat fosfaat niet beschikbaar is. De daar groeiende planten staan wel bloot aan de overvloedige beschikbaarheid van stikstof en nemen deze ook op. Maar vermoedelijk kunnen ze het surplus aan stikstof niet omzetten in aminozuren en uiteindelijk in eiwitten omdat de daarvoor benodigde mineralen gebonden zijn aan kalk. Omdat de stikstof wel wordt opgenomen maar niet wordt gebruikt verandert de chemische sa-

menstelling van de plant. De plant heeft hier zelf niet zoveel last van, maar voor insecten die de plant oppeuzelen zou dat wel eens anders kunnen zijn.

Net als wij hebben insecten stikstof nodig om eiwitten te maken en insecten passen hun voedselinname aan op de hoeveelheid verorberde stikstof. Wanneer er veel stikstof in een plant zit, bijvoorbeeld als gevolg van stikstofneerslag, krijgt een plantenetend insect relatief snel zijn stikstof binnen. Dat is handig. Maar schijn bedriegt: de rondbuikige larf zal daardoor andere voedingsstoffen in te lage hoeveelheden binnenkrijgen of helemaal niet, omdat bepaalde mineralen door de verzurende werking van stikstof uitspoelen, of hij zal bepaalde mineralen in ongezonde verhouding binnenkrijgen. Daardoor blijven larven achter in hun groei of sterven zelfs. Kennis van deze effecten op insecten is nog maar weinig ontwikkeld, maar Joost Vogels¹² en Arnold van den Burg¹³ hebben laten zien dat het insecten van zure heiden en voedselarme bossen niet goed gaat als gevolg van deze onbalansen in nutriënten. Hoe zou dat in de kustduinen zijn? Ik vermoed dat er ook in de kustduinen effecten van plantkwaliteit op de insectenfauna zijn, maar dat is nu, maart 2018, nog niet duidelijk.

Door stikstofrijke neerslag en sterk afgenomen konijnenaantallen is de bedekking met stikstofminnende grassen sterk toegenomen ten koste van bloeiende planten die niet gebaat zijn bij veel stikstof. Langzaam groeiende kruidachtigen zijn verdrongen, waardoor de plantensoortenrijkdom van deze schrale terreinen over het algemeen is afgenomen. Door verdichting van de vegetatie verandert ook het microklimaat. Dat is het klimaat vlak bij de bodem, in de kruidlaag en iets onder de bodem. In open, ijl begroeide situaties zakt regenwater snel weg, waardoor de bodem over het algemeen droog is. Ook is in voedselarme vegetaties de dagelijkse temperatuurgang groot: open bodem koelt snel af maar warmt ook weer snel op. Op een zomerse dag in juni kan zand brandend heet zijn met een oppervlaktetemperatuur van meer dan vijftig graden. Aan het einde van de nacht kan de temperatuur dan zijn gezakt tot onder het vriespunt. Deze temperatuurruitersten zijn veel minder extreem wanneer vegetatie aanwezig is, zowel door directe beschaduwning als door vochtretentie in de zich ontwikkelende strooisellaag van afgestor-

ven planten. Insecten zijn koudbloedig en voor hun ontwikkeling van ei naar larf naar imago (het volwassen insect) sterk afhankelijk van de temperatuur. Elk insect heeft een bepaalde temperatuursom nodig om zijn cyclus te voltooien; wanneer het microklimaat verandert bestaat de kans dat een ei of larf in totaal te weinig warmte krijgt om uit te groeien tot een imago. Daardoor sterft het insect of zal het als imago kleiner zijn dan gebruikelijk.

Het is dus voor insecten van belang dat de vegetatie afwisselend is met veel verschillende soorten planten en een afwisselende vegetatiestructuur met her en der open zand. Veel insecten hebben hier een plek, waardoor er ook ruimte is voor insecteneters van diverse pluimage. Insecten hebben vaak een specifieke waardplantkeus: zo leven rupsen van de duinparelmoervlinder bijvoorbeeld uitsluitend van viooltjes. Wanneer het aantal viooltjes afneemt of de viooltjes verdwijnen zullen duinparelmoervlinders hetzelfde doen; een viooltjesarm duinlandschap heeft geen waarde voor deze vlindersoort. Imago's van duinparelmoervlinders drinken nectar uit bloemen en daardoor zal een gebied niet alleen viooltjes moeten bevatten voor de rupsen maar ook voldoende nectarrijke planten voor de imago's, zoals slangenkruid. Deze plant houdt van een verstoorde bodem en is dan ook vaak aanwezig langs paden in de duinen. Op mooie junidagen, wanneer de zon zó hoog staat dat je eronderdoor kunt kijken zonder dat hij hinderlijk in de ogen schijnt, doen tientallen duinparels zich tegoed aan nectar van deze planten, samen met allerhande hommels, bijen en regelmatig ook kleine parelmoervlinders en kolibrievlinders, tussen de bloemen heen en weer schietend als kolibries in Zuid-Amerikaanse nevelwouden.

De door verzuring, vermesting, afname van het aantal konijnen én verdwenen overstuivingen veroorzaakte veranderingen in vegetatiesamenstelling hebben de soortenrijkdom van insecten en wellicht ook de aantallen individuele insecten negatief beïnvloed. Dit probleem is dat er maar bitter weinig kwantitatieve gegevens zijn van insecten om de theorie aan de praktijk te toetsen. Insecten stonden tot recent nauwelijks in de belangstelling, zeker in vergelijking met vogels, hoewel er veel meer van zijn en ze bovendien veel belangrijker zijn voor het functioneren van een ecosysteem dan die paar vogels. Het komt natuurlijk doordat insecten verdraaid lastig te

tellen zijn en vogels relatief makkelijk. Vogels zijn de meest zichtbare exponent van alle dieren in een ecosysteem en daar moeten we het maar mee doen wanneer we iets willen weten over de kwaliteit van een bepaald ecosysteem. Door de lage zichtbaarheid van insecten is vaak alleen de aan- of afwezigheid van bijvoorbeeld het knopsprietje, een veldsprinkhaan, in een kilometerblok bekend. Hoewel het natuurlijk fijn is om iets te weten over de aan- of afwezigheid van het knopsprietje en dit al wat zegt over een gebied, is het nóg interessanter iets te weten over de aantallen knopsprietjes. Vooral wanneer je geïnteresseerd bent in insectivoren die knopsprietjes eten, zoals tapuiten. Gelukkig zijn er de afgelopen twee decennia her en der gestandaardiseerde telroutes opgezet, nog met name gericht op dagvlinderaantallen.

Een van de kwantitatieve studies die wat verder teruggaan in de tijd wordt gevormd door de nachtvlinderstudie van Dick Groenendijk en Willem Ellis. Zij hebben de telgegevens van veel nachtvlinderliefhebbers onder de loep genomen, van 1980 tot 2009.¹⁴ Nachtvlindertellingen gaan als volgt: je hangt tegen de schemering een wit laken op en zet daarvoor een uv-lamp neer (en een flesje wijn, want mooi zijn vaak de zomeravonden). De vlinders worden aangetrokken door het uv-licht en gaan op het witte laken zitten. (Het is ongelooflijk hoeveel vlinders van hoeveel soorten je zo kunt zien, en te beseffen dat er zoveel meer nachtvlindersoorten zijn dan dagvlindersoorten.) Veel van deze tellingen worden ingevoerd in een enorme database en daardoor waren de onderzoekers in staat te berekenen hoe het aantal vlinders op een laken zich heeft ontwikkeld de afgelopen decennia. Het blijkt dat er nu gemiddeld 30 procent minder vlinders op het laken worden geteld dan in 1982. Dat is niet mis, zeker niet voor vogels die graag nachtvlinderrupsen eten.

Het is al met al aannemelijk dat de insectenwereld sterk is veranderd in Nederland en ook in de kustduinen. Waarschijnlijk is de totale massa aan prooi-insecten over grote oppervlakten afgenomen; een recente studie rapporteert een enorme afname aan insecten in Duitse natuurterreinen¹⁵ – er is geen duidelijke reden te bedenken waarom deze afname niet ook in Nederland heeft plaatsgevonden, en plaatsvindt, en wellicht ook op terreinen waar menselijke invloed geringer is. Ik reken daar ook de duinen toe, hoewel dat niet terecht

is: sinds het ontstaan van dit van nature dynamische landschap is er geboerd, gegraasd en gegraven. Dat gebeurt tegenwoordig in veel mindere mate – hoewel er door grote grazers ook veel wordt ge- graasd, als beheerinstrument – en het landschap oogt onder de juiste omstandigheden zeker woest en ledig. In sterker door de mens beïnvloede gebieden, zoals het agrarisch gebied, worden populaties natuurlijk veel meer beperkt in hun doen en laten. We weten niet goed of veranderingen in de insectenfauna hebben geleid tot afname van het aantal insectenetende vogels (of andere insecteneters zoals spitsmuizen of mollen of vleermuizen of insectivore insecten). Dat is een gemis, maar ik denk dat het nog te vroeg is om daar een antwoord op te kunnen geven.

Door de veranderingen van de vegetatie op de zandige gronden zullen ook de aantallen konijnen beïnvloed zijn. Bij sterke groei van hoog opschietende grassen is hun aanwezigheid cruciaal; door hun geknaag houden konijnen de snelle groeiers in bedwang en bieden zo trager groeiende kruidachtigen kansen. Het aantal konijnen nam weer toe met het langzaam uitdoven van de myxomatosegolven. Door onduidelijke oorzaken verschillen de kustduinen en de heidevelden wat betreft hun konijnenpopulaties. Rob Bijlsma schrijft over de konijnen op de Veluwe¹⁶ – laat ik precies zijn: de konijnen op het Planken Wambuis – dat de afname daar sinds het einde van de jaren zeventig plaatsvindt (gebaseerd op zijn tellingen), en dat de aantallen begin jaren zeventig ook lager waren (gebaseerd op afschotcijfers). Mogelijk, schrijft hij, zijn konijnen, die bij voorkeur grazen op korte vegetatie op een losse zanderige bodem, door het opschieten van de vegetatie als gevolg van verzuring en vermesting in het gedrang gekomen, ook omdat de voedselkwaliteit van deze snelgroeiende grassen mogelijk laag was.

Aan de kust was de konijnensituatie rooskleuriger. In de jaren zeventig ging de toename van het aantal konijnen (en tapuiten) nog door, maar vanaf de jaren tachtig begonnen de aantallen in duin en hei uit elkaar te lopen. In tegenstelling tot op binnenlandse heidevelden (let op dat ik hier sterk generaliseer op basis van alleen de studie van Bijlsma) vertoonden konijnen in de kustduinen gedurende de jaren tachtig geen duidelijke toe- of afname anders dan tijdelijke afnames na de barre winters van 1979, 1985 en 1987. Een piek

eind jaren zeventig is ook zichtbaar in afschotcijfers van het Noordhollands Duinreservaat, maar niet in Meijendel of de Kennemerduinen. Het duinkonijn lijkt in de jaren tachtig dan ook stabiel te zijn, in tegenstelling tot het heidekonijn.

Konijnen in de vastelandsduinen vertoonden een piek in 1990, maar toen was de koek op en namen de aantallen konijnen opnieuw af. Konijnen bleken besmet met een nieuw virus, het rabbit haemorrhagic disease virus (RHD, ook vaak vhs genoemd), dat vanaf 1989-1990 de kop op stak.¹⁷ Omdat de incubatietijd erg kort was stierven de meeste konijnen ondergronds in hun hol, waardoor ze niet vaak in het veld gevonden zijn. Daardoor zijn de effecten van RHD op konijnenpopulaties slechts indirect te schatten: de grootte van konijnenpopulaties werd niet meer alleen bepaald door het weer (koude winters) en de trends van populaties verschilden onderling. Dit wijst op een 'grote invloed van een ziekte. Groter dan was verwacht omdat er maar incidenteel dode konijnen werden gevonden.'¹⁸ Anders dan bij de myxomatose-uitbraak in de jaren vijftig werden populaties niet in één klap gedecimeerd, maar kwam naar schatting 10 tot 30 procent per jaar om het leven. Uiteindelijk zijn de konijnenpopulaties met maximaal 90 procent afgenomen tussen 1990 en 2003. De aantallen konijnen gingen niet overal sterk achteruit; befaamd zijn de grote aantallen in de duinen in de Kop van Noord-Holland. Vanaf ongeveer 2004 nemen de getelde aantallen konijnen weer wat toe in de duinen en ze lijken nu weer op het niveau van midden jaren tachtig te zijn, ofschoon er ook grote gebieden zijn waar vrijwel geen konijn gezien wordt, aldus terreinbeheerders.

En hoe relateren de bovengenoemde veranderingen in de vegetatie, de insectenfauna en in de konijnenaantallen met de aantallen tapuiten vanaf 1970? Dat is natuurlijk de vraag! Het lijkt erop dat vanaf 1970 de aantallen broeders verder toenamen tot een piek ergens in de jaren tachtig, afhankelijk van de locatie. In ieder geval lokaal was de tapuitensituatie midden jaren tachtig nog dik in orde, getuige de opmerking van Gerrit van Ommering en Theo Verstrael in 1987 aangaande de broedpopulatie in duingebied Berkheide: 'Vooralsnog is er echter geen reden om zorgen te hebben over de toekomst van de tapuit.'¹⁹ Een dikke tien jaar later zou de soort daar uitgestor-

ven zijn! Vanaf midden jaren tachtig komen populaties in een vrij val, sommige eerder dan andere, afhankelijk van lokale factoren. De tapuitenpopulatie verdwijnt van zuid naar noord langs de kust en ook in het binnenland verdwijnt de soort als sneeuw voor de zon. Zo zullen tegen het einde van de twintigste eeuw grote delen van het land tapuitvrij zijn.

In het hoofdstuk ‘Voedselknelpunt’ is in de daar gepresenteerde grafieken goed te zien dat de tapuitenpopulatie in Meijndel vanaf midden jaren tachtig bijzonder snel kleiner wordt. Dit is een interessante periode voor met name de tapuiten van de kustduinen, omdat ik sterk het idee heb dat het aantal tapuiten al voor de uitbraak van de konijnenziekte RHD aan het afnemen was en niet slechts als indirect gevolg van deze ziekte. Natuurlijk spreekt het voor zich dat de konijnensterfte de tapuiten niet tot voordeel is geweest.

Ik vraag me af of tapuiten niet geprofiteerd hebben, zij het tijdelijk, van de toenemende stikstofneerslag in combinatie met de aanwezigheid van konijnen. Zolang stikstof de beperkende factor was voor plantengroei heeft de toename van stikstof geleid tot sterkere plantengroei (analoog aan bemesting van akkers om de gewassen te doen groeien). Omdat tegelijkertijd fosfaat uit de kalk begon op te lossen door neerslag van sterk verzurende zwaveloxiden, veranderde de plantkwaliteit niet ten nadele van planteneters als rupsen: de verhouding tussen stikstof en fosfaat bleef immers min of meer gelijk, hoewel van beide meer in de planten aanwezig was dan voor de vermesting en verzuring. Het zou mij niet verbazen wanneer deze versterkte plantengroei heeft geleid tot een grotere voedselbeschikbaarheid voor tapuiten – analoog aan de toename van het eerder genoemde heidehaantje – zonder dat grasgroei tapuiten in de weg zat omdat konijnen de sappige stengels afgraasden. Mogelijk verklaart deze hypothetische, door menselijk handelen veroorzaakte, voedselpiek deels de scherpe piek in de duintapuitenpopulatie rond 1980.

Maar het evenwicht tussen prima plantkwaliteit, veel vermesting en veel verzuring is een wankel evenwicht. De uitstoot van sterk verzurende zwaveloxiden werd aan banden gelegd rond 1985, waardoor het evenwicht in elkaar klapte. Door afnemende verzuring was fosfaat niet langer beschikbaar voor planten in de kalkrijke duinen en liep de verhouding tussen stikstof en fosfaat scheef. De plantkwaliteit

teit voor herbivore insecten nam af en daardoor begonnen populaties van insecten te krimpen. En daarmee, wie weet, nam ook het aantal rankbenige tapuiten af, hoewel de vegetatie nog mooi kort gegraasd was door de nog steeds aanwezige konijnen.

In de duinen van de kalkarme Wadden heeft plantkwaliteit voor herbivore insecten theoretisch veel minder een rol gespeeld: hier was fosfaat altijd beschikbaar (omdat het niet gebonden is aan kalk) en dat leidde in combinatie met stikstof tot een sterke vergrassing, sterker dan in de kalkrijke vastelandsduinen, maar was het gras wel van goede kwaliteit vanuit herbivorenoogpunt omdat stikstof en fosfaat in goede verhouding aanwezig waren in de plant.

Samengevat: de afname van het aantal tapuiten sinds de jaren tachtig zal (in de kustduinen) grotendeels in gang zijn gezet door verruiging van de habitat, veroorzaakt door neerslag van verzurende en vermestende stoffen. Vanaf rond 1990 werden de opschietende grassen ook niet meer in toom gehouden door konijnen, want die namen sterk af door de virusziekte RHD. In hoeverre additionele factoren een rol hebben gespeeld bij de tapuitenafname blijft onbekend, zoals afname van het aantal plantenetende insecten door verslechtering van de plantkwaliteit en nestpredatie vanwege steeds kleiner wordende populaties. Nestpredatie door bijvoorbeeld vossen kan sterk toegenomen zijn ten tijde van de sterke konijnenafname. Konijnen vormen de hoofdprooi van vossen in de duinen; wanneer deze verdwijnen zijn vossen gedwongen om te zien naar andere prooien. Het is verre van onvoorstelbaar dat nestpredatie van groundbroedende vogels, zoals tapuiten, destijds sterk is toegenomen als gevolg van hongerende vossen. Als dat zo is geweest dan heeft de afname van het aantal konijnen een driedelig negatief effect gehad op de tapuit: afname van broedholten, doorschieten van de kortbegroeide konijnenveldjes én toegenomen nestpredatie! Vegetatiestructuur, konijnen en tapuiten zijn nauw met elkaar verweven.

De grote vraag is natuurlijk of er met de toename van het aantal konijnen ook weer hoop komt voor de tapuit, die sinds de eenentwintigste eeuw genoeg heeft van ons land. En waarom komen de lokstaarten niet voor in duinterreinen waar konijnen veel voorkomen en de vegetatie prachtig kort is voor de grote tapuitenvoeten? Met dit soort vragen heb ik me beziggehouden sinds 2007. Voordat

je überhaupt kunt gaan speculeren over waarom vogels ergens niet voorkomen, moet je je verdiepen in de basale ecologie van die vogels. Over andermans tapuitenwerk en mijn eigen bijdrage gaat de rest van dit boek, te beginnen bij de fenomenale trektochten van de rankbenigen.



8 De trektochten

There were rare birds I never saw before,
The like of them I think to see no more:
Th'are called wheat-ears, less than lark or sparrow,

...

Six weeks, or thereabouts, they are catch'd there,
And are wellnigh, 11 months, God knows where.

– John Taylor (1578-1653)¹

Tapuiten vinden hun oorsprong in Afrika en daar komen tegenwoordig de grootste aantallen soorten voor van het oorspronkelijk tropische geslacht *Oenanthe*. Van al die tientallen soorten is alleen onze tapuit over vrijwel het hele noordelijk halfrond verspreid. Ook de bonte tapuit, de izabeltapuit en de woestijntapuit staan wat gebiedsuitbreiding betreft hun mannetje en komen tot ver naar het oosten voor, tot in Oost-China, maar zij komen niet zo ver noordelijk als de tapuit. Dat is de enige *Oenanthe* die ten noorden van 55° noorderbreedte voorkomt. Het is intrigerend dat maar een van de tapuitachtigen zich zo enorm heeft kunnen uitbreiden en de andere soorten niet. Hier is geen sluitende verklaring voor. Panov schrijft dat het komt doordat tapuiten ook in hoge bergen konden leven en dat ze daardoor aangepast waren aan een koud klimaat.² Daardoor was onze tapuit als enige tapuit in staat het terugtrekkend ijs te volgen en de gebieden te koloniseren die na de piek van de laatste IJstijd (18 000 jaar geleden) langzaam ontdooiden. Grote delen van Eurazië bestonden 18 000-11 000 jaar geleden uit toendra, waar het voor de tapuit goed toeven was. Moreau schrijft dat tapuiten toen de gelegenheid hadden om erg veelvoorkomend te zijn, 'more so than ever since'.³ Maar waarom komt de woestijntapuit, bijvoorbeeld, dan

ook niet noordelijker voor? Panov gaat eraan voorbij dat woestijntapuiten ook in een bar klimaat voorkomen – niet de ondersoort in het zachte Marokko, maar die in Centraal-Azië, waar ze tot 4300 meter hoogte voorkomen in het Pamirgebergte en in Tibet zelfs tot een hoogte van 4950 meter.⁴ Reken maar dat je je daar goed kunt voorbereiden op een postglaciale uittocht!⁵ Wat de verklaring ook is, de tapuit is over grote delen van zijn verspreidingsgebied verstoken van naaste familieleden. Wat dit solistisch voorkomen betreft zijn tapuiten net zoals de wielewalen: van de wielewaalfamilie (de *Oriolidae*) komt alleen de wielewaal uit het bekende liedje een eind naar het noorden en westen voor. De overige wielewalen zingen hun soepele zang in tropisch Azië, Australië en Afrika.

Tapuiten uit het hele broedgebied overwinteren in Afrika – maar dat was niet altijd bekend, getuige het citaat van John Tailor aan het begin van dit hoofdstuk – en keren uit Afrika weer terug naar hun broedplek van vorig jaar, grofweg. Zo ook de tapuiten die ik heb gekleurd in de duinen bij Castricum. Niets is spannender dan zo tegen eind maart weer naar het duin te gaan, omdat het duinverlangen groot wordt – en dan net te vroeg te zijn, zoals de twee houtsnippenjagers in een verhaal van Tsjechov: ‘Nog een hele tijd blijven de jagers in dezelfde houding staan, maar zij horen en zien niets. Nee, niks te horen!’ zegt Sljoenka hardop, terwijl hij zijn handen laat zakken en met zijn ogen begint te knipperen. Dat wil dus zeggen dat ze d’r nog niet zijn. ‘t Is nog te vroeg! Te vroeg, dat moet het wezen... Nog een dag of vijf moeten we wachten, zegt Sljoenka, ‘t Is nog te vroeg! Dan gaan ze samen naar huis en wisselen onderweg geen woord meer met elkaar.’⁶ Zo gaat dat, verkild en verstild in de trein terug.

Onze tapuiten bevinden zich nog ergens tussen hun wintergebied in de Sahel en Castricum aan Zee. Op dat moment maken tapuitenonderzoekers van over de hele wereld zich weer op voor het broedseizoen, het mooiste seizoen. Tapuiten die gezamenlijk de winter hebben doorgebracht in Afrika zwermen nu weer noordwaarts, waarbij sommige meer west aanhouden, andere rechtdoor gaan en weer andere naar het oosten vliegen. Wat zou het prachtig zijn wanneer we dat front van tapuiten zouden kunnen filmen vanuit de ruimte, een golf die over de aarde trekt. Een deel van de (vanuit het noordelijk

halfgrond gezien) aanstormende tapuiten steekt bij Gibraltar de Middellandse Zee over, een kleiner deel via de Balearen of eilandjes tussen Afrika en Italië en een ander deel zal Afrika ergens aan de oostrand verlaten om noordoostwaarts te vliegen, naar de uiterste rand van ons continent en daaroverheen. Een groot deel van de westelijke vogels heeft het maar makkelijk, vergeleken met de ver in het oosten broedende tapuiten, hoewel een deel van hen de Atlantische Oceaan over moet, naar Groenland of Canada. Laten we daar beginnen, in de Nieuwe Wereld.

Spencer Baird (1823-1887) was een van de grootheden van de Noord-Amerikaanse ornithologie, oprichter van het National Museum of Natural History, en getrouwd met Mary Churchill, over wie hij schreef: '[She has] not the least fear of snakes, salamanders, and such other zoological interestings; cats only are to her an aversion. Well educated and acquainted with several tongues... she transcribes my illegible manuscripts and does not grudge the money I spend on books. In addition she regulates her family well (myself included) and her daughter is the cleanest and most neatly dressed child in town.' Zoals Evans zegt: 'Surely the perfect wife for a naturalist'!⁷ Deze Baird schrijft in 1864 dat hij niet zeker is over het doen en laten van tapuiten die in Noordoost-Amerika worden aangetroffen: dit kunnen afgedwaalde vogels uit Groenland zijn, maar hij sluit ook niet uit dat ze broeden in Newfoundland en Labrador. Er bestaat volgens hem geen enkele twijfel over hoe tapuiten in Noordoost-Amerika terecht zijn gekomen, 'they reached North America via the Greenland route'.⁸ In 1901 was bekend dat tapuiten inderdaad broeden langs de westkust van de Atlantische Oceaan en ook dat ze slechts als dwaalgast elders in Noord-Amerika opduiken. Het was toen ook bekend dat ze niet overwinteren in Noord-Amerika, en Stejneger⁹ schrijft dat deze grote ondersoort, *Oenanthe leucorhoa*, via de Faeröer, Groot-Brittannië en Frankrijk trekt, waarschijnlijk naar West-Afrika, omdat daar enkele tapuiten zijn verzameld met de kenmerkende lange vleugels van *leucorhoa*.¹⁰ Blijkbaar leek eerder de gedachte dat Amerikaanse tapuiten helemaal in Afrika zouden overwinteren zó van alle logica gespeend dat in sommige boeken een overwinteringsgebied in Noord-Amerika op de verspreidingskaart werd ingetekend (inclusief Cuba en Ber-

muda), maar wel voorzien van een vraagteken.¹¹

Tapuiten komen niet voor in het midden van arctisch Noord-Amerika, maar wel weer in het noordwesten van het continent. Deze populatie is door ongeveer vijftienhonderd kilometer gescheiden van de populatie rond de Baffin Bay in het noordoosten. Dat tapuiten voorkomen in Alaska was bekend sinds 1839. Vigors beschrijft in dat jaar twee tapuiten uit het noordwesten van Amerika,¹² maar hij aarzelt over de identificatie omdat ‘the wheatear of Europe has not as yet been recorded as having been found in the New World. I should otherwise have been inclined to refer this bird to that species.’ Op grond van onder meer grootte en locatie noemt hij de vogel *Saxicola oenanthoides*, dus lijkend op *oenanthe*. Deze vogels waren kleiner dan die uit het noordoosten van het continent en dat zorgde voor verwarring, mede omdat in Europa ook beesten van beide groottes werden aangetroffen tijdens de trek, omdat de grote *leucorhoa*, zoals Stejneger opmerkte, langstrekt in West-Europa. Diezelfde Stejneger opperde rond 1860 dat er geen echt bezwaar kon worden gemaakt tegen de gedachte dat vogels uit Alaska via Groenland naar hun winterverblijven in Afrika trokken. Maar in 1885 is Stejneger aan het verzamelen in het uiterste noordoosten van Eurazië en vermoedt hij dat de zaak anders in elkaar steekt. In zijn verslag doet hij de suggestie dat de tapuiten uit Alaska en het Tsjoektsjenschiereiland zuidwestwaarts trekken via de noordelijke voet van het Stanovojgebergte en dan verder Azië in. Hij beredeneert dat tapuiten wel via Noord-oost-Azië naar het zuiden moeten vliegen, omdat ze noch zuidwaarts trekken langs de Amerikaanse kust – zelfs niet tapuiten die in Alaska broeden –, noch overwinteren aan de Beringstraat.¹³

Kortom, in Noord-Amerika komen twee ondersoorten van de tapuit voor: in Alaska broedt de ‘nominaat’, dat wil zeggen *Oenanthe oenanthe oenanthe* (die ook in Nederland broedt) en in het noordoosten broedt de grote ondersoort *Oenanthe oenanthe leucorhoa*, de ‘Groenlandse tapuit’. Hoewel ze in Noord-Amerika broeden, overwinteren ze beide in Afrika. Dat betekent dat ze een flink eind te vliegen hebben. Maar waarom overwinteren ze niet gewoon in Noord- of Centraal-Amerika? In Californië is het toch ook aangenaam en woestijnig? In Texas zijn toch ook droge, grassige hellingen en velden, net zoals in de Sahel? Dat is een lastig punt want we weten het

niet. Misschien willen tapuiten liever nog wat zuidelijker overwinteren dan in Californië of Texas. De overwinteringsgebieden in Afrika liggen zo rond de 15° noorderbreedte en deze breedtegraad loopt in de Nieuwe Wereld door Honduras en Guatemala. Als tapuiten per se rond die breedte willen overwinteren dan zouden ze zich een weg moeten banen door het tropisch regenwoud, dat in Zuid-Mexico begint en in Honduras en Guatemala welig tiert. Maar daar houden tapuiten niet van.

Een andere verklaring is dat tapuiten nog maar dusdanig recent zijn gearriveerd in Noord-Amerika dat ze evolutionair gezien nog niet de tijd hebben gehad om om te zien naar een dichterbij gelegen wintergebied. Pas wanneer vogels die toevalligerwijs ergens in Amerika succesvol hebben overwinterd, meer nageslacht krijgen dat ook in Amerika overwintert en een hoger overlevingspercentage heeft dan Afrika-gangers, dán is er kans dat tapuiten uit Amerika Afrika laten voor wat het is. Het kan zijn dat de Amerikaanse overwinteraars eerder in het broedgebied aankomen en de beste territoria kunnen bezetten, waardoor ze het beste vrouwtje kunnen veroveren en voor meer en/of sterker nageslacht kunnen zorgen. De tijd zal het leren.

Overigens is de tapuit niet de enige soort die het zich, naar ons begrip, moeilijker maakt dan nodig. In de noordelijke Stille Oceaan broeden drie soorten albatrossen, namelijk de laysanalbatros, de zwartvoetalbatros en de zo mooie Stellers albatros. Albatrossen komen van oorsprong voor op het zuidelijk halfrond, maar deze drie soorten broeden nu in het noordelijke deel van de Stille Oceaan.¹⁴ Toch broeden ze nog steeds in de zuidelijke zomer, dus in de winter op het noordelijk halfrond; de eieren worden gelegd in november en december!¹⁵

De vraag die onderzoekers al sinds zeker 1953 bezighoudt is of tapuiten uit Canada en Groenland in één ruk de Atlantische Oceaan kunnen oversteken naar West-Afrika, of dat ze dat via (een deel van) de Groenland-IJsland-Faeröer-Shetlandeilanden-Engeland-Frankrijk-Spanje-route doen. Het is een verbluffend idee dat een tapuit op een gegeven moment aan het strand van Baffin Island of Newfoundland, waar veenbessen rijpen boven harde rotsen, rondscharrelt en dan besluit zee te kiezen. De zon is bijna onder, de heldere avond is rustig en de wind waait zacht uit een goede richting. Wat sterns vlie-

gen over zee, op weg naar hun slaappleats, net zoals vijf plevieren die roepend over het strand vliegen. De onrustige tapuit kijkt rond, vangt nog een paar vliegen tussen het aangespoelde wier en stijgt dan op om weg te gaan. De eerste meters vliegt hij laag boven het strand, dan iets hoger boven de grimmige branding, waarvan een paar spetters nog net de witte staart van de tapuit aanraken. Hoger klimt de vogel, de zon in het westen achterlatend en de opkomende maan in het oosten tegemoet. Dagenlang vliegt hij alleen boven de oceaan, zonder onderweg te kunnen bijtanken, zonder uit te rusten. Soms, wanneer ik in het najaar over zee tuur door mijn telescoop op zoek naar stormvogeltjes en pijlstormvogels, zie ik laag over de golven groepen veldleeuweriken voorbijvliegen, parallel aan de kust. Soms ook komen, hoger vliegend, groepjes koperwieken aan en af en toe zie ik een goudhaantje of tjiftjaf uit zee komen. Maar die komen uit Engeland of uit Zuidwest-Noorwegen, van relatief dichtbij.

Vanwege deze – theoretisch – buitengewone trekprestatie heeft *Oenanthes* reis veel aandacht gekregen. Snow schrijft in 1953¹⁶ dat tapuiten in de herfst van Groenland naar het Verenigd Koninkrijk vliegen, getuige de frequente strandingen van tapuiten op schepen die tussen het vk en Groenland varen. Een aantal andere studies maakt het aannemelijk dat Groenlandse en Canadese tapuiten de oversteek in één keer kunnen afleggen, zeker wanneer ze wind mee hebben. De trans-Atlantische trektocht van de tapuit is gemodelleerd met een computerprogramma, met variabelen als gewicht, windrichting, snelheid en nog wat factoren, en daaruit komt naar voren dat tapuiten het regelmatig moeten kunnen redden om van Newfoundland naar West-Afrika te vliegen. De auteurs vermoeden ook dat tapuiten uit Oost-Groenland en IJsland via Engeland trekken, maar dat vogels uit Canada en West-Groenland over de Atlantische Oceaan naar West-Afrika vliegen.¹⁷ Het kan! In een andere studie vingen onderzoekers Groenlandse tapuiten op het eiland Selvagem Grande, voor de kust van Zuid-Marokko. Deze vogels waren veel lichter van gewicht dan individuen die voor de trek in Groenland gewogen waren; hun gewichten zaten dicht tegen de allerlaagste gewichten die ooit zijn gemeten aan levende Groenlandse vogels. Een sterke indicatie dat deze vermagerde Groenlanders een heel lange reis achter de rug hadden!¹⁸

Theoretisch kan het dus goed, maar het wachten is op de eerste gezenderde vogel die het bestaan van de Amerika-Afrika-lijn daadwerkelijk laat zien. In 2012 bleek één gezenderde Canadese tapuit, uit Baffin Island, in maximaal vier dagen naar Engeland te vliegen. Dat ging om 3400 kilometer, ongeveer 850 kilometer per etmaal.¹⁹ In Amerika zijn recent ook zendertjes (geolocators, strikt genomen geen zender maar een dataverzamelaar) op zwartkopzangers bevestigd, om uit te vogelen of die vanaf Noordoost-Amerika in één keer over zee naar de noordoostkust van Zuid-Amerika vliegen, of dat ze toch over land vliegen. Over zee vliegen ze, en wel 2500 kilometer aan één stuk binnen drie dagen.²⁰ Het is verbazend dat dit dier maar twaalf gram weegt. Je zou toch zeggen dat wanneer een zangertje van twaalf gram 2500 kilometer over zee kan vliegen, een vette Groenlandse tapuit van veertig gram betrekkelijk makkelijk naar West-Afrika kan vliegen, een luttele vierduizend kilometer?

De kleine tapuiten uit het noordwesten van Noord-Amerika staan voor andere uitdagingen. Zij hoeven geen uitgestrekte oceaan over te steken, slechts de Beringstraat van ongeveer honderd kilometer breed, maar ze moeten wel vijftienduizend kilometer vliegen om in hun wintergebied aan te komen. Drie maanden vliegen in de herfst en ongeveer twee maanden in het voorjaar.²¹ Pak er maar eens een kaart of een wereldbol bij en ga vanuit Alaska naar het westen, de Beringstraat over. Dan ben je op het Tsjoktsjenschiereiland, waar de lepelbekstrandloper broedt. En zoek dan de oostelijke Sahel op, helemaal in Afrika. Nu gaan we langzaam het gebied tussen lepelbek en Soedan af... Tapuiten houden zuidwest aan vanaf het lepelbekschiereiland, en vliegen duizenden kilometers over heuvels en bos en wellicht ook hoogveen. Volgens het kaartje in Bairlein en collega's passeren tapuiten op hun nachtelijke tocht Jakoetsk en het Baikalmeer.²² Dan hebben ze al vierduizend kilometer gevlogen! Verder zuidwest vliegen ze, de steppes van Kazachstan over, waar zwarte leeuweriken zich in groepen klaarmaken voor de herfst en de winter, verder richting het vrijwel verdwenen Aralmeer. Het landschap wordt droger, de steppes verdwijnen en de tapuit vliegt boven de grote woestijnen ten oosten van de Kaspische Zee, de Kyzylkum en Karakum met hun rennende kraagtrappen. Ze moeten hier wel vliegen omdat de andere keuze nog minder aantrekkelijk is: over de

westelijke uitlopers van het Tibetaans Plateau (de Tian Shan) of over de Kaukasus. Dan ligt daar de Kaspische Zee met zijn Baai van Karabogaz,²³ die ze óf dwars over moeten steken óf moeten ronden. Vervolgens moeten ze verder over het in de herfst droge en woestijnige Zagrosgebergte en moeten ze misschien de noordelijke oversteek maken over het Arabisch Schiereiland, alvorens de Rode Zee over te vliegen richting Soedan. Tapuiten zouden ook iets zuidelijker kunnen vliegen: door Iran en het Zagrosgebergte, dan de Perzische Golf over, door het binnenland van Saoedi-Arabië (via Riad of zelfs via Rub al-Khali, 'het Lege Kwartier') en ten slotte ergens de Rode Zee over om aan te komen in Soedan of Eritrea. En over een paar maanden weer terug naar Alaska. 'What for? To raise 5.5 nestlings who are condemned to the same routine as long as they survive! It almost defies belief.'²⁴ Ja, het is bijna niet te geloven.

Sinds een aantal jaar weten we in meer detail dan ooit tevoren waar tapuiten de winter doorbrengen en ook hoe ze vliegen naar hun winterverblijf. Dezelfde ondersoort die vanaf de Castricumse duinen een dikke vierduizend kilometer vliegt naar de winterplek moet vanaf Alaska vijftienduizend kilometer vliegen. Bovendien moeten Alaskanse vogels een westzuidwestelijke richting aanhouden en de Castricumse vogels met name een zuidelijke. Hoe weten vogels als de tapuit wanneer ze moeten opvetten en wanneer ze moeten vertrekken uit hun duinpan en waarheen ze moeten vliegen in hun eerste herfst? Jonge tapuiten vertrekken voor de volwassen vogels, dus het idyllische beeld van ouders die hun jongen naar het wintergebied van melk en honing leiden is niet van toepassing.²⁵

Om met de eerste vraag te beginnen: hoe weten vogels wanneer ze zich fysiek moeten voorbereiden op hun reis? De rui is afgerond, zodat zangvogels niet met versleten of ontbrekende veren in hun vleugels vertrekken. Daarnaast breken tijden van hyperfagie (overmatig eten) aan, zodat er flink wat spek op de frêle vogelbotjes wordt aangezet. Vogels kennen een aangeboren jaarlijks ritme.²⁶ Gwinner heeft naar dit endogene ritme als eerste veel onderzoek gedaan, te beginnen met de fitis in 1968.²⁷ Dit aangeboren ritme bepaalt onder andere wanneer vogels extra moeten foerageren om op te vetten, het bepaalt grofweg wanneer vogels moeten gaan trekken en het bepaalt hoe lang ze moeten blijven vliegen. Om dit ritme te isoleren van andere infor-

matiebronnen als de zon en de sterren zijn zangvogels met de hand groot gebracht in kamers zonder ramen maar met een kunstmatig dag-nachtregime. Ze hadden geen toegang tot informatie over de ware datum van het jaar, gebaseerd op de zon.

Bairlein en collega's hebben het bestaan van het aangeboren ritme onderzocht bij tapuiten van verschillende broedpopulaties. Ze hebben jongen van enkele dagen oud meegenomen en met de hand opgevoed. Deze jongen kwamen uit populaties met verschillende trekafstanden: Alaska, IJsland, Noorwegen en Marokko.²⁸ Zoals verwacht wisselde het gewicht van de jongen met het seizoen door hun aangeboren ritme. Maar IJslandse vogels namen sterker toe in gewicht dan vogels van de andere populaties, ook meer dan die uit Alaska, ondanks het feit dat de reis vanuit Alaska veel langer is dan vanuit IJsland. De verklaring is dat IJslandse vogels meteen aan het begin van hun herfstreis de Atlantische Oceaan op moeten en dan enkele dagen non-stop vliegen. Alaskanse vogels moeten slechts de Beringstraat over en hebben vervolgens, zeker tot de woestijnen ten oosten van de Kaspische Zee, een betrekkelijk makkelijke reis voor de boeg. De gewichtstoename van Noorse vogels is ook kleiner dan die van IJslanders, waarschijnlijk omdat ze ook veel korter over zee (dus minder lang aan één stuk) hoeven te vliegen. Kortom, het moment waarop en de mate waarin vogels aanvetten voor de trek wordt in ieder geval deels bepaald door het, populatiespecifieke, aangeboren controlesysteem bij tapuiten, en Bairlein en collega's vermoeden dat een verdere verfijning van dat systeem wordt bepaald door de zon. Mooi werk!

Ook het moment waarop vogels vertrekken wordt, in ieder geval deels, bepaald door het endogene ritme en dat is ook voor tapuiten aangetoond.²⁹ Sauer zag in 1954³⁰ tot zijn verbazing dat gekooide grasmussen in de trektijd 's nachts met de vleugels snorren en in de kooi van zitstok naar zitstok hoppen – net of deze kooilingen aan het trekken zijn. Het woord voor deze beknotte onrust is *Zugunruhe*, wat in het Engels vertaald wordt met *migratory restlessness*. In het Nederlands zou 'trekonrust' een adequate vertaling zijn of zou 'trekdrang' misschien beter het gevoel dat het woord *Zugunruhe* in zich heeft, tot uiting brengen? Hoewel ook over trekdrang het laatste woord nog niet gesproken is voor wat betreft, bijvoorbeeld, de vari-

atie tussen soorten of het feit dat vogels in de zomer soms ook deze drang vertonen, is het waarschijnlijk dat dit fenomeen bij gekooide vogels inderdaad versterkt aanwezig is tijdens de trektijd. Zo bleek dat de duur van de onrust min of meer een reflectie is van de eigenlijk te vliegen afstand naar Afrika. Door het aantal dagen waarop een vogel trekdrang vertoont te vermenigvuldigen met het geschatte aantal kilometers dat een vrije vogel vliegt gedurende de trek, is geprobeerd te controleren in hoeverre afnemende trekdrang overeenkomt met de aankomst in de wintergebieden. Voor tapuiten blijkt de mate van drang overeen te komen met de lengte van de te vliegen afstand: de Alaskanse tapuiten vertoonden een langer aanhouden-de trekdrang dan de IJslandse en Bairlein en collega's concluderen dan ook dat 'the amount of migratory restlessness is positively correlated with the length of the migration route of the corresponding wild populations, indicating that the innate amount of migratory restlessness mirrors overall migration distance'.³¹

Voor de fitissen van Gwinner kwamen de schattingen precies overeen met aankomst in de wintergebieden, maar anderen hebben minder nauwkeurige resultaten geboekt. Ook hier speelt mee dat populaties in verschillende mate hun trekgedrag aanpassen aan de zon. In gevangenschap kunnen vogels dat niet en bewegen ze slechts op hun aangeboren programma. Toch is het fabuleus dat vogeltjes met hersens ter grootte van een erwt voorgeprogrammeerd hun weg kunnen vinden naar gebieden waar ze nog nooit geweest zijn – en dat geldt in het bijzonder voor tapuiten.

En het richtingsgevoel? Aan het begin van de twintigste eeuw was de vraag in hoeverre trekvogels van welke locatie dan ook naar hun doel kunnen vliegen (zoals hun overwinteringsgebied of hun nest), of dat ze zich alleen in een bepaalde kompasrichting kunnen begeven. Om dit te onderzoeken werden grootschalige verplaatsingsonderzoeken gedaan waarbij vogels werden gevangen, honderden kilometers verder werden losgelaten en teruggevangen op ringstations (of tussentijds gevangen en geschoten voor de maaltijd door jagers). Een van de bekendste onderzoeken naar het richtingsgevoel bij vogels werd uitgevoerd door de Nederlanders Klomp en met name Perdeck. Zij verscheepten tussen 1947 en 1957 meer dan elfduizend spreeuwen per 'aeroplane' naar Zwitserland om te zien waar ze op

zouden duiken.³² Een aantal jaar later werden nog eens een kleine 3600 spreeuwen naar Barcelona verscheept.³³ Spreeuwen die in Nederland doortrekken overwinteren vooral in Engeland en Noord-Frankrijk, dus ze werden nu getransporteerd naar een plek ver ten zuiden van hun wintergebied. Perdeck was er vooral in geïnteresseerd of volwassen spreeuwen zich anders zouden gedragen dan spreeuwen die als jonge vogels van enkele maanden oud in de netten gevangen waren. Mogelijk zouden volwassen vogels doelgericht kunnen vliegen en jonge vogels niet, omdat die nog nooit in het overwinteringsgebied geweest waren. Groot zal zijn vreugde geweest zijn toen uit beide studies duidelijk bleek dat volwassen vogels inderdaad werden teruggevangen in de bekende overwinteringsgebieden in Engeland en Noord-Frankrijk. De jonge vogels werden echter ten zuidwesten van de plek van loslaten gevangen en geschoten – de jonge spreeuwen hebben de aangeboren richting aangehouden waarmee ze in normale omstandigheden op de juiste winterplek zouden zijn gekomen, maar waarmee ze nu alleen maar verder van hun winterkwartier waren afgedwaald. Jonge spreeuwen waren blijkbaar niet in staat te corrigeren voor de verplaatsing, in tegenstelling tot volwassen spreeuwen. Dit verschil tussen jonge en volwassen vogels werd later ook aangetoond voor een aantal andere vogelsoorten.

Naast dit ingeboren 'klok-en-kompas'-mechanisme wordt het vinden van het trekdoel door vogels fijner afgesteld door oriëntatie op hemelse wegwijzers als de zon³⁴ (dagtrekkers) en de sterren³⁵ (nachttrekkers). Daarnaast vindt oriëntatie plaats aan de hand van variaties in het aardmagnetisch veld.³⁶ Vogels gebruiken waarschijnlijk een combinatie van mechanismen om hun weg te vinden, maar in hoeverre die mechanismen samenwerken is niet goed bekend. Wanneer het 's nachts bewolkt raakt en de sterren door de wolken aan het zicht worden onttrokken, is het maar goed dat het aardmagnetisch veld als kaart kan dienen, zo onwerkelijk voor mensen, zo tastbaar voor vogels. Ondanks de kennis, waarvan ik hier maar een zeer bescheiden deel aanstip, van oriëntatiemechanismen die de afgelopen decennia ontdekt zijn, is veel nog niet bekend of niet goed bekend.³⁷

Vergeleken met de spectaculaire reizen van hun Canadese en Alaskaanse soortgenoten reizen onze West-Europese tapuiten be-

scheiden afstanden, hoewel het oversteken van de Sahara meer dan een zondagmiddagwandeling is. Ik wilde weten waar duin- en heitapuiten uit Nederland overwinteren, ook om eventuele toekomstige plannen om naar Afrika te gaan beter vorm te kunnen geven. Want wat zou het interessant zijn om onderzoek te doen naar tapuiten in hun wintergebied! Wat zouden ze daar eten? Hoe zou hun overleving gedurende de winter zijn? Als je dat laatste zou onderzoeken, zou je heel mooi de totale jaarlijkse sterfte van tapuiten kunnen splitsen in drieën: sterfte in het broedgebied, sterfte gedurende de trek en sterfte in het wintergebied. De sterfte in het wintergebied zou je goed kunnen vaststellen, want tapuiten zijn ook in de winter territoriaal, dus wie weet blijven ze de hele winter aanwezig op hun eenmaal gekozen plek, in plaats van verschillende plaatsen aan te doen. Allemaal leuke en interessante vragen die schreeuwen om beantwoording. Maar dan is het natuurlijk wel handig wanneer je een beeld hebt van waar jouw tapuiten ongeveer zitten – tussen de tapuiten uit de hele wereld.

Om hier een beeld van te krijgen hebben we in 2010 negen tapuiten gevangen in het Vogelduin en op het Aekingerzand om hen van een geolocator te voorzien. Deze dataloggers zijn bijzonder licht van gewicht: het model dat wij gebruikten woog slechts 0,85 gram (een tapuit weegt ongeveer vijftientig gram), en ze werden aan tapuiten bevestigd als een rugtas. Geolocators worden tegenwoordig veel gebruikt om ook van zangvogels grofweg te bepalen waar zij overwinteren; de nauwkeurige gps-zenders zijn helaas nog steeds te zwaar voor zangvogels. Aan de hand van de lengte van dag en nacht, en de tijd van het middaguur en middernacht ten opzichte van de Greenwich Mean Time, kunnen geolocators hun locatie bepalen en die van de vogels waaraan ze gebonden zijn. Hoewel ze lang niet zo nauwkeurig zijn als satellietzenders – ze geven een locatie tot op ongeveer honderd tot hondervijftig kilometer nauwkeurig –, is het natuurlijk prachtig dat je zangvogels zo kunt volgen. Die honderdvijftig kilometer zijn een peulenschil vergeleken met de omvang van de hele Sahel waar alle tapuiten overwinteren. Het enige nadeel is dat je de geloggerde vogels weer moet terugvangen om de data uit te kunnen lezen – en twee keer dezelfde tapuit met dezelfde muizenval vangen is nog niemand gelukt. Aan de hand van hun kleureringen

konden we de negen geloggerde tapuiten nog een aantal weken volgen tot ze verdwenen waren, hetzij op trek, hetzij in de duistere maag van een listig roofdier.

Eind maart 2011 waren we paraat, en de kleurringcombinaties waren in ons geheugen gegrift. Dat was zeker nodig omdat je meestal niet ziet of een tapuit een geolocator op de rug heeft of niet. Soms zie je de veren wat overeind staan, maar vaak ook niet, en dan is het een uitkomst de kleurringcombinaties goed genoteerd te hebben. En dan de vreugde wanneer je de eerste tapuit met de juiste kleurringen ziet! En dan de immense teleurstelling wanneer hij de geolocator niet meer om heeft. Gelukkig hebben we twee van de vier teruggekeerde tapuiten die oorspronkelijk een logger hadden, kunnen vangen (met andere vallen dan de muizen-vallen) en hun loggers hadden het prima gedaan. Eén gelogger mannetje was onvangbaar, wat we ook probeerden. Vlak naast de klapvalletjes stond hij, te loeren met zijn hazelnootbruine ogen naar de maden die hij zou moeten pakken. Maar niets daarvan, hij liet de maden voor wat ze waren. Ook de mistnetten van Stef Waasdorp boden geen soelaas; ze bewogen te veel in de zeewind en als het niet zo hard woei, dan glansden ze te veel in de zon van het open duin en vloog het mannetje vlak boven het net langs. We zouden hem wel bij zijn nest gaan vangen... Maar zijn beide nesten werden in de eifase of de vroege jongenfase gepredeerd door een vos. Nee, het dag na dag zien van een onvangbaar geloggerd mannetje is niet mals en een les in bescheidenheid.

De twee tapuiten die de loggers nog hadden én die we hadden teruggevangen in 2011 betroffen een vrouwtje en een mannetje. Het vrouwtje was in 2010 op het Aekingerzand geboren en na uitvliegen daar van een logger voorzien. Het mannetje was in 2009 in het Vogelduin geboren en was op het moment van vangen in zijn tweede kalenderjaar. Na terugvangst lazen we de vastgelegde locaties uit en controleerden we de gegevens, en voilà: daar waren de winterlocaties van twee Nederlandse tapuiten! Het jonge Drentse vrouwtje bevond zich vanaf ongeveer 17 september in Mauritanië, op een afstand van 4200 kilometer van waar we haar geloggerd hadden. Het oude Vogelduin-mannetje overwinterde vanaf ongeveer 18 oktober in het grensgebied van Mali, Burkina Faso en Ivoorkust, op onge-

veer 4600 kilometer van zijn broedplek. Beide vogels bleven in hun wintergebied tot midden maart, begin april. Het Drentse vrouwtje was op 18 april weer terug op het Aekingerzand en het Vogelduin-mannetje was op 1 april weer terug in het duin.³⁸

Vanzelfsprekend ben ik niet de enige tapuitenonderzoeker uit Europa die wil weten waar zijn tapuiten de winter doorbrengen en hoe ze op hun winterplek gekomen zijn. In Uppsala, op Öland, in Rheinland-Pfalz en op twee plekken in de Alpen zijn tapuiten van geolocators voorzien. Allemaal verbleven ze gedurende de winter in het westen van de Sahel, grofweg tussen het westen van Mauritanië en de grens van Benin en Mali.³⁹ Het is frappant dat tapuiten van één broedpopulatie niet bij elkaar overwinteren, gegeven de sterke plaats-trouwheid van tapuiten aan hun eenmaal gekozen broedlocatie. Zo zijn er meer dan tien winterlocaties van Uppsala-broeders bekend, maar die liggen lang niet allemaal bij elkaar. Ze komen elkaar dan wel weer tegen op de broedplek bij Uppsala. Hetzelfde geldt voor de zeer broedplektrouwe broeders uit Rheinland-Pfalz. Daar broeden tapuiten, in enkele deelpopulaties, vaak in stenen muurtjes die tussen de wijngaarden staan.

Nu weet ik waar twee Nederlandse en een goede handvol Europese tapuiten overwinterd hebben, globaal gezien. Maar ik heb geen idee in wat voor habitat ze daar zaten, of ze op akkertjes rondhopten of juist niet op akkertjes maar op de begraasde savannes. Een schamel alternatief (maar leuk tijdverdrijf) is de tapuitencoördinaten die ik aan de hand van de geolocators heb verkregen op te zoeken in Google Earth om zo een indruk te krijgen in wat voor landschap de Vogelduin-tapuiten verbleven. Ik weet dat het nooit precies die locatie is maar veel scheelt het niet. In Mauritanië zie ik, wanneer ik inzoom, niets dan barre woestijn met hier en daar een laag bosje. Geen spoor van bomen lijkt me zo, maar wel een stadje: Tidjikja. Een wadi loopt langs het stadje, dus er zal daar af en toe water stromen. Enkele akkertjes zie ik ook, aan weerszijden van de bedding die uit de heuvels komt in het zuiden. Misschien heeft de Drentse tapuit daar wel overwinterd, rond de wadi bij Tidjikja. Ik zie dat er ook een landingsbaan is, net ten noorden van de stad – goed om te weten.

En ons mannetje in Mali? Die hield zich misschien op rond de stad Koutiala. Zwevend boven dit gebied zie ik heel veel kleine akkertjes

en een veel groener landschap dan waar de Drentse tapuit zich ophield, zeshonderd kilometer naar het noordwesten. Overal lopen paadjes en weggetjes. Ik zie veel losstaande struiken en bomen, maar geen bos. Een prima landschap voor de tapuit: open grond, wat vegetatie en dus veel insecten. Er valt per jaar ongeveer 889 millimeter⁴⁰ regen en dat is meer dan de 128 millimeter⁴¹ in Tidjikja. Dat heeft natuurlijk zijn weerslag op planten en daarmee op het insectenleven. Het lijkt me, kortom, dat de man in Mali een veel prettiger verblijf heeft dan de Drentse tapuit, die de winter toch op een wat helse plek doorbrengt. Waarom zou zij ook niet in dit deel van Mali overwinteren? Nooit heb ik de winterkwartieren van de tapuiten bezocht – maar anderen hebben dat wel.



9 Sahel

Knowledge of the habitats of Palaearctic migrants in winter is still defective.

– Reg Moreau, 1952¹

Alle tien tot vijfhonderd miljoen volwassen tapuiten² die op aarde rondlopen vliegen in de herfst naar de Sahel, waar ze voorkomen naast de Afrikaanse vogels, die hun brood dan moeten delen. Reg Moreau³ schatte de oppervlakte van het wintergebied op niet meer dan 8,25 miljoen vierkante kilometer en het broedareaal (de uiterste geografische grenzen waarbinnen tapuiten broeden, los van habitat-geschiktheid) in de Oude Wereld, dus zonder beide flanken van Noord-Amerika, op vijftientig miljoen vierkante kilometer. Met Alaska, het oosten van Noord-Amerika en de Groenlandse broedpopulatie kom ik grofweg tot dertig miljoen vierkante kilometer.⁴ Het broedareaal is dus beduidend groter dan het winterareaal en de kans dat tapuiten een soortgenoot zullen zien kán in de winter dan ook een stuk groter zijn dan in de broedgebieden. ‘Kan’ omdat tapuiten niet homogeen verspreid voorkomen in hun broedareaal: in dichte wouden en zompige moerassen wordt niet gebroed. Het gaat uiteindelijk om de oppervlakte van de geschikte broedhabitat binnen het immense broedareaal. Die geschikte broedhabitat vormt maar een klein deel en daardoor zijn de dichtheden in een broedhabitat veel hoger dan wanneer de tapuiten worden uitgesmeerd over hun broedareaal. En wie weet is het totale winterareaal wél geschikt en zijn tapuiten aantrekkelijk gelijkmatig verdeeld over de Sahel. Misschien is de dichtheid helemaal niet verschillend tussen broed- en wintergebied. Maar dan moeten we weten hoe de verspreiding van wintertapuiten in elkaar zit en door welke factoren hun verspreiding wordt bepaald.

Het feit dat vogels op vaste tijdstippen wegtrekken en weer terugkomen is al duizenden jaren bekend.⁵ In het *Jacht-bedryff* uit ongeveer 1636, dat we al eerder tegenkwamen, staat dat de tapuit ‘een somer-tocht-vogelken is, komt met de swaluwen ende vertreckt met de selve’. Maar waar ze precies heen gingen was lang een mysterie. Een complicerende factor was ook dat verspreidingsgebieden van dieren nog niet goed bekend waren. Misschien komen tapuiten wel over de hele wereld voor, zowel in Europa als tot diep in Afrika? Het feit dat er in de winter in Afrika tapuiten zijn waargenomen sloot natuurlijk niet uit dat ze daar niet ook in de zomer rondrenden! Het is mij niet helemaal duidelijk wanneer het verband is gelegd tussen absentie in Europa en presentie in Afrika, maar vermoedelijk is dat rond het begin van de twintigste eeuw geweest.

Vanaf de achttiende eeuw staat Afrika in de ornithologische belangstelling⁶ en in 1805 verschijnt het eerste werk dat op de Afrikaanse avifauna ingaat: Levaillants *Histoire naturelle des oiseaux d’Afrique*.⁷ Hierin worden verschillende tapuitensoorten uit Zuid-Afrika mooi afgebeeld, maar niet onze tapuit, ondanks de opname in het boek van een verzameling vogels uit Senegal, waar hij overwintert, zoals we nu weten. Vóór 1805 duiken her en der specimina uit Afrika op in verzamelingen, niet het minst in die van Buffon. Hij beschrijft⁸ in 1778 de ‘Senegalese tapuit’ en geeft er een afbeelding bij: dat gaat om onze tapuit! Gmelin beschrijft *le motteux du Sénégal* van Buffon in 1789⁹ als het taxon *leucorhoa*, dat we al eerder zijn tegengekomen, en Hartlaub op zijn beurt concludeert dat dit de Groenlandse ondersoort van de tapuit betreft, met zijn kenmerkende lange vleugels.¹⁰ De vette Groenlandse tapuiten danken hun naam dus aan een specimen verzameld in Senegal. Verder meldt Hartlaub dat tapuiten in Senegal voorkomen. Dresser geeft in 1874¹¹ een lange lijst met locaties uit het hele broedgebied van de tapuit en vermeldt ook dat ‘Mr. Verreaux has obtained it from Senegal and it has occurred on the Gambia’, zonder referentie naar Verreaux. Waarschijnlijk heeft Verreaux hem deze informatie dan ook mondeling gegeven, want in het voorwoord van Dresser staat Verreaux genoemd onder ‘kind friends who have not lived to see the work finished’. Dresser vermeldt onder het verspreidingsgebied ook Afrika ten noorden van de evenaar, maar het is onduidelijk of hij Afrika associeert met broe-

dende tapuiten of met overwinterende tapuiten, een belangrijk verschil. Brehm meldt dat hij ze in Soedan heeft gezien.¹² Stejneger meldt in 1901 dat tapuiten in de winter in Afrika voorkomen, helaas zonder te melden hoe hij dat weet.¹³ Vervolgens schrijft hij in een aanvullende notitie, ook uit 1901: 'It is then pretty safe to say, that the short-winged *Saxicola oenanthe* in Alaska goes to India in winter, and that the longwinged *S. oenanthe leucorhoa* from Greenland winters in West Africa.'¹⁴ Stejneger scheidt dus zomer- en wintergebied. Reichenow schrijft (1904-1905) in zijn *Die Vögel Afrikas* over de tapuit '... im Winter in Indien und Afrika, in Ostafrika südwärts bis zum Sambesi' en geeft een hele lijst met locaties in Afrika.¹⁵ Hartert meldt in 1910 dat de tapuit in tropisch Afrika *überwintert*, maar hij vraagt zich af waarheen de Siberische tapuiten trekken. Naar China?¹⁶ Ook Witherby meldt in 1920, ten slotte, dat tapuiten overwinteren in tropisch Afrika.¹⁷ Vermoedelijk werd sindsdien de gedachte algemeen dat tapuiten allemáál overwinteren in Afrika, gezien de reputatie van Witherby's boek.¹⁸

Grofweg is tegenwoordig bekend rond welke breedtegraad tapuiten overwinteren en in meer ecologische zin weten we dat tapuiten in de droge gebieden van Afrika voorkomen. Maar noch in de vegetatiezone direct ten zuiden van de stuivende Sahara, noch in de te bomenrijke zone vijfhonderd kilometer naar het zuiden komen tapuiten voor. Nee, in de savanne en graslanden rennen ze rond, tussen kudden stofopwerpende geiten of rond akkertjes waar geharde granen het kunnen bolwerken en waar tapuiten zich rond het middaguur tegen de hete zon beschermen onder spaarzame bomen. Uit Noord-Nigeria weten we dat ze de aanwezigheid van een beperkt aantal bomen prefereren boven één enkele boom of juist méér bomen.¹⁹

Dit is, kort door de bocht maar niet ver naast de waarheid, wat we weten van tapuiten in hun winters verblijf. Ik denk dat de opmerking van Moreau uit 1952 ten geleide bij dit hoofdstuk in grote lijnen nog steeds weinig aan geldigheid heeft verloren wat betreft de tapuit. Voor de tapuitenonderzoeker is niet alleen het reilen en zeilen van tapuiten in de broedgebieden van belang, maar ook hun doen en laten in de wintergebieden. Naast een zoektocht naar knelpunten is het ook leuk en spannend te weten hoe tapuiten leven in de winter – voor mij minstens zo belangrijk. Op naar Afrika, want zeven maan-

den verblijven mijn tapuiten níét in duin en hei, maar in een groten-deels onbekend winterkwartier.

Helaas ben ik zelf nog steeds niet in Afrika geweest om de rankbenigen daar te zien en te vangen. Maar een e-mail aan Rob Bijlsma, over tapuiten op de Veluwe, resulteerde in de opmerking: 'Mocht je nog echte gegevens willen hebben over verspreiding van tapuiten in West-Afrika, kan je altijd Leo Swarts even vragen; we hebben een gigantisch oppervlak in West-Afrika bekeken, systematisch hè, van Senegal/Mauritanië tot en met Niger, dus overlappend met winter-verspreiding van tapuit. Er is inmiddels natuurlijk wel wat bekend van de overwintering aan de hand van geloggerde vogels, maar de makke van die studies is het gebrek aan toetsing in het veld. Dat hebben wij wel gedaan.(...) Vooralsnog denk ik niet dat we voor tapuiten aan nadere uitwerking toekomen, dus dat zou misschien wat zijn om in jouw boek op te nemen. Per slot van rekening speelt een groot deel van hun leven zich daar af.'

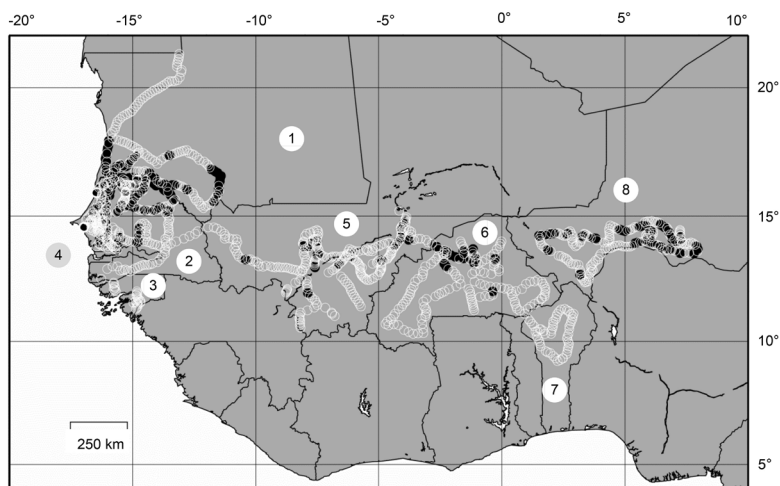
Leo Swarts, Jan van der Kamp en Rob Bijlsma: Sahel-scharrelaars pur sang! Samen met anderen willen zij weten waar zangvogels die in Europa broeden in de winter zijn, in welke vegetatie die vogels voorkomen en waarom ze dat doen, en of er aannemelijke verbanden zijn tussen landschap en regenval in de Sahel en aantallen broeders aan deze zijde van de Middellandse Zee. In de periode 2011-2017 hebben ze systematisch alle bomen geteld en gedetermineerd en alle vogels geteld en gedetermineerd in plotjes over grote delen van West-Afrika. In 1269 onderzoeksplots, zie figuur 2, hebben zij ook de tapuiten genoteerd. Om de kolossaliteit van het project te benadrukken: elk onderzoeksplot bestond meestal uit drie fragmenten van driehonderd bij vijftig meter per stuk; in totaal is tegen de vijfduizend hectare onderzocht op tapuiten (en bosvogeltjes, waarvoor meer dan 553 000²⁰ bomen zijn onderzocht!). De plots liggen zo veel mogelijk over de neerslaggradiënten in de Sahel- en Soedanzone, want neerslag is dé vegetatiesturende factor in de Sahel. Over een noord-zuidafstand van ongeveer vijfhonderd kilometer, de afstand Zwolle-Parijs, neemt de neerslaghoeveelheid sterk toe: van minder dan honderd millimeter per jaar naar meer dan tweeduizend millimeter.²¹ In Nederland valt gemiddeld achthonderd millimeter per jaar. Meer details staan in hun vrij toegan-

kelijke artikelen uit 2015, gepubliceerd in het tijdschrift *Ardea*.²²

Nog een laatste opmerking, aangaande de definitie van de Sahel: Zwarts en collega's schrijven in 2009 dat de Sahelzone zelf savanne is met verspreid voorkomende acaciabomen, dat de daaronder liggende Soedan-Sahelzone er vergelijkbaar uitziet maar dat er naast acacia's ook andere boomsoorten voorkomen. Als laatste noem ik hier de Soedanzone, die wat graziger is, met hogere grassen, struiken en bomen, en een langer regenseizoen. Anderen houden er een wat andere definitie op na, maar in grote lijnen lijkt het allemaal op elkaar, voor nu.

Op de landkaart in figuur 2 heb ik al hun 1269 onderzoekslocaties gezet. Het eerste wat opvalt, naast het gigantische aantal, is dat er veel meer tapuitloze plots zijn, de 1068 witte cirkels, dan plots met tapuiten, de 201 zwarte cirkels. Daarnaast valt het op dat de plots zich in het westen, in Mauritanië, noordelijker uitstrekken dan in het oosten, in Mali. Dit is niet omdat noordelijkere delen van Mali gespeend zijn van interessante habitats, maar het heeft alles te maken met de huidige veiligheidssituatie in Mali – het is daar verre van pluis. Om te onderzoeken in hoeverre de aantallen tapuiten variëren van noord naar zuid, dus met de breedtegraad en de neerslaggradient, heb ik de onderzoekslocaties in alleen het westelijke deel (Mauritanië, Senegal en Guinee-Bissau) gebruikt, omdat die zich noordelijker uitstrekken dan in het oosten. Ik heb de oostelijke locaties (in Mali, Burkina Faso, Benin en Niger) wel gebruikt om te zoeken naar verbanden tussen tapuiten, regenval en boombedekking omdat ik aanneem dat regen in de hele Sahel hetzelfde effect heeft op de vegetatiegroei. De plots zijn verdeeld over vier vegetatiezones: Sahara, Sahel, Soedanzone en Guineezone.

Als eerste wilde ik graag weten waar tapuiten overwinteren, op welke breedtegraden in West-Afrika: wat zijn de minimale en maximale breedtegraad waarop tapuiten zijn vastgesteld en is er een hoogste dichtheid bij een bepaalde breedtegraad? Uit de gegevens van Zwarts en collega's komt naar voren dat tapuiten tussen 13.9 en 17.9° noorderbreedte voorkomen, niet zuidelijker en niet noordelijker. Gemiddeld liepen er op die breedten 0,06 tapuiten per hectare rond, met een maximale dichtheid van 0,89 tapuit per hectare. De grootste



Figuur 2. In 1269 West-Afrikaanse onderzoeksplots is de aanwezigheid van tapuiten bepaald gedurende 2011-2017: in 1068 plots werd geen tapuit gezien (witte doorzichtige cirkels) en in 201 plots wel (zwarte cirkels). Landen zijn weergegeven met nummers: 1 Mauritanië, 2 Senegal, 3 Guinee-Bissau, 4 Gambia, 5 Mali, 6 Burkina Faso, 7 Benin en 8 Niger (kaart gemaakt met MapTool, op seaturtle.org). De eerste vier landen schaar ik onder de westelijke plots, de laatste vier onder de oostelijke plots.

aantallen per hectare plot scharrelden rond tussen 16 en 17° N, met gemiddeld 0,13 tapuiten per hectare.²³ Dat zijn er niet veel, natuurlijk, maar bedenk dat dit gemiddelde zo laag is omdat er ook heel erg veel plots zijn geteld waar geen enkele tapuit rondliep – die halen het gemiddelde flink naar beneden. Enkele andere veldbiologen hebben ook tapuiten geturfd in de Sahel en hoewel zij andere dichtheden rapporteren denk ik niet dat de aantallen in wezen sterk verschillen. Het hangt er maar net van af op welke breedtegraad je hebt gekeken. Zo werden in Zuidwest-Mauritanië²⁴ 0,02 tapuiten per hectare vastgesteld, in Noord-Senegal²⁵ tussen 0,04 en 0,68 tapuiten per hectare in januari en februari, en in Noord-Nigeria maximaal 0,47 per hectare²⁶ en 1,9 in hetzelfde gebied begin jaren negentig.²⁷ Ook zijn voor Mali ongekwantificeerde opmerkingen beschikbaar als ‘veelvoor-

komend' in de Sahel (bij deze auteur: tussen 14-18° N) en 'veelvoorkomend en wijdverbreid' tegen de zuidgrens van Mali.²⁸ Anderen beamen dit, maar merken ook op dat niet de tapuit maar de izabeltapuit *by far* de algemeenste tapuitensoort is ten noorden van 16° N in Mauritanië, Mali en Senegal.²⁹ Ook in Niger is de tapuit algemeen tot 16° N.³⁰

In het westen van de Sahel komen tapuiten dus voor in een zone van vier breedtegraden of ongeveer 444 kilometer breed (dat interpreteert wat fijner; één breedtegraad is gemiddeld 111 kilometer breed) met een piekdichtheid tussen de zestiende en zeventiende breedtegraad. De volgende vraag is waarom tapuiten juist in deze dik vierhonderd kilometer brede zone voorkomen en niet een eindje verder noord- of zuidwaarts. Bovendien ben ik benieuwd waarom het zo buitengewoon goed toeven is tussen de zestiende en zeventiende breedtegraad. Omdat de hoeveelheid neerslag aan de basis staat van vegetatie in de Sahel en daarmee direct verband houdt met het insectenleven, heb ik als eerste stap naar verbanden tussen de jaarlijkse hoeveelheid neerslag en de tapuitendichtheid gezocht. Het is mooi om het sterke verband tussen breedtegraad en neerslaghoeveelheid zo te zien (als veldbioloog kom ik sterke verbanden maar weinig tegen): hoe verder richting de Sahara hoe droger het wordt. Tapuiten zijn gezien tussen 13.9-17.9° N en de hoeveelheden neerslag die bij deze tapuitenbreedten horen zijn honderd tot zeshonderd millimeter per jaar. Tapuiten zijn in het bijzonder gesteld op ongeveer 260 millimeter, de hoeveelheid die tussen 16 en 17° N valt per jaar.

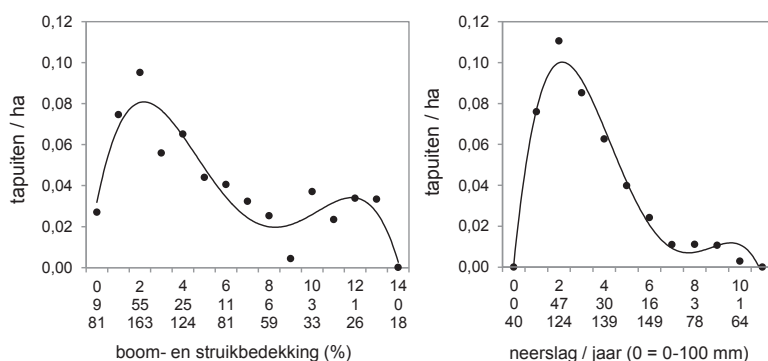
Intrigerend, dat tapuiten de drogere en nattere delen van dit deel van de Sahel mijden. In hun broedgebieden komen tapuiten voor van de kletsnatte westkust van Noorwegen en de druileriger heuvels van Schotland tot in de droge bergen van het Middellandse Zeegebied, en in Centraal-Azië is het 's zomers vast ook niet groen en grazig. Het heeft er dus alle schijn van dat regen an sich in de broedtijd niet een bepalende factor is en daarom is het onwaarschijnlijk dat dit wel het geval zou zijn in de winter. In hun broedgebieden houden tapuiten van kortbegroeide of kortbegraste vegetatie, waar ze kunnen rennen. Zo zoeken ze hun voedsel. Het ligt voor de hand dat de bodemvegetatie ook in hun wintergebieden een belangrijke rol

speelt: het gaat bij tapuiten primair om de vegetatiehoogte, de bijbehorende insectenfauna en de beschikbaarheid van deze insecten voor een rennende tapuit.

Zoals bekend is er in de Sahel een sterk verband tussen de hoeveelheid neerslag en het vegetatietype. De hier gebruikte onderzoeksplots vormen gelukkig geen uitzondering: ook hier is dat verband erg sterk. Hoe meer neerslag er valt, hoe hoger de bedekkingsgraad van de hogere vegetatie, gemeten als percentage van de bodem dat bedekt wordt door struiken of bomen. Het verband is vrijwel een-op-een: een verdubbeling van de neerslagsom resulteert ook nagenoeg in een verdubbeling van de bedekking. We zagen net dat tapuiten voorkomen bij honderd tot zeshonderd millimeter regen met een piek bij 260 millimeter per jaar. Wanneer ik die getallen in de formule voor de trendlijn invul vind ik bijbehorende boombedekkingen van 0,3 tot 8,8 procent, met een piekvoorkomen bij 3 procent. Dat is een bescheiden bedekking, slechts enkele procenten van het plot moeten bedekt zijn voor tapuiten, volgens deze formule.

Vervolgens heb ik de tapuitendichtheid uitgezet tegen de boombedekking (linkerhelft van figuur 3), en wel voor alle plots omdat ik op voorhand geen reden kan bedenken waarom tapuiten in verschillende delen van de Sahel een andere boomedichtheid zouden prefereren. De tapuitendichtheid is ook in het veld het hoogst bij een zeer lage bedekkingsgraad van bomen, nog lager dan hierboven berekend. Het piekvoorkomen ligt bij maar 2 procent boombedekking van het plot! Na deze piek volgt een vrij snelle afname van de tapuitendichtheid. Dus: hoe meer bomen, hoe minder tapuiten per plot en dat geldt ook voor de broedgebieden. Maar het lijkt er ook op dat totale absentie van bomen verre van gunstig is voor tapuiten, anders dan in de broedgebieden. Blijkbaar zijn dungezaaide bomen een gewild element in het Sahel-landschap voor tapuiten, net als Wilson en Cresswell (2010) vaststelden voor Noordoost-Nigeria. Het is goed om waarnemingen van anderen te bevestigen en zo helderder en zekerder een tipje van de tapuitenwintersluis op te lichten.

Kortom, de aanwezigheid van een enkele boom is van belang, maar op welke manier precies is nog niet duidelijk. Naast boomedichtheid is een andere relevante factor de hoeveelheid regen. Regen doet de



Figuur 3. **Links.** Het aantal tapuiten per hectare vertoont een optimum bij de aanwezigheid van een beperkte dekking met struiken en bomen.

Afwezigheid van bomen wordt evenmin op prijs gesteld als een hogere bedekkingsgraad. Op de horizontale as staan drie rijen getallen: de bovenste is het percentage van de onderzochte transecten dat door bomen en struiken wordt bedekt (0-15 procent). De middelste rij: per bedekkingspercentage het aantal transecten waar tapuiten zijn gezien. De onderste rij: het totaal aantal onderzochte transecten. Bijvoorbeeld: van de 81 onderzochte locaties met 0 procent bedekking door bomen en struiken zijn er in negen tapuiten gezien. Vanaf 14 procent bedekking en hoger zijn nooit tapuiten geteld. **Rechts.** Het aantal tapuiten per hectare onderzoeksplot uitgezet als functie van de neerslaghoeveelheid. De relatie, positief en negatief, is strikt en de dichtheid vertoont een steile piek bij 200 millimeter neerslag per jaar om vervolgens gelijkmatig af te nemen bij toenemende neerslag. Tapuiten zijn niet gezien in de veertig plots waar minder dan honderd millimeter neerslag valt per jaar. (Beide figuren gebaseerd op alle 1269 transecten in het totale onderzoeksgebied; de zichtbare getallen onder de grafieken sommen niet op tot 1269 omdat ik de oneven nummers niet op de horizontale as heb weergegeven in verband met de leesbaarheid. De punten staan wél in de grafieken.)

vegetatie groeien en verwelken en is zo de bron van insectenleven en daarmee de bron van overleven van tapuiten. Bij te weinig regen is er geen of te weinig voedsel voor tapuiten, bij te veel regen schiet de vegetatie te hoog op en kan de tapuit de insecten niet makkelijk meer

vangen (hoewel, volgens Rob Bijlsma, de groene vegetatie na de regentijd volledig wordt afgegraasd door rondtrekkend vee); de extra inspanning van het zoeken naar voedsel in dichte vegetatie wordt niet gecompenseerd door de energie uit de gevangen prooien. De tapuit is gesteld op uitzicht, in de broedgebieden, maar ook in de wintergebieden.

Er is een sterk positief verband tussen neerslag en struik- en boombedekking, en tussen struikbedekking en aantallen tapuiten, zoals we hierboven zagen. Het ligt daarom voor de hand dat de relatie tussen neerslag en tapuitenaantallen ook sterk is. Dat is ze ook (rechterhelft van figuur 3) en hoe: wat een sterk verband! Ik heb het gecontroleerd en nogmaals gecontroleerd, maar ik kan geen rekenfout ontdekken. Een sterk piekvoorkomen bij 200-299 millimeter per jaar gevolgd door een snelle afname bij toenemende neerslag. In plots met minder dan honderd millimeter neerslag is geen enkele tapuit gezien, hoewel toch veertig van zulke plots geteld zijn. Ik moet hier zeker vermelden dat, hoewel onze tapuiten het laten afweten in die erg droge plots, er wel degelijk woestijntapuiten en witkruintapuiten zijn vastgesteld. Het zou kunnen dat deze drie tapuitensoorten net wat verschillen in hun dieetvoorkeur, waardoor ze van verschillende delen van de Sahel en aangrenzende delen van de Sahara gebruik kunnen maken. Of zou er sprake zijn van scheiding door concurrentie? We weten het niet, nog niet.

Het verband tussen neerslag en tapuitendichtheid is sterker dan het verband tussen boombedekking en tapuiten. Dit is raadselachtig, omdat je zou verwachten dat neerslag en boombedekking volstrekt met elkaar verbonden zijn. Ik denk dat het verband tussen boombedekking en tapuiten in de 'oorspronkelijke' Sahel, gespeend van grootschalig menselijk handelen, wel degelijk even sterk is geweest als nu tussen neerslag en tapuitendichtheid, maar dat die relatie is vertroebeld, minder sterk is, vanwege voortdurende boomkap of snoeierij, waardoor de boombedekking niet meer met de regen in de pas loopt.

Ik denk niet dat we met de huidige kennis hard kunnen maken welke factor belangrijker is voor het voorkomen van tapuiten, omdat ze zo verstrengeld zijn met elkaar: boombedekking of neerslag. En daarnaast is het onbekend in hoeverre concurrentie met andere

tapuitensoorten een rol speelt in de verspreiding van tapuiten in hun wintergebied. Wat we zouden moeten weten is waar tapuiten de meeste en de grootste prooien vangen: onder bomen of juist niet onder bomen? Rob Bijlsma vermoedt juist niet onder bomen en dat bomen louter dienen als schaduwrijke rustplek. Maar hoe brengen woestijn- en witkruintapuiten de heetste uren van de dag dan door, in hun vrijwel boomloze woestijnhabitat?

Veel bomen worden gesnoeid of gekapt om er kookvuren van te maken, of om ruimte te maken voor akkertjes, of als voer voor geiten en koeien. Gezien de sterke bevolkingsaanwas in de Sahel zal de conversie van beboste savanne naar minder sterk beboste tot onbeboste savanne nog wel even doorgaan. De afname van het aantal bomen zal door de tapuit in eerste instantie goed te verdragen zijn en wie weet wordt zijn optimale habitat alleen maar uitgestrekter. Omdat agrarisch landgebruik een nogal andere gebruiksvorm is dan savanne ben ik benieuwd in hoeverre tapuiten beide habitats gebruiken, en dan met name in welke dichtheden. Misschien hebben tapuiten wel een voorkeur voor savanne boven akkertjes. In dat geval zal toenemende akkerbouw de kwaliteit van het wintergebied doen afnemen. Maar het zou ook kunnen dat ze akkers juist prima vinden omdat er bijvoorbeeld meer insecten voor kunnen komen. Zwarts en collega's hebben de overheersende gebruiksvorm van de plots ingedeeld in drie categorieën: agrarisch gebruik (akkertjes), savanne (meestal begraasd door vee) en bos.

Net zoals de oorspronkelijke vegetatie wordt ook het voorkomen van deze drie typen landgebruik in sterke mate bepaald door de breedtegraad, het bodemtype (liever zandig dan rotsig) en de hoeveelheid neerslag. Zo heeft bos de overhand in de meest zuidelijke plots, op 11 en 12° N, terwijl agrarische bedrijvigheid en savanne zo zuidelijk nauwelijks voorkomen in de plots, deels door het voorkomen van de tseetseevlieg en de slaapziekte die hij met zich meedraagt.³¹ Op 13 en 14° N piekt het aandeel plots dat voor akkerbouw wordt gebruikt, terwijl het aandeel plots met bos sterk afneemt. Onderzoekspots overheerst door savannevegetatie vormen 20 procent van het aantal plots op die breedten. Vanaf 15° N is het bos verdwenen, neemt akkerbouw af en neemt savanne sterk toe. Nog 110 kilometer noordelijker, vanaf 16° N, komt agrarisch gebruik van de grond

niet meer voor en is savanne de enige vegetatievorm in de plots. En precies vanaf daar komen de hoogste dichtheden tapuiten voor. Zouden onze tapuiten zo van savanne houden of is dit toeval en maakt het tapuiten niet uit en vinden ze het in grote lijnen overal wel best waar de juiste neerslaggestuurde vegetatie en neerslaggestuurde insectenfauna voorkomen?

Als tapuiten inderdaad een voorkeur hebben voor savanne, kunnen veranderingen in landgebruik slecht uitpakken. Over bos zeg ik niets, omdat ik ervan uitga dat tapuiten zich niet senang voelen tussen al die bomen. In Nederland zijn ze ook geen bosvogels. Om meer te weten te komen over de habitatvoorkeur in dit westelijke deel van de Sahel heb ik bepaald of tapuiten op breedtegraad 13.9-15.9 een voorkeur hebben voor savanne of akkers. Op deze breedten komen beide habitattypen namelijk in grofweg dezelfde aantallen plots voor, waardoor de vergelijking goed te maken valt: er zijn 150 agrarische en 147 savanneplots uitgekamd op tapuiten. Een uitstekende uitgangssituatie voor betrouwbare getallen, lijkt me zo. Het is ook mooi dat het aantal plots waarin tapuiten zijn vastgesteld nauwelijks verschilt in beide habitats: in negenentwintig agrarische plots zijn tapuiten vastgesteld en in zevenentwintig savanneplots. Ik kan dan ook met grote betrouwbaarheid zeggen dat er in dit deel van de Sahel geen verschil is in voorkeur voor een van beide habitats, sterker nog: in beide is precies hetzelfde gemiddelde van 0,057 tapuit per hectare aangetroffen. In hoeverre deze uitkomst over de hele Sahel geldig is, is de vraag, omdat de tapuitendichtheden in het uiterste noordoosten van Nigeria op de savanne groter zijn dan in agrarische terreinen.³²

We weten nu nauwkeuriger dan ooit tevoren op welke breedtegraad tapuiten de winter doorbrengen in westelijk Afrika en dat hun piekvoorkomen samenvalt met de zeer spaarzame aanwezigheid van bomen: afwezigheid van bomen wordt niet gewaardeerd, evenals te veel aanwezige bomen. Daarnaast lijkt het er sterk op dat de hoeveelheid neerslag (tegenwoordig?) nóg belangrijker is voor tapuiten dan boomedichtheid, omdat de relatie tussen tapuitendichtheden en regenval sterker is dan die tussen rankbenigen en boombedekking. Of dit inderdaad zo is en waarom dit zo is, is nog zeer de vraag. Ten slotte lopen er op akkertjes evenveel tapuiten rond als op

de (begraasde) savanne. Op dit moment is de voortschrijdende omzetting van savanne in akkers geen probleem voor tapuiten, en is er geen aanwijzing dat de situatie in de wintergebieden een belangrijke rol speelt in de tapuitenafname, maar wat gebeurt er wanneer de akkerbouw grootschaliger en intensiever wordt in de toekomst? Ik ben er niet gerust op.

Nu we deze grootschalige informatie hebben is het tijd om de diepte in te duiken en te proberen uit te knobbelen waarom tapuiten die boomedichtheid en die regenval nodig hebben. Ik denk dat er een sterk verband is met de aantallen en beschikbaarheid van prooidieren – we gaan er vast achter komen, in de nabije toekomst.



10 Eilandjes

Over de gehele aarde vallen de verspreidingsgebieden van diersoorten in stukken uiteen. Deze habitatfragmenten flakkeren op of doven uit. In bepaalde gevallen flakkeren ze op, maar in veel gevallen doven ze alleen maar uit.

– David Quammen, 1996¹

Eerder heb ik in grote lijnen de achteruitgang van de tapuit en de oorzaken daarvan geschetst. Als gevolg van veranderingen in de broedhabitat versnipperden de aaneengesloten populaties in de duinen en op de heidevelden. Versnippering van een populatie tot meerdere kleine populaties leidt tot isolatie van elke kleine deelpopulatie en isolatie leidt vaak tot uitsterven. De ene na de andere populatie verdwijnt totdat we op een dag vaststellen dat de tapuit in grote delen van Nederland is verdwenen. Zo verdwenen als vuurvliegjes in het donker de kleine populaties bij Terlet, bij Deelen, op het Rozendaalse Veld, op de Loenermark, op de Worth-Rhederheide en op de Kemperheide,² en zo is de tapuit als broedvogel verdwenen van een klein deel van de Veluwe, de zuidoostpunt. En zo verging het ook de zuidwestpunt, het noordwesten, het noorden, het noordoosten, overal verdwenen de kleine populaties van enkele paren. Totdat het in 2018 nog maar zeer de vraag was of er zelfs nog maar één tapuitenpaar jongen grootbracht op de Veluwe.

De relaties tussen populaties van diersoorten, hun dynamiek en hun bescherming staan sterk in de belangstelling sinds de jaren zestig van de twintigste eeuw. In 1967 publiceerden MacArthur en Wilson hun baanbrekende boekje over de relatie tussen oppervlakte en aantallen soorten, en het effect van isolatie op de aantallen soorten die op eilanden voorkomen.³ En, stelden zij, eilanden vind je niet al-

leen in zee maar ook als snippers resterend regenwoud in een zee van sojavelde of gras waar enkele koeien grazen in de brandende zon. Eilanden zijn overal aanwezig op aarde, grotendeels als gevolg van menselijk handelen. Ook de resterende tapuitenhabitat bestaat uit eilanden in een zee van veruiging, die zich in verschillende mate van onderlinge isolatie tot elkaar verhouden, en sommige van die eilanden zijn nog bewoond door tapuiten.

Veel meer dan grote populaties zijn al deze kleine populaties kwetsbaar voor toevallige effecten, voor pech. Misschien komen in een bepaald jaar voornamelijk mannetjes terug uit Afrika omdat Eleonora's valk, in de nazomer en vroege herfst jagend boven de Middellandse Zee, toevallig enkele vrouwtjes meer uit de lucht plukte van de kleine populatie. Of misschien was er in een bepaald jaar flinke nestpredatie waardoor er maar weinig jongen uitvlogen, en waren de uitgevlogen jongen alle mannetjes. Ook het weer kan tegenzitten: plotselinge, hevige regenbuien kunnen nesten doen vollopen of door een combinatie van aanhoudend lage temperaturen met regen in de vroege nestjongenfase raken de jongen onderkoeld en sterven. En, wat meer toegespitst op Nederlandse tapuiten, door een ziekte kunnen konijnen massaal het loodje leggen waardoor de vegetatie opschiet en foerageren plotseling sterk wordt bemoeilijkt. Dit kan allemaal voorkomen, maar het komt niet in elk jaar voor. Goede jaren worden afgewisseld met slechte jaren, waarin alles tegenzit.

Wanneer een populatie groot genoeg is of wanneer er naburige populaties zijn, zal het wel goed komen met de tapuiten in het studiegebied. Maar wanneer de populatie klein is en de meest nabije andere populatie zich op grote afstand bevindt, dan is de situatie anders. De aantallen van veel dieren, vooral van die soorten waarvan we denken dat ze strengere eisen aan hun habitat stellen dan andere soorten, of van soorten die wat minder geneigd zijn zich te verspreiden, zijn kleiner geworden door menselijk handelen, waardoor ze, eenvoudig omdat ze klein zijn, kwetsbaar zijn voor het lot. In hoeverre ondervinden tapuiten hinder van hun huidige insulaire levensstijl (hun voorkomen in eilandjes) in Nederland? Of is alleen hun habitat versnipperd en broedt de reislustige tapuit nu eens hier, dan weer daar, tientallen kilometers verderop langs de kust?

Op het moment van schrijven komen hier en daar nog tapuiten

voor langs de kust en op heidevelden – gedoemd de griel, de kuifleeuwerik, de duinpieper, de roodkopklauwier, de klapekster en de ortolaan achterna te gaan en Nederland de rug toe te keren? Ik weet het niet. In een optimistische bui houd ik mij vast aan de vaststelling dat tapuiten hier ooit zijn gaan broeden, dus wie weet komen ze ook wel weer terug. Maar wanneer ik op zeldzame momenten neerslachtig door het zeemistig duin dwaal, ben ik pessimistisch over *Oenanthes* toekomst in Nederland. Waarvandaan moeten de toekomstige tapuiten komen en hoe lang gaat het duren? Hoop komt dan uit het blauwe boek van Michael Soulé: 'There are no hopeless cases, only people without hope and expensive cases. That is, given the resources, even a handful of individuals can constitute the basis of a successful effort to salvage a population or species.'³

Misschien is de vraag niet zozeer óf we de soort kunnen behouden maar meer of we hem willen behouden. Voor eventuele maatregelen is het noodzakelijk de tapuit beter te leren kennen: waaraan moet een terrein voldoen wil het geschikt zijn voor een populatie rankbenigen? Welke prooien eet de tapuit? Hoeveel jongen vliegen uit? Van dat soort vragen, de basale broedecologie. Teneinde deze vragen te beantwoorden, of daar in ieder geval een begin mee te maken, heb ik een aantal beschrijvende onderzoekjes gedaan. Hoe leven tapuiten in resterende populaties?



11 Klappen voor de theorie

As I find inside the cottage
A wheatear from Africa
Banging against the windowpane
And hold in my hand her creamy-
Buff underparts and white rump
And carry her to the door
And she joins you beside the sun
Before skimming across the dunes
To mimic in a rabbit hole
Among silverweed and speedwell
My panic, my breathlessness.

– Michael Langley, 2004¹

De klapvallen staan op scherp en zijn voorzien van kronkelende madden of een vers uitgespitte ritnaald. Eén val ligt op dit zandje en een andere ligt wat ingegraven op een ander zandje, zodat hij minder opvalt op de plekken waar de tapuit graag even zit en poetst. Wij liggen een eind verderop, net aan de andere kant van een duintop, zodat we tussen het helm door de vallen in de gaten kunnen houden en kunnen zien wanneer geel zand opspat bij het dichtslaan van de val, als ware het de witte rook van het Vaticaan. Wachten is aangenaam in het duin wanneer het nauwelijks waait, wanneer tijm geurt en wanneer rozenkevers met tientallen tegelijk rondploeteren over de stengels. Dat zijn de dagen, de mooie dagen, met velden violette vollen en een slinger van noordwaarts trekkende boerenzwaluwen aan de binnenzijde van de zeereep. *The good life...* pats! Dát willen we zien! Gefladder in de val, vlug opstaan en erheen, want soms ontsnapt hij nog en, in de eerste jaren, soms ook uit mijn handen. Maar

deze niet, deze is van ons. Eindelijk hebben we Eddy gevangen, op maandag 9 juni 2008! (Waarom Eddy zijn naam heeft gekregen weet ik niet meer precies.) Enfin, Eddy kreeg aan zijn linkerpoot twee gekleurde ringen: onder een blauwe ring en daarboven een rode ring. Aan zijn rechterpoot onder de metalen ring van het Vogeltrekstation en daarboven een oranje ring. Nu was hij rood-donkerblauw-oranje-metaal (RDBORME) en hij was de enige met deze combinatie, als zodanig herkenbaar tot het einde van zijn dagen.

De ene na de andere tapuit probeerden we te vangen en te kleuringen. Vaak gaat dat heel makkelijk, soms duurt het wat langer en moet de tapuit langzaam in de richting van de val gedreven worden. Het is de kunst niet te snel te lopen omdat hij anders wegvliegt, maar ook niet te langzaam omdat hij dan te veel zijn eigen pad kiest, en dat is toch ook niet de bedoeling. Mooi en spannend werk. Natuurlijk ringen we ook de nestjongen in hun duister broedhol. Dan steekt het nauw met de leeftijd: jongen van een paar dagen oud zijn nog te klein en hun pootjes nog te vlezig, waardoor de kleurringen er niet omheen passen. Maar je kunt ook niet te lang wachten met ringen van nestjongen, want wanneer ze een dag of negen of tien oud zijn gaan ze scharrelen. Ellendig is het wanneer je, je arm maximaal strekkend en je schouder in de opening van het hol wurmend, één jong te pakken krijgt maar er zeker twee naar achter voelt kruipen! Dan moet je geduld hebben en de jongen met klapvalletjes proberen te vangen wanneer ze uit hun hol zijn gekomen en zelf prooien gaan vangen. Wacht ook hier niet té lang want spoedig kunnen ze zich zo ver verplaatsen dat je niet meer met zekerheid kunt zeggen of het ongeringde jong nou van nest een of van nest twee is.

Zo hebben we in de periode van 2007 tot 2016 580 tapuiten geringd in het Vogelduin bij Castricum en 4057 aflezingen gedaan. Ook in de Kop van Noord-Holland worden tapuiten geringd, door Frank Majoor, en op het Aekingerzand door Stef Waasdorp. Samen hebben we ongeveer de helft van de Nederlandse broedpopulatie gekleurringd, een mooie basis. Omdat de tapuit nogal in de belangstelling staat van vogelinventariseerders en terreinbeheerders, zeker in de kustduinen, worden tapuiten vaak goed bekeken op het bezit van ringen. Af en toe krijgen we meldingen van gekleurringde tapuiten in andere habitateilandjes.

Door het kleurringen van tapuiten kunnen we onder andere de overleving bepalen. Dit klinkt gemakkelijk: je hebt honderd vogels gekleurringd, daarvan zijn er dit jaar veertig teruggekomen en dus is de overleving 40 procent. Maar is dat wel zo? Want stel nu dat ik dermate gedemotiveerd was door de voortdurende misère in het duin dat ik na een bezoek of drie de kijker aan het duindoorn heb gehangen. Of dat het zo ontzettend vaak regende waardoor ik er ook geen zin meer in had. Niets menselijks is de duinloper vreemd. In dat geval kan ik een paar wel teruggekeerde individuen níet hebben teruggezien. Al met al heb ik zo misschien wel vijf vogels gemist. En daarnaast kunnen vogels in een andere populatie terecht zijn gekomen. Die vogels kunnen ook gemist worden en misschien zijn dat er ook wel vijf. Dat zou betekenen dat ik tien vogels heb gemist, waardoor ik de overleving 10 procent te laag inschat (van de honderd vogels heb ik er veertig waargenomen terwijl het er eigenlijk vijftig zijn). Gelukkig kun je voor deze onzekerheid min of meer corrigeren, maar daar komen we later op. Kortom: er is een verschil tussen echte overleving en schijnbare overleving. Schijnbare overleving is een combinatie van het aantal geturfde teruggekeerde vogels en de kans dat die vogels ook zijn waargenomen.²

Naast geboorte en sterfte bepalen immigratie en emigratie het populatieverloop. Beide zijn belangrijke sturende factoren, maar beide zijn ook lastig te bepalen, behalve wanneer de studiebroedpopulaties bijna totaal gekleurringd zijn. Laat dat nu net het geval zijn bij onze tapuitenpopulaties – in sommige jaren hadden we zelfs alle tapuiten van de Castricumse populatie gevangen en gekleurringd. Dat is uitermate plezierig omdat elk ongeringd individu die het jaar erop gaat broeden in deze volledig gekleurringde populatie met aan zekerheid grenzende waarschijnlijkheid wel van elders moet komen, hoewel je natuurlijk nooit hard kunt maken dat je geen enkel jong hebt gemist.

Migratie in en uit een populatie werd tot recent buiten beschouwing gelaten in analyses van populatieontwikkelingen, omdat het onduidelijk was in hoeverre vogels immigreren, of, vanuit een ander perspectief, emigreren. In kleine populaties kan migratie een belangrijke rol spelen. Sommige populaties vormen bronpopulaties die soms ‘overlopen’ (wanneer de overleving toevallig heel hoog was of

er buitengewoon veel jonge vogels zijn uitgevlogen waardoor niet iedereen een plek om te broeden heeft kunnen krijgen) naar populaties waar het minder goed gaat, omdat de habitat minder geschikt is bijvoorbeeld. Om de levensvatbaarheid van een studiepopulatie in te kunnen schatten wil je graag weten in hoeverre de populatie zichzelf in stand kan houden, of juist aan het infuus van een bronpopulatie ligt. Sinds een aantal jaar bestaan er geavanceerdere populatierekenmodellen dan voorheen, waarmee immigratie beter in te schatten is. Maar zoals altijd: de nauwkeurigheid van de geschatte populatiegroefactoren neemt toe naarmate je veldwaarnemingen nauwkeuriger zijn. Dus: meer het veld in. Vooruitkijken naar de toekomst op basis van de nu vastgestelde groefactoren is daarom een riskante zaak die tot schijnzekerheid leidt.

Wanneer een van de populatiegroefactoren, bijvoorbeeld het geboortecijfer, lager is dan in de gezonde referentiepopulatie, kan die factor een verklaring zijn voor de vastgestelde populatieafname, maar dat hoeft niet met zekerheid zo te zijn. Wat van belang is om te weten is dat populatiegroei, als resultante van geboorte, sterfte en immigratie, sterker toeneemt wanneer de ene factor verandert dan wanneer de andere factor verandert. Zo kan het zijn dat 1 procent toename van het geboortecijfer leidt tot een wat hogere populatiegroei, maar dat 1 procent toename van de overleving van de vrouwtjes leidt tot een nog veel sterkere populatiegroei. We zeggen dan dat de populatiegroei gevoeliger is voor de factor van de overleving van vrouwtjes dan voor de factor reproductie. Veel zangvogels leven maar kort en hebben dan ook slechts één broedseizoen de kans om jongen te doen uitvliegen. Ze leggen vaak meerdere legsels met een flink aantal eieren. Langlevende vogels als albatrossen leggen maar één ei en vaak niet eens elk jaar. Ze kunnen best een jaartje overslaan zonder dat er iets verandert aan de populatiegroei. Populatiegroei van kortlevende zangvogels is erg gevoelig voor veranderingen in reproductie en veel minder voor overleving van volwassen vogels. Populatiegroei van albatrossen is veel minder gevoelig voor reproductie, maar wel gevoelig voor overleving van volwassen vogels. Door deze populatie-eigenschap van albatrossen is het een ramp wanneer zoveel volwassen albatrossen omkomen bij bepaalde vormen van visserij.

Goed, op basis van zo verkregen kennis kan De Grote Tapuiten-
beschermmer een afgewogen keuze maken. Moet hij één populatie be-
schermen, de grote bronpopulatie die alle andere populaties voedt?
Of is er geen bronpopulatie en zijn alle populaties tapuitenuniversa
op zich? Dat is van belang, zeker wanneer het ter beschikking staan-
de budget beperkt is. Hoog tijd om de theorie tijdelijk achter ons te
laten en het veld erbij te halen!



12 Onbeperkte zon

De vraagstukken van vogelbescherming... kunnen alleen op bevredigende wijze worden opgelost, wanneer we een volledig inzicht hebben in het leven der vogels... Deze studie vereist veel toewijding en geduld, maar is een onuitputtelijke bron van het reinste genot, heilzaam voor lichaam en geest.

– Jacobus Thijssen, 1906¹

De Nederlandse tapuitenpopulatie is tot een archipel van populaties verkruid. Maar waarom komen ze nog voor waar ze voorkomen? Zijn dat relicthabitats die als het ware buiten de tijd staan? Wat is daar bijzonder of was het lokaal geluk? Stel je voor dat er inderdaad een extra habitatelement aanwezig is in de relicten en dat je dat te weten komt! Dat zou het beheerders- en beschermersleven veraangenamen of in ieder geval vereenvoudigen. Maar laat ik geen onnodige cliffhangers introduceren: het magische element heb ik niet gevonden, hoewel dat niet betekent dat het er niet is. Wel hebben ik, samen met Remco Versluijs in het Vogelduin, Frank Majoor in de Kop van Noord-Holland en Stef Waasdorp op het Aekingerzand, leuke en interessante zaken ontdekt bij de resterende tapuiten.

Onze speurtocht naar het wel en wee van tapuiten begon nadat Sovon en Vogelbescherming Nederland in 2005 de aandacht op de rankbenige hadden gevestigd met hun 'Jaar van de Tapuit'.² In 2006 is een eerste studie naar de broedbiologie gedaan.³ Toen ik op 23 april 2007 aangenomen werd door Hans Esselink⁴ bij Stichting Bargerveen was mijn pad al wat geëffend.

Nesten zoeken is geweldig leuk werk en bijzonder zinvol. En toch wordt het niet veel gedaan, behalve door weidevogelonderzoekers, nestkastonderzoekers en roofvogelaars. Maar in het wild broedende

zangvogels krijgen niet de aandacht die ze verdienen. Dat had aanvankelijk vast te maken met de aversie tegen nesten zoeken (een gevonden nest is een verloren nest), en tegenwoordig is er, misschien wel als resultaat van deze aversie, geen cent voor te los te peuten bij de wetenschappelijke geldverdelers. Dat is jammer, want zeker voor zangvogels heeft alles wat met de broedbiologie te maken heeft een enorme invloed op hun populatiegroei. Dan gaat het om het aantal nakomelingen, hun dieet en daarmee hun band met het ecosysteem waarvan ze onlosmakelijk deel uitmaken, hun overleving na uitvliegen in het broedgebied. Dat alles is verre van statisch in deze wereld die zo verandert, niet alleen omdat wij, hebberigen, het landschap vernielden en vernielen, maar ook vanwege veranderingen in temperatuur en veranderingen in neerslagpatronen. Daardoor is het voedsel van insecteneters anders dan het was en daardoor is er nu veel meer eten of juist veel minder. Al die factoren bepalen de toe- of afname van insectivore zangvogels. Wanneer je echt wilt weten waarom vogels in aantal afnemen, moet je ook naar hun broedbiologie kijken!

Vertel me maar, waarom neemt de spotvogel in aantal af? En de grauwe vliegenvanger en de wielewaal? En de stadse kuifleeuwerik? Zijn de jongen van die laatstgenoemde grondbroedende soort ongemerkt jaar in jaar uit opgegeten door een groeiend leger katten? Niemand die het weet, en nu broedt hij niet meer in dit land. Als teken van onbegrip (of misschien soms ook onverschilligheid) worden algemeenheden als 'Afrika', 'klimaatverandering' of 'afname van insecten' uit de kast getrokken. Natuurlijk kan dat zo zijn, maar is dat ook in dit specifieke geval zo? En wat zou er feitelijk misgaan in Afrika⁵ of, als het aan in aantal afgenomen insecten wordt geweten, wat eten je vogeltjes precies en hoe gaat het met die insecten? En wat is er nu precies in het landschap veranderd waardoor vogeltjes in aantal afnemen, waar hebben ze direct last van? En hoe lijden ze dan precies onder veranderingen van het klimaat, heel direct, zo in het duin? Ik wil af van algemeenheden als 'klimaatverandering' als verklaring voor populatieverandering, want dat is volstrekt onvoldoende als je wil begrijpen wat er echt gebeurt. Dus hup, naar buiten en nesten volgen in hun landschap, en ja natuurlijk, met vergunning, beleid en inzicht. Het leven wordt zoveel leuker en interessanter wanneer je meer begrijpt, maar dat is bekend.

Het vinden van tapuitennesten in de duinen is niet heel moeilijk. Je kiest een hoog duin uit vanwaar je het territorium goed kunt overzien en waar je, met een beetje handigheid, ook lekker in de zon zit, maar wel onder de top, zodat je niet afsteekt tegen de lucht. Ik zet de telescoop op of pak de verrekijker en kijk hoe ver de tapuiten die ik in de gaten wil houden zijn in hun broedcyclus. Waar zijn ze eigenlijk? Ah kijk, daar is het mannetje al, gekleurringd en wel. Blijkbaar een mannetje dat vorig jaar uit het ei is gekropen, want hij draagt de jaarkleur van vorig jaar. Even opzoeken... Ja precies, op zondag 25 mei 2008 als nestjong geringd in territorium Dorre Vallei. Tweedekalenderjaarmannetjes hebben eigenlijk altijd een vrouwtje van dezelfde jaargang en maar hoogstzelden een ouder vrouwtje. Zo ook dit mannetje – maar waar komt zij ineens vandaan en wie is ze? Een vogel die vorig jaar bij Groote Keeten is gekleurringd als nestjong en nu in het Vogelduin voor de eerste keer zelf jongen groot gaat brengen. Leuk! Ik denk dat ze aan het broeden is omdat het midden mei is en het mannetje eerst een minuut of tien alleen rondliep en ook zong in de top van die meidoorn. Dat laatste is een teken dat het vrouwtje op de eieren zit: wanneer het vrouwtje eenmaal broedt probeert het mannetje een ander vrouwtje te strikken. Nu lopen ze op enige afstand van elkaar, enkele tientallen meters, en ze lijken nauwelijks geïnteresseerd in elkaar. Ik denk dat het vrouwtje op deze manier zo onopvallend mogelijk foerageert, zodat ze weer snel naar het nest kan. Het mannetje valt op en kan eventuele predatoren aantrekken, zoals smellekens die nog naar het noorden trekken. Wanneer een vrouwtje eieren aan het leggen is, loopt het mannetje vlak naast haar. Zo hebben andere mannetjes minder kans met haar te paren of vice versa: zo probeert hij uitstapjes van haar kant te voorkomen. Nu moet ik een minuut of vijftien geduld hebben en dan vliegt ze terug naar haar voor mij nog onbekende broedhol. Mooie momenten en ook spannend, want je moet haar niet kwijtraken. Dat rare roepje boven me... Roodstuitzwaluw? Laten gaan, hou die tapuit in de gaten. Kijk daar gaat ze... Duintje over, gevloek en getier... Nee daar is ze toch weer en plof, aan de grond en weg is ze, opgenomen door het geurend duin. Soms lijkt dat zo wanneer het broedhol zo klein is en zo onopvallend dat je het niet ziet door je telescoop. Nu loop ik er rustig heen zonder het punt uit het oog te

verliezen. Ik zat ver weg en daarom is het van belang om vóór de wandeling landschappelijke aanknopingspunten in je brein op te slaan voor als je het punt waar ze verdwenen is toch uit het oog verliest. Soms struikel ik of loop ik vast in de duindoorns, soms slaat de duinwaan zin toe en raak ik het punt helemaal kwijt. Een meter of drie links van die kleine duindoorn, een meter of vijf schuin voor dat opvallend bemoste zandje... Moet lukken. Je leert mettertijd hoe afstanden veranderen wanneer je dicht- en dichterbij komt; wat van afstand toch echt maar een meter van het zandje leek is in werkelijkheid een meter of zes. Hier moet het zijn, en ja, dat is het hol. Dat is klein! Ongeveer zeven centimeter hoog en breed, geen zand ervoor, onopvallend in het gras. En daarbinnen zit de kleine *Oenanthe* op haar blauwe eieren onrustig naar mijn schaduw te kijken en naar mijn geschuifel te luisteren, vlak voor haar nestgang. Snel neem ik de gps-coördinaten en adieu, tot ziens. Nu ga ik weer op de uitkijk zitten tot ze eruit komt, zodat ik daarna de legselgrootte kan bepalen. Daar, dat is een mooi plekje, en nog in de zon ook.

Territorium na territorium worden de vogels afgelezen, de nesten opgezocht, de eieren geteld en de jongen geringd, vanaf eind maart wanneer de tapuiten net verschijnen in het winters duin tot in de melancholie van augustus wanneer alles voorbij is en tapuiten dauwbramen eten. In het duin schuiven de seizoenen in elkaar; de zomer bestaat nauwelijks en het voorjaar gaat over in de herfst, ergens in juni, 'na Sint Jan, de traditionele laatste dag voor het nachtegalenlied'.⁶ Zo vliegen de laatste regenwulpen nog naar het noorden, maar een week later vliegt 's ochtends heel vroeg een roepend witgatje hoog naar het zuiden boven de opkomende zon, net als soms een bosruiter. Dan ook verschijnen vinken in het open duin en gekraagde roodstaarten duiken op in de duindoorns wanneer hun jongen zelfstandig vliegen vangen in het aangrenzend bos. Ze bereiden zich voor op de herfst-trek wanneer de nachtegalen zwijgen.

Maar de gegevens zijn binnen, elk jaar opnieuw. We weten nu wie er is teruggekomen uit Afrika, hoeveel broedende vrouwtjes er waren, hoeveel jongen zijn uitgevlogen en nog heel wat andere tapuitenzaken. Nu weten we ook in hoeverre de tapuiten op eilandjes leven, in de jaren van ons duin- en heisluipen, want wat daarvoor is gebeurd hoeft niet zonder meer hetzelfde te zijn. De gegevens van

2007-2011 hebben we een aantal jaar geleden heel precies geanalyseerd; de getallen die ik hieronder noem hebben op die studie⁷ betrekking, tenzij anders vermeld. In die jaren hebben we 1315 tapuiten gekleurnd in Castricum (gemiddeld zeventien broedende vrouwtjes), in de Kop van Noord-Holland (achtenvijftig vrouwtjes) en op het Aekingerzand (zevenendertig vrouwtjes), waarvan 1086 jonge vogels, in hun broedhol of net daarbuiten, en 229 volwassen vogels. De gegevens vanaf 2011 wachten geduldig in allerlei computerbestanden op dat wat de toekomst gaat brengen.



13 Overleven op eilanden

In de duinen van Castricum komt ongeveer de helft van de volwassen vogels terug uit Afrika, de andere helft is verdwenen. Omdat volwassen tapuiten nooit wisselen van broedpopulatie ben ik er nagenoeg zeker van dat de verdwenen helft is omgekomen. Een deel van deze verdwenen volwassenen is gesneuveld in het broedgebied, want het gebeurt zo nu en dan dat een vrouwtje verdwenen is of een mannetje. Direct bewijs is schaars, maar af en toe vind ik een paar staartveren. Eén keer vond ik een dood mannetje, gekleurringd, boven op een nest van een ander mannetje, in een ander territorium dan het zijne. Ik heb geen idee waarom het mannetje daar op dat nest gestorven is. De vogel zag er goed uit, dus die ging mee en thuis de vriezer in voor latere nadere inspectie.

Ook liep ik eens rond in een ander territorium toen een mannetjestapuit mij met grote snelheid passeerde, op de hielen gezeten door een mannetjesperwer. Spektakel! Het mannetje landde voor een konijnenhol op een meter of twintig voor me en dook naar binnen. Ook de sperwer landde voor het hol en kroop, tot mijn grote verbazing, op zijn lange gele poten het hol in. Dat lukte niet zo goed, want hoewel een sperwer niet heel groot is, was deze toch te groot om in de konijnenpijp uit wandelen te gaan. Hij vloog weer weg en even later kroop de tapuit uit het hol en ging zijns weegs. Later las ik dat Peter Conder exact dezelfde waarneming heeft gedaan op het eilandje Skokholm, voor de zuidwestkust van Wales: 'One spring morning, a sparrowhawk surprised a wheatear which just had time to dive into a rabbit burrow before the hawk alighted and ran in too: the hawk emerged after about fifteen seconds and three minutes later the wheatear emerged.'¹

Maar niet altijd loopt een achtervolging goed af: zo gebeurde het dat het mannetje van territorium Konijnenberg er in 2009 plotseling

alleen voor stond; zijn vrouwtje was verdwenen toen haar kroost net uit de eieren was gekomen. Wat een vent was dat! In zijn eentje heeft hij veertien dagen de jongen gevoerd en gehoed en doen uitvliegen, hoewel ik vermoed dat niet alle jongen zijn uitgevlogen (maar dat kan ook andere oorzaken hebben). De verdwenen volwassen vogels worden gepredeerd door een langszwiepende boomvalk of een havik die dagelijks door het duin snelt, op jacht naar konijnen. Behalve door sterfte in de broedgebieden zal een deel omkomen op trek tussen hier en daar, en liggen hun veren begraven onder waaiend Sahara-zand.

Omdat mannetjes- en vrouwtjestapuiten zo makkelijk als zodanig te herkennen zijn, is het mogelijk om de overleving per geslacht te berekenen. Het blijkt dat de jaarlijkse overleving van vrouwtjes gemiddeld wat lager is dan die van mannetjes: gemiddeld komt 46 procent van de vrouwtjes en 54 procent van de mannetjes die het voorgaande jaar in leven waren terug. Maar wanneer we naar de individuele jaren kijken zien we dat het wel meevalt met die lagere overleving van vrouwtjes in Castricum en dat het gemiddelde vooral wordt gekleurd door de overleving van 2007 op 2008, toen 27 procent van de vrouwtjes overleefde en 55 procent van de mannetjes. In de daaropvolgende jaren waren de verschillen wisselend: soms minimaal, soms groot en soms was de overleving van de vrouwtjes hoger dan van mannetjes, zoals van 2010 op 2011, toen 70 procent van de vrouwtjes en 57 procent van de mannetjes terugkwam. Het is goed om de cijfers van een veel grotere populatie erbij te pakken, niet omdat de situatie in Castricum niet interessant is, maar omdat we in deze fase van het verhaal eerst naar meer algemene getallen moeten kijken. In Den Helder, waar zoals we hiervoor zagen ruim drie keer zoveel tapuiten broeden, is de gemiddelde overleving voor mannetjes ook 8 procent hoger, net als in Castricum. Intrigerend is dat de gemiddelde Helderse tapuit ook net wat beter overleeft dan de Castricumse tapuit; van beide geslachten komt een procent of 4 meer terug naar Den Helder dan naar Castricum. Maar ook hier denk ik dat er in wezen geen verschil is, of als er verschil is, dat dat niet per se uit deze getallen blijkt, omdat de populatie van Castricum zo klein is dat het toevallig sterven van één extra tapuit een sterker effect heeft op de totale overleving dan wanneer in Den Helder

een tapuit meer de geest geeft. Beide duinpopulaties, ofschoon gescheiden door ongeveer vijfendertig kilometer zonder tapuiten, gedragen zich min of meer hetzelfde wat overleving van beide geslachten betreft.

Op het Aekingerzand (wat moet het daar aangenaam zijn zonder aanhoudende zeewind) broedt de laatste grote populatie tapuiten van het Nederlandse binnenland. Alle andere heidevelden, kapvlakten en zandverstuivingen zijn inmiddels verlaten door tapuiten, op een handvol stugge volhouders na. Immens treurig. De Aekingerpopulatie groeide gestaag vanaf de jaren negentig; door het kappen van grote percelen bos om stuivend zand weer de ruimte te geven nam het aantal broedende tapuiten toe van enkele naar tegen de vijftig in 2008, een ongehoord anachronisme voor het binnenland. Dat kon natuurlijk niet lang goed gaan en dat deed het ook niet. In tegenstelling tot in de duinsituatie broeden tapuiten op het Aekingerzand vrijwel niet in konijnenholen maar in boomstronken. Na het kappen van al dat bos zijn de boomstronken achtergebleven en, niet onbelangrijk, is er een kudde schapen neergezet om de vegetatie kort te houden, waar allerhande gedierte van zou kunnen profiteren. Tapuiten houden van korte vegetatie, want daar kunnen ze rennen en prooien vangen. De wortels van de achtergelaten boomstronken begonnen in te rotten en de stronken vielen uit elkaar, tot groot genoegen van de rankbenige, want die broedt in de ingerotte wortels. Dat waren gouden jaren! Heel veel ingerotte boomstronken die voor ongelimiteerde broedmogelijkheden zorgden en heel veel schapen die voor een korte grasmat zorgden.

Maar deze zegen voor de tapuiten bleek ook hun vloek te zijn, met name voor broedende vrouwtjes. Vanaf 2008 werd nestpredatie door vossen steeds vaker vastgesteld, en nu wreekt de nestplaatskeuze zich. Wanneer in het duin een vos een tapuitennest besluit op te graven, overleeft het vrouwtje vrijwel altijd. Ze wandelt verder naar achteren in de donkere konijnengang en zo voorkomt ze dat ze samen met haar blauwe eieren of donzig kroost sneeft in gulzige klauwen. Wanneer de Aekinger-vos een nest gaat prederen komt het vrouwtje vaak ook aan haar einde omdat de ingerotte boomwortels erg ondiep zijn; ze kan niet verder naar achteren lopen. Zo verliest de populatie niet alleen een toekomstige generatie maar ook het

huidige reproductieve vermogen, want een vervolglegsel zit er niet meer in.

Het is volgens Stef Waasdorp nog maar de vraag of de vos specifiek op zoek is naar tapuitennesten of dat die nesten bijvangst zijn. Stef denkt dat het laatste het geval is: vossen zouden op zoek zijn naar keverlarven die zich tegoed doen aan het rottende hout, en op zoek naar deze larven gaan vossen stronk na stronk af door het gebied. Misschien is dit zo, misschien ook niet. Misschien ging het de vos aanvankelijk om de keverlarven, maar toen er toch wel heel vaak ook sappige jonge vogeltjes in het hout verscholen zaten, was dat een extra aanleiding de stronken af te lopen.

Als resultaat van de vossenactiviteit heeft de overleving van vrouwtjes flinke klappen gekregen in de jaren van predatie: van 2007 op 2008 overleefde maar liefst 66 procent van de vrouwtjes de winter. Toen vanaf 2008 de predatie sterk toenam lagen de kaarten anders: in 2009 keerde 37 procent van de vrouwtjes terug, in 2010 slechts 28 procent en in 2011 30 procent. Het ligt voor de hand dat de grote sterfte onder de vrouwtjes, zowel vergeleken met de duingebieden als met de Aekingerzand-mannetjes,² een direct gevolg is van grote sterfte in de broedgebieden en niet zozeer van een mysterieuze grote sterfte tijdens de trek, die de duintapuiten hebben weten te vermijden. Overigens is de predatie van vrouwtjes op het nest sindsdien sterk verminderd door nestbescherming: met kippengaas wordt de stronk of de ingang zo bekleed dat geen vos de stronk kan openklauwen.

Kortom, de jaarlijkse sterfte van volwassen tapuiten in de drie onderzochte populaties is gemiddeld ongeveer 50 procent, maar de jaarlijkse verschillen zijn groot. De overleving van vrouwtjes was erg laag op het Aekingerzand door vooral vossenvreterij. Wanneer we geen nestenonderzoek hadden gedaan maar alleen vogels hadden gekleurringd, hadden we dan geweten waarom de overleving van vrouwtjes zo laag was? Vergeleken met een aantal buitenlandse tapuitenpopulaties is de gemiddelde overleving van volwassen tapuiten niet opvallend hoog of opvallend laag, maar het Aekingerzand vormt een uitzondering.³

Laten we nu eens de sterfte van jonge tapuiten onder de loep nemen. Vormt die wellicht een knelpunt voor de Nederlandse tapui-

ten? Het leven van een net uitgevlogen tapuit, nog kort van vleugel en staart, is eenvoudig maar gevaarlijk. Eenvoudig, omdat pa of ma je van sappige larven blijft voorzien of chitineuze sprinkhanen, en gevaarlijk omdat je nog maar weinig van de wereld en haar gevaren begrijpt. Gelukkig begrijp je de alarmroepen van je ouders wel wanneer de torenvalk biddend boven je hangt. Als bevederde gehaktballen zitten jonge tapuiten naast elkaar op een zandje, in de buurt van een hol waar ze bij het minste of geringste gevaar snel in wegduiken. De ronde, staartloze jongen met dunne zwarte poten die razendsnel wegrennen deden Heinroth en Heinroth (1926) denken aan rollende aardappelen!⁴ Verscholen in het hol zijn ze niet alleen verborgen maar ook fysiek buiten het bereik van de vele klauwen. Dit is een fantastische strategie: een jonge koolmees die zich met tien broertjes en zusjes buiten de nestkast waagt, duikt niet terug in de nestkast wanneer ouders alarm slaan vanwege een snel naderende sperwer. Het enige wat een jonge koolmees, slecht ter been en fladderend in de vlucht, kan doen is wegduiken en zich zo goed en zo kwaad als dat gaat verstoppen. Maar fysiek kan hij niet uit de klauwen van de sperwer blijven, zoals jonge tapuiten dat wel kunnen. Het zou me niets verbazen als er daardoor relatief veel minder jonge tapuiten als prooi eindigen dan jonge mezen.

De kans dat een uitgevlogen tapuitenjong het eerste jaar overleeft en terugkeert uit Afrika om voor de eerste keer te broeden is gemiddeld ongeveer 30 procent,⁵ ongeveer de helft van de kans dat volwassen vogels terugkeren. In de duinen bij Castricum varieerde de overleving van alle jongen samen tussen de 22 en 44 procent, in Den Helder tussen de 18 en 43 procent en op het Aekingerzand tussen de 18 en 45 procent. Ongeveer zeventig van de honderd tapuiten die het nest verlaten hebben komen zelf nooit aan broeden toe. Waarom de jongenoverleving sterk varieert tussen jaren is onderwerp van speculatie. Er zal vast een verband zijn met de predatiedruk, de voedselbeschikbaarheid en de concurrentie tussen de jongen in het veld, maar hoe precies is de vraag.

Door het kleurringen en aflezen van volwassen en jonge tapuiten kunnen we niet alleen de overleving per individu bepalen, maar ook of individuen worden uitgewisseld tussen de verschillende populaties. En dat willen we graag weten wanneer we iets willen zeggen

over de levensvatbaarheid van een populatie. Als individuen tussen populaties worden uitgewisseld zijn de populaties minder kwetsbaar omdat lokale rampen opgevangen kunnen worden door hetzij te emigreren naar een andere populatie, hetzij doordat immigranten de territoria kunnen innemen van de omgekomen tapuiten. De overlevingspercentages die ik hierboven genoemd heb, hebben betrekking op de schijnbare overleving – de combinatie van werkelijk overleven en de waarnemingskans. Voor de schatting van de schijnbare overleving is de waarnemingskans van belang en de kans om een tapuit weer te zien, rennend met gekleurde ringen over een kort veld, is veel groter dan om een eventueel gekleurringde sprinkhaanzanger in zijn dichtbegroeide habitat weer te zien. Door zijn opvallende gedrag, zijn kleine populaties in Nederland en de aandacht die tapuiten krijgen van de vele vogelinventariseerders en fotografen, zal de kans om een tapuit weer te zien groot zijn.

Het blijkt dat de kans dat een volwassen vogel die terug is gekomen uit Afrika weer wordt gezien gemiddeld 97 procent is en de kans dat een jonge vogel die voor het eerst terugkeert wordt gezien 95 procent, en dat is echt een heel hoog percentage. Het aardige hiervan is dat je eigenlijk geen rekenmodellen nodig hebt om de overleving te berekenen, want de waarnemingskans is nagenoeg 100 procent. Daarnaast kunnen we de gemodelleerde overlevingskansen nu nóg meer vertrouwen dan anders het geval was geweest, en dat is fijn voor de wiskundig minder onderlegden onder ons, zoals ik. Sterker nog, we kunnen met grote nauwkeurigheid voorspellen hoeveel gekleurringde tapuiten we volgend jaar verwachten in de populatie, gebaseerd op gemiddelde overleving en het percentage gekleurringde vogels. Dat wijst erop dat er (vrijwel) geen immigranten van ver in onze populaties terechtkomen.

Maar hoe is de uitwisseling tussen de populaties binnen Nederland? Wordt er tussen de habitateilanden nog heen en weer gevlogen over grassige zeeën van misère en wordt daardoor de ernst van lokale populatieschommelingen gedempt? In 2007 tot 2013 zagen we vrijwel jaarlijks een broedende tapuit in de kleine populatie van *Castricum* die in het voorgaande jaar in de *Kop van Noord-Holland* was geringd als nestjong. Uiteindelijk hebben we in die jaren, en er zijn tot en met 2016 geen nieuwe waarnemingen bijgekomen, zes tapui-

ten die als nestjong in de Kop van Noord-Holland waren geringd vijftiendertig kilometer naar het zuiden als broedvogel teruggevonden bij Castricum. Deze zes tapuiten waren vijf mannetjes en een vrouwtje. Zes. Dat is niet zoveel. Het bleek eenrichtingsverkeer te zijn; Frank Majoor, die tapuiten ringt in de Kop van Noord-Holland en op Texel, heeft nog nooit een Castricumse tapuit in zijn populatie gezien als broedvogel, nog nooit. Een nestjong van Castricum heeft wel twee jaar op de noordpunt van Texel gebroed en zelfs is er een gefotografeerd op Ameland.

En Stef Waasdorp op het Aekingerzand? Die heeft ook nog nooit een tapuit met kleurringen gezien die niet door hem op het zand waren aangebracht. Geen enkele kustvogel is daarheen gedwaald. Ook hij kan, net als dat in de duinen mogelijk is, nauwkeurig voorspellen hoeveel gekleurringde vogels er terug zullen komen. Alles wat ongeringd is is verdacht, behalve dat ene oude mannetje en dat ene jong die zich nooit hebben laten vangen.

Dat is allemaal niet in het voordeel van de tapuit in Nederland. Het betekent dat elke populatie in feite op zichzelf is aangewezen voor haar voortbestaan. In de jaren van onderzoek waren de populaties inderdaad eilandjes waar maar zelden een immigrant aanspoelde. Gezien de huidige gang van zaken in Castricums duin arriveren er veel te weinig tapuiten van elders om ook maar iets voor de populatie te betekenen. En kleine populaties worden kwetsbaar voor uitsterven om de simpele reden dat ze klein zijn. Niet alleen lopen de resterende populaties gevaar, maar ook staat de sterk ontwikkelde filopatrie (trouw aan het eenmaal gekozen broedgebied) herkolonisatie van verlaten duingraslanden in de weg, zelfs wanneer de vegetatie daar gunstig lijkt en er veel konijnen voorkomen. De kansen dat een paar zich elders vestigt zijn gewoon heel klein en ik denk dat het erg lastig is voor tapuiten om, in de huidige setting, elders een populatie te beginnen.

Toch doen tapuiten wel pogingen daartoe. In drie verschillende jaren hebben we drie keer een mannetjestapuit vastgesteld die geringd was als nestjong bij Castricum en het volgende jaar zong in de Amsterdamse Waterleidingduinen, ongeveer vijftiendertig kilometer naar het zuiden. Maar dat mocht niet baten, een vrouwtje kwam er niet. In arren moede dook het eerste mannetje, WIMEGLOR, dat op

10 mei 2010 was gefotografeerd in de AWD, later in het seizoen weer op bij Castricum, zijn geboortegrond. Op 23 juni verscheen hij op video bij een nest tapuiten dat ik aan het filmen was om te bepalen wat ze aten – hij kwam daar even kijken. Het spreekt voor zich dat hij bij aankomst in het Vogelduin ook geen vrouwtje meer kon krijgen. Ook in 2013 zong er een tijdlang een geboren Castricumsmannetje langs het Tilanuspad in de AWD. Op 21 april werd hij gefotografeerd, op 25 april werd hij weer gezien en op 29 april werd zelfs gezien dat dit mannetje met stro aan het slepen was! Toch is het op niets uitgelopen, want ook dit mannetje dook in hetzelfde jaar weer op in het Vogelduin bij Castricum, en wel vanaf 10 juni. In 2014 was het weer raak: een jong mannetje uit Castricum werd tussen 30 april en 12 juni gemeld uit de AWD. Helaas is zijn ringcombinatie nooit met zekerheid afgelezen, maar de jaarringen wel: daardoor weten we dat hij in 2013 in Castricum geboren was, vermoedelijk in een laat nest.

Zelfs wanneer de AWD-tapuiten een vrouwtje hadden weten te strikken en zelfs wanneer ze een nest hadden gebouwd is nog maar zeer de vraag in hoeverre dat had geleid tot uitgevlogen jongen, laat staan een populatie. Als er toch jongen waren uitgevlogen, vijf in totaal, waren er daar een of twee van teruggekomen. Misschien zouden dat allebei mannetjes zijn geweest of allebei vrouwtjes. Zelfs wanneer het een mannetje en een vrouwtje zouden zijn is het nog maar de vraag of zij samen gepaard zouden hebben; genetisch is dat niet verstandig.

Vragen die nu rijzen zijn of deze plaatstrouweheid typisch voor tapuiten is of dat het een gevolg is van eerdere grootschalige afname. Daarnaast is de vraag of het insulaire voorkomen in kleine populaties heeft geleid tot een afname van de genetische variatie binnen de populaties, door zowel een afname van het aantal individuen als door te verwachten broer-zus relaties. Een blik op de tapuitengenen levert antwoord op deze vragen.



14 Ga weg, kom terug

... certain groups in society might be content with a 50% probability of persistence for 100 years, while other groups would settle for nothing less than a 99% probability of persistence for 1000 years.

– Michael Soulé, 1987¹

Vroeger, die ongedefinieerde, subjectieve tijd toen er van alle soorten, met name die waar jij min of meer toevallig belang in stelt, nog oneindig grote populaties waren in Nederland, tóén was de duinstrook bezaaid met tapuiten en zo ook de heidevelden in het binnenland. Het maakte eigenlijk niet heel veel uit voor een terugkerende tapuit waar hij zich zou vestigen, de eerste dagen van april.² Vanaf de jaren tachtig begon de populatie af te nemen. Waardoor is niet duidelijk, maar laten we ervan uitgaan dat de habitat op veel plekken ongeschikt werd door vergrassing, waardoor de broedpopulatie in toenemende mate versnipperde. Is het dan handig om plaatstrouw te zijn of juist niet? Of zou de mate van filopatrie flexibel moeten zijn, al naar gelang de situatie?

Stel dat tapuiten al heel lang trouw terugkeren naar hun geboorte- en broedplaatsen, ook tijdens de versnippering van hun eens aaneengesloten populatie. Ten tijde van optredende sterke vergrassing breekt jouw sterke vaderlandsliefde je op, want zoeken naar voedsel in een vergraste situatie is niet waarvoor jij, met je lange poten, in de wieg bent gelegd. Ten tijde van het uiteenvallen van de aanvankelijk aaneengesloten populatie zijn er nog een aantal goede broedlocaties en de kans is zeker aanwezig dat je die zult vinden wanneer je gaat rondzwerven. In deze periode is een zwakke mate van filopatrie noodzakelijk, wil je bij aankomst op een vergraste broedplek nog een kans maken op een succesvol broedseizoen. De

eigenschap ‘verspreidingsdrang’ staat onder voortdurende druk van natuurlijke selectie; in deze periode van afname zullen met name die individuen nageslacht produceren die meer geneigd zijn rond te zwerven en te zoeken naar een geschikte locatie, vergeleken met individuen waarvan de zwerfneiging veel minder sterk is ontwikkeld. Het loont nu niet om zeer plaatstrouw te zijn want de habitat is actief aan verslechtering onderhevig. Uiteindelijk is de habitat over grote oppervlakten verslechterd. Individueen waarbij de zwerfdrang sterk ontwikkeld is hebben in deze stabiele fase van de habitat en de populatieontwikkeling een probleem: de kans dat jij al zwervend op een geschikte plek aankomt waar ook nog eens andere tapuiten voorkomen is buitengewoon klein. De kans is levensgroot dat je blijft rondzwerven en je niet zult voortplanten. Denk in dit verband aan de drie mannetjes die het geprobeerd hebben in de Amsterdamse Waterleidingduinen uit het vorige hoofdstuk. Dat werd niets. In deze fase zullen die individuen in het algemeen kroost voortbrengen waarbij de zwerfdrang nauwelijks is ontwikkeld. Zij keren terug naar hun geboorte- en broedgrond en het is goed dat te doen, omdat de geboortegrond goed is.

Maar als de nog resterende populaties toch weer sterk gaan groeien door enkele gunstige jaren wat jongenaanwas betreft, samen met het ontstaan van mooie tapuitenterreinen door beheermaatregelen, met konijnen, zullen bestaande populaties uit hun voegen barsten en loont het voor jonge vogels een nieuwe plek te zoeken, zonder agressieve burens of zonder genoeg te moeten nemen met een derderangs plek. Dus als plaatstrouwheid bij tapuiten flexibel is en samenhangt met landschappelijke en demografische ontwikkelingen, onder voortdurende druk van natuurlijke selectie, lijkt het erop dat we in de voorlaatste fase zitten, die van vrijwel stilstaande habitatverslechtering waarin het loont om plaatstrouw te zijn.

Aan de hand van verschillende stukjes DNA kunnen we bepalen of plaatstrouwheid altijd aanwezig is geweest in tapuiten, of dat het een recente ontwikkeling is.

Gisteren heb ik het nest Bernardlaan Noord geringd, een makkelijk nest op elleboogdiepte en niet te smal. Zo zouden ze vaker moeten zijn. Maar toch moet ik vandaag weer even terug. Gisteren waren de veertjes van de jonge vogels nog te weinig ontwikkeld om er

enkele te kunnen verzamelen. Naast het ringen gaat het mij ook om de veertjes, vooral om de paar druppels bloed in de schacht van de groeiende veertjes en dan vooral om het DNA dat daarin zit. Dus hup, arm weer in het nest om de vijf jongen van nu negen dagen weer even het daglicht te laten zien. Verderop houden het mannetje en het vrouwtje mij in de gaten, terwijl ze alarmeren met hun 'sie'-roepje. Het ene niet uitgekomen ei gaat vandaag ook mee, want dat komt nu echt niet meer uit en de inhoud van een niet uitgekomen ei is altijd interessant! Waarom is het ei niet uitgekomen? De buisjes met alcohol staan klaar, met de ringcode erop, geprint met een laserprinter, want dan lopen de geprinte cijfers niet uit wanneer ze in aanraking komen met alcohol, zoals wel het geval is bij cijfers die met een inkjetprinter zijn afgedrukt. Nu even concentreren... Twee veertjes van jong v.333420 gaan in dit buisje, jong v.333421 staat enkele veertjes af voor dat buisje, enzovoort. Nu ik de jongen toch gestoord heb, meet en weeg ik hen ook nog een keer en zet ik hen ten slotte weer voorzichtig in hun nest. Al met al een minuut of tien werk. Omdat we DNA hebben verzameld in de populaties van Castricum, de Kop van Noord-Holland, het Aekingerzand en in een tapuitenpopulatie die broedt in wijngaarden in Rheinland-Pfalz, aan de oevers van de traagstromende Moezel, konden we heel mooi bepalen in hoeverre de genetische samenstelling tussen deze populaties overeenkwam of in hoeverre die verschilde.

Zonder in details te treden over de precieze achtergrond van de analyse, is het van belang te weten dat we stukjes DNA hebben geanalyseerd die erg langzaam veranderen (zogenaamd mitochondriaal DNA) en stukjes DNA die veel sneller veranderen (zogenaamde microsatellieten).³ Het laboratorium van Bart Kempenaers, professor op het befaamde Max-Planck-Institut für Ornithologie te Seewiesen, houdt zich bezig met de verwerking en de analyse van grote hoeveelheden monsters – het was bijzonder fijn dat onze tapuitenmonsters tussen de bedrijven door ook konden worden geanalyseerd, want er kwam een aantal interessante zaken tevoorschijn.

Allereerst bleken er geen genetische verschillen te zijn tussen de vier populaties wat betreft het langzaam veranderende mitochondriaal DNA. Dit betekent dat de populaties in het verleden nog vrijelijk mengden. Maar wat betreft microsatellieten bleken de vier popula-

ties enorm te verschillen – zelfs de populatie in de Kop van Noord-Holland bleek te verschillen van die bij Castricum, slechts vijfendertig kilometer naar het zuiden! Blijkbaar mengen de populaties zich recent niet meer vrijelijk.

Om meer zekerheid te krijgen over het al dan niet optreden van genetische verschillen tussen de verschillende populaties hebben we vervolgens een computerprogramma de tapuiten in genetische groepen in laten delen. Heel veel zangvogelsoorten waar vergelijkbare studies naar zijn verricht, zijn over grote delen van hun Europese verspreidingsgebied in te delen in één groep, zoals boerenzwaluwen⁴ en kleine karekieten.⁵ Niet alleen deze algemeen voorkomende soorten maar ook enkele sterk in aantal afgenomen soorten worden, hoewel ze in kleine deelpopulaties voorkomen, analoog aan de Nederlandse tapuitenpopulatie, in één genetische groep ingedeeld.⁶ Blijkbaar is de uitwisseling van individuen tussen veel populaties dermate groot dat er weinig genetische verschillen ontstaan. Maar bij onze tapuiten was dat niet het geval. Het computerprogramma meldde dat vier genetische groepen het waarschijnlijkst zijn, en de indeling in vier groepen viel heel mooi samen met de bestaande populaties. Leuk was te zien dat de populaties uit de Kop van Noord-Holland, het Aekingerzand en Rheinland-Pfalz erg op zichzelf staan, maar dat van de populatie van Castricum toch een aantal individuen ook bij de populatie van Den Helder kon worden ingedeeld. Dat verbaast me niets, omdat we regelmatig broedvogels uit de Kop van Noord-Holland aantreffen in de populatie van Castricum. En nog nooit zagen we broedvogels uit Castricum opduiken in de Kop van Noord-Holland. Dat kan goed kloppen, want ook uit deze analyse komt dat naar voren. Er was geen invloed van vogels uit Castricum te zien in de Kop van Noord-Holland.

Ten slotte hebben we berekend hoeveel individuen er worden uitgewisseld tussen de populaties. We zien heel weinig uitwisseling van gekleurringde vogels, hooguit één vogel per jaar gaat van de Kop van Noord-Holland naar Castricum en niet eens elk jaar. En op het Aekingerzand zijn nooit duinvogels gezien. Maar dat geldt natuurlijk alleen in de paar jaar dat we intensief naar tapuiten kijken. Het is de vraag of het recent versplinteren van de populatie tot de fragmenten die we nu nog over hebben niet heeft geleid tot sterk toegenomen

men filopatrie, wat ik een aantal bladzijden hierboven als suggestie deed. Nu, daar lijkt het sterk op. Uit onze laatste analyse bleek dat er elk jaar een tot acht vogels moeten zijn uitgewisseld tussen de Nederlandse populaties. Toch is daar de afgelopen paar jaar geen sprake van, want we zien geen gekleurringde vogels in andere populaties. De meest logische verklaring voor deze anomalie is dat er tot recent inderdaad uitwisseling heeft plaatsgevonden tussen de verschillende populaties (net als bij de boerenwaluw en de kleine karekiet) toen de tapuitenpopulatie veel groter was, maar dat de afname in de jaren tachtig heeft geleid tot een sterk afgenomen uitwisseling van individuen. En omdat de populaties erg klein zijn kunnen ze snel genetische verschillen zijn gaan vertonen, mede door genetische drift. Dat laatste is een toevalsproces en speelt vooral in kleine populaties met weinig individuen. Kleine groepen individuen zullen altijd maar een beperkte hoeveelheid van de genetische variatie vertonen vergeleken met veel grotere populaties. Daardoor zullen de kleine populaties ook onderling gaan verschillen en dat proces wordt versterkt door de waarschijnlijk toegenomen filopatrie, waardoor immigratie van individuen met andere genencombinaties afneemt of zelfs verdwijnt.

Al met al denken we dat de plaatstrouwheid zoals we die nu zien bij Nederlandse tapuiten een recent fenomeen is en dat ze in combinatie met genetische drift heeft geleid tot de genetisch zo verschillende populaties, sinds de populatie versnipperd raakte vanaf de jaren tachtig. Daarnaast volgt uit deze redenering, en uit onze gegevens, dat tapuiten 'vroeger' niet zo honkvast waren, dat de vele populaties met elkaar in verbinding stonden, en dat filopatrie zoals we die nu zien dus niet een inherente eigenschap van de tapuit is. En, met de positieve bril op, naar de toekomst kijkend: wanneer populaties die er nu nog zijn weer gaan groeien, en er is een naburige geschikte habitat, zou de plaatstrouwheid kunnen afnemen omdat er betere kansen zijn over de grens heen. In dat geval zouden tapuiten weer geschikte gebieden kunnen herkoloniseren.

We weten nu dat de resterende tapuitenpopulaties in Nederland geïsoleerd van elkaar voortbestaan. Dit impliceert dat het niet volstaat om alleen een grote populatie te beschermen, want op dit moment vindt er geen uitvloeiing plaats naar andere, kleine populaties.

De grote populatie is door plaatstrouwheid geen bronpopulatie. De kans dat de resterende kleine populaties door het lot ten onder gaan is groot. Daarom is het beschermen van elke populatie van belang om de soort voor Nederland te behouden, als dat de wens is. En nee, van immigratie uit naburige landen hoeven we niets te verwachten, want ook daar neemt de tapuitenpopulatie af. We moeten beschermen wat we nog hebben en daarvoor is het van belang te weten hoe die resterende populaties tapuiten in elkaar steken, hoe ze het bolwerken of waarom ze het juist niet bolwerken.



15 Gedeelde mannen

Gekleurringde tapuiten bevolken weer het glooiend duin en hebben hun nesten gebouwd in konijnenholen. In het jaar 2011 zijn er buitengewoon veel tapuiten in de duinen bij Castricum aanwezig, waaronder vierentwintig vrouwtjes. Verscholen in hun holen bebroeden de vrouwtjes hun blauwe eieren terwijl hun mannetjes buiten de wacht houden. Dat is een mooi romantisch beeld, maar verre van waar. Zodra hun vrouwtjes weer op de eieren zitten, de ontvederde broedplek tegen de eieren gedrukt, zingen de mannetjes in de vlucht en vanuit duindoorns en andere bosjes. Mooi zijn ze dan, wanneer de zon al wat lager staat en ik beetje bij beetje dichterbij kan komen. Niet om iets speciaals te doen, maar gewoon om een uurtje te kijken naar die oude mannetjestapuit, omdat hij zo mooi is. De perzikkleurige, bijna fluweelachtige zachte keel, het inktzwarte masker en de inktzwarte vleugels, de blauwgrijze rug en de witgrijze buik. Soms heb ik mijn paraboolmicrofoon bij me en probeer ik de zang op te nemen. Vanuit de duindoorn zingt de mooie man, hard, maar dan vliegt hij weg en landt op dat zandje, een meter of vijftig van het nest. Door de telescoop zie ik zijn snavel bewegen, maar toch hoor ik niets, hoewel de wind uit het zuid-oosten komt en ik precies goed zit aan de noordwestkant van het dier. Ik scharrel dichterbij en nog hoor ik niets. Dan zet ik de kop-telefoon op en richt ik de paraboolmicrofoon: dat helpt! Bijzonder zacht is het mannetje aan het zingen, en hij spreidt zijn staart die oplicht in het zandgekleurd namiddaglicht. Nu moet ik opletten, want hij spreidt zijn staart niet zomaar, en kijk, hij drukt zijn kop naar beneden en loopt nu in horizontale houding naar voren. Daar zit nog een vrouwtje. Wie is dat? Een nieuw vrouwtje! Ze vliegt wat verder, maar het mannetje gaat erachteraan en dat gaat zo een tijdje door, totdat zijn broedende vrouwtje het nesthol weer verlaat

om eten te zoeken. Zij jaagt het andere wijf weg. Voor nu.

De volgende dag ben ik weer in het duin, op zoek naar het nieuwe vrouwtje van gisteren. Want dat ze gaat broeden is de vraag niet, waar ze gaat broeden wil ik weten. Nee, dat is het broedende vrouwtje, en ja! daar is ze, en ze sleept met takjes en wat droog gras. Het mooie mannetje is in de buurt maar doet niet zoveel, behalve twee naburige mannetjes weggagen die aan de poorten rammelen. Een week later bezoek ik haar nest voor het eerst, wanneer ze vlak naast haar mannetje loopt, een eindje van het nest. Dan moet ze aan de leg zijn en dat is een prima moment om het nest te controleren. Tapuitten leggen één ei per dag en wanneer je een nest controleert als het legsel nog niet compleet is, kun je goed inschatten wanneer de jongen gaan uitkomen en je moet ringen. Uiteindelijk hoef je dan minder vaak een nest te bezoeken om te controleren of de jongen al zijn uitgekomen – dat is fijn voor de eigenaars. Drie eieren, schouderdiep.

Weer twee dagen later heeft het eerste vrouwtje jongen en het mannetje en het vrouwtje voeren. Vrouwtje twee broedt blijkbaar, want ze blijft lang ondergronds. Hier is de situatie duidelijk en ik vervolg mijn ronde door het Vogelduin, waar het goed is. Welk mannetje hoort bij welk broedend vrouwtje? Vijftien dagen later zijn de jongen van vrouwtje een uitgevlogen en veroorzaakt mijn verschijnen hard alarm door het mannetje en het vrouwtje. Vrouwtje twee heeft jongen en soms voert het mooie mannetje ze ook.

Het moge duidelijk zijn: dit mannetje is polygaam, want hij is tegelijkertijd gepaard met twee vrouwtjes die beide gekleurringd zijn. Als de tapuitten niet gekleurringd zouden zijn had ik dit nooit met zekerheid kunnen vaststellen en dat zou jammer zijn geweest. Polygamie komt elk jaar voor in deze kleine duinpopulatie en niet slechts als uitzondering: tussen 2008 en 2013 was jaarlijks gemiddeld 30 procent van de mannetjes polygaam. Dat is erg veel vergeleken bij de schaarse literatuurgegevens, waar slechts zo nu en dan een geval van polygamie wordt genoemd, als curiositeit binnen een gekleurringde populatie.¹ Dat geldt ook voor de populaties in de Kop van Noord-Holland en op het Aekingerzand: slechts nu en dan worden hier polygame mannetjes vastgesteld aan de hand van hun kleurringen. Maar in het Vogelduin is polygamie in feite een gebruikelijk paarsys-

teem dat naast monogamie voorkomt. Intrigerend! Waarom zouden vrouwtjes kiezen voor een al gepaard mannetje waarvan ze dientengevolge minder hulp met het grootbrengen van hun jongen kunnen verwachten? Om een antwoord te vinden op deze vraag werd in de jaren zestig een wiskundig model bedacht (niet speciaal voor de tapuit, maar voor dieren in het algemeen) waarin de kwaliteit van het territorium een belangrijke rol speelt.² Het kan dan gaan om bijvoorbeeld voedselbeschikbaarheid of predatiedruk of nestgelegenheid. De gedachte was dat een vrouwtje alleen dan voor een al gepaard mannetje zou kiezen wanneer het territorium waar ze als tweede vrouwtje (de officiële term is ‘secundair’, een woord met een negatieve connotatie) zou gaan broeden dermate goed van kwaliteit was dat het voor haar beter was daar te broeden, dan als enig vrouwtje van een beschikbaar monogaam mannetje in een territorium van beduidend slechtere kwaliteit. We zullen zo zien of dat ook geldt voor de Vogelduin-tapuiten.

Voor een mannetje heeft polygamie een duidelijk voordeel: hij kan meer jongen per jaar krijgen bij zijn twee vrouwtjes dan een monogaam mannetje bij zijn ene vrouwtje. Je kunt het ook anders benaderen en stellen dat de kans twee keer zo groot is dat hij überhaupt jongen doet uitvliegen. Hoe meer nesten je grootbrengt, hoe groter de kans dat er ten minste een niet wordt opgepeuzeld door een roofdier. Dat is een groot voordeel. Voor een vrouwtje zijn de voordelen minder duidelijk. Eigenlijk moet ik niet zozeer praten over de voordelen voor een vrouwtje als wel over een vermindering van de energetische schade die het grotendeels alleen opvoeden van de kale kinders haar toebrengt.³ De schade is te beperken voor een tweede vrouwtje wanneer haar broedsel niet samenvalt met dat van het eerste vrouwtje. Als ze later legt heeft ze kans dat het gedeelde mannetje ook haar jongen komt voeren; hij hoeft immers geen twee broedsels tegelijkertijd te voeden. Dat is ook het geval wanneer het broedsel van het eerste vrouwtje gepredeerd wordt of anderszins de geest geeft. Bij sommige soorten, zoals grote karekieten, gaan tweede vrouwtjes zelfs tot kindermoord over om hulp van het mannetje af te dwingen, omdat jongen anders regelmatig verhongeren. Geen halve maatregelen. Tweede vrouwtjes zijn niet per se de watjes van de samenleving: bij bruine boszangers, nauw verwant aan onze tjif-

tjaf en fitis en een zeldzame trekvogel in Nederland, zijn deze vrouwtjes gemiddeld ouder dan monogame vrouwtjes. Ze zijn ervaren en daardoor kunnen ze zelf prima hun nest met jongen grootbrengen, is de gedachte.⁴ Maar of ze niet toch extra energetische kosten hebben is niet helemaal helder.

Terug naar de tapuiten in het Vogelduin en hun cijfers. De zesenveertig monogame mannetjes waarvan ik tussen 2008 en 2012 gegevens heb verzameld hebben gemiddeld 2,9 uitgevlogen jongen bewerkstelligd in 1,7 nest per jaar. Gemiddeld vlogen er per nest 2,0 jongen uit. Voor de achttien polygame mannetjes is de situatie inderdaad rooskleuriger: gemiddeld hadden zij 6,2 jongen per jaar, als resultaat van 3,2 nesten. En omdat het aantal jongen per nest ook 2,0 was, hebben polygame mannetjes deze meer dan verdubbeling van het aantal uitgevlogen jongen te danken aan de extra legsels door het secundaire vrouwtje. Hoe meer nesten, hoe meer jongen. Daarnaast lopen polygame mannetjes een kleinere kans een jaar kinderloos af te sluiten; die kans is maar 11 procent (twee van de achttien mannetjes) tegen 39 procent voor monogame mannetjes (achttien van de zesenveertig). Dus wil je überhaupt je nageslacht in het veld zien rondlopen, dan kun je maar beter op zoek naar een tweede vrouwtje, als mannetjestapuit. Voor mannetjes lijkt het allemaal helder te zijn: een extra vrouwtje is een groter aandeel van jouw genen in de toekomstige genenpool. Het is natuurlijk wel de vraag of dit het hele verhaal is. Misschien sterven de jongen van secundaire vrouwtjes wel eerder dan die van monogame mannetjes, of gaan secundaire vrouwtjes veel vaker vreemd dan vrouwtjes van monogame mannetjes, waardoor jij als polygaam mannetje in feite andermans jongen je liefde, aandacht en genegenheid geeft.

Het is leuk te vermelden dat mannetjes die dit jaar polygaam zijn, volgend jaar monogaam kunnen zijn en vice versa. Hun gedrag is blijkbaar flexibel. En ik heb geen idee waarom dat zo is; misschien is het allemaal een kwestie van aanbod en populatiedichtheid. Van de zesendertig unieke gekleurde mannetjes die ik tussen 2008 en 2012 gevolgd heb, hebben er twintig maar één keer gebroed (56 procent), het volgend jaar zijn ze niet meer teruggekomen in het Vogelduin. Zestien mannetjes hebben in meer dan één jaar gebroed, waarvan zeven (44 procent) nooit polygaam waren en één mannetje

altijd polygaam was. Acht van de zestien waren in één jaar wel polygaam maar in een ander jaar niet (50 procent) en zes van die acht waren niet polygaam in hun eerste broedseizoen. Dat zou erop kunnen duiden dat polygamie met leeftijd te maken heeft en dat het vooral oudere, ervaren mannetjes lukt een tweede vrouwtje te strikken. Gevoelsmatig klinkt dat ook goed, ook voor de vrouwtjes, want wanneer een vrouwtje dit jaar haar broedseizoen als secundair vrouwtje moet slijten, dan is de keuze tussen een ervaren mannetje of een broekie een eenvoudige.

Ook vrouwtjes zijn flexibel wat hun paarstatus betreft: dertien vrouwtjes (62 procent) waren het ene jaar wel onderdeel van een polygame verhouding en het andere jaar niet, vijf nooit (24 procent) en drie deelden hun mannetje altijd met een ander vrouwtje.

Vanwaar die afwisseling? Net als bij mannetjes was er een leeftijdseffect. Van de veertien vrouwtjes die één jaar oud waren⁵ en die betrokken waren in een polygame verhouding, waren er drie het primaire vrouwtje en maar liefst elf het secundaire vrouwtje. Wat een verschil. Maar bij achttien oudere vrouwtjes die ook in een polygame verhouding hun jongen grootbrachten was dit verschil tussen primair en secundair minder sterk: elf waren het primaire vrouwtje en zeven het secundaire vrouwtje. Het heeft er dus alle schijn van dat er een leeftijdseffect is op de positie van de vrouwtjes in een polygame verhouding: jonge vrouwtjes zijn minder vaak het primaire vrouwtje dan oudere, ervaren vrouwtjes.⁶

Voor monogame vrouwtjes en vrouwtjes die hun mannetje delen met een ander vrouwtje is de nakomelingensituatie anders dan voor de mannetjes. Er is namelijk geen duidelijk verschil in het aantal jongen en het aantal nesten per jaar tussen vrouwtjes van de drie categorieën (namelijk monogaam vrouwtje en in een polygame verhouding: eerste en tweede vrouwtje). Het aantal uitgevlogen jongen per vrouwtje per jaar was 3,0-3,1 en het aantal nesten dat ze alle drie bouwden was 1,6-1,7 per jaar. Opvallend is dat tweede vrouwtjes noch minder jongen grootbrengen, noch minder legsels produceren, hoewel ze toch het kroost deels alleen opvoeden. Dit kan erop wijzen dat tweede vrouwtjes inderdaad geen watjes zijn, zoals bij de eerder aangehaalde bruine boszangers, of dat het Vogelduin zo'n ontzettend goed tapuitengebied is dat jongen eenvoudig door één ouder kunnen

worden opgevoed. Een andere mogelijkheid is dat vrouwtjes de jongen wel doen uitvliegen maar dat opvoeden hun zoveel energie kost dat deze tweede vrouwtjes een veel lagere jaarlijkse overleving hebben dan vrouwtjes uit monogame en eerste vrouwtjes uit polygame relaties. Of zijn de jongen van tweede vrouwtjes van minder goede kwaliteit waardoor hun overleving lager is dan die van eerste vrouwtjes of monogame vrouwtjes? Dat zijn vragen voor de toekomst, omdat mijn steekproefgrootte nu nog te klein is om tot betrouwbare conclusies te komen – we gaan door met kijken en wie weet wat de toekomst nog gaat brengen.

Een interessante vraag is waarom jonge vrouwtjes vaker dan oude vrouwtjes het tweede vrouwtje zijn. Mogelijk heeft dit te maken met het aankomstmoment in het broedterrein. Bij veel zangvogels verschijnen jonge vrouwtjes wat later in het broedgebied dan oudere vrouwtjes. Een reden hiervoor kan zijn dat zij de strijd om territoria, voedsel en partners veelal verliezen van oudere vogels. Ze kunnen zich die energieverkwisting beter besparen en hun energie gebruiken om bijvoorbeeld jongen groot te brengen. We hebben onlangs voor tapuiten aangetoond dat jonge mannetjes later op de opvetplekken verschijnen gedurende de trek dan oude mannetjes,⁷ en ik vermoed dat datzelfde ook geldt voor vrouwtjes. Daardoor zullen ze ook wat later op de broedplekken aankomen. Debora Arlt, tapuitenonderzoekster aan de Zweedse Universiteit voor Landbouwwetenschappen te Uppsala, bij wie mijn tapuitenkennis schraal afsteekt, vertelde me dat jonge vrouwtjes gemiddeld vijf dagen later in het broedgebied aankomen dan oude vrouwtjes en jonge mannetjes acht dagen later dan oude mannetjes. Maar als jonge vrouwtjes ook later aankomen dan oude vrouwtjes in Castricum, is het natuurlijk helemaal niet raar dat zij vaker de tweede viool spelen. De oudere vrouwtjes hebben hun keuze al gemaakt en de mannetjes ook. Voor jonge vrouwtjes rest dan vaak de keuze tussen een eventuele nog ongepaard jong mannetje of het bestaan als secundair vrouwtje – dat lijkt een makkelijke keuze, maar dan moeten er wel ongepaarde mannetjes in de populatie zijn.

Bij veel zangvogels zwerven ongepaarde mannetjes rond door de broedpopulatie en grijpen hun kans wanneer een gepaard mannetje omkomt. Onderzoek naar het bestaan en de omvang van deze scha-

re ongepaarde mannetjes heeft geleid tot treurige schietpartijen, of beter gezegd: *removal experiments*.⁸ Door zo veel mogelijk territoriale vogels af te knallen (*remove*) hoopten de onderzoekers aan te kunnen tonen dat niet-broedende vogels de ontruimde territoria zouden innemen. Dat deden ze. Maar ze hadden het maar wat lastig, die jagers in dat woud: 'The chief difficulties were that the breeding territories were completely disrupted during the period when the original occupants were being removed and at the same time new adult males were constantly invading the area.' Dus ze konden niet anders doen dan maar blijven knallen, 947 vogels, van alle kanten kwamen de niet-broeders reeds herwaarts! En daardoor was een van de conclusies dan ook een treurig 'by using this method the total population on the area was greatly reduced, although the actual degree of reduction could not be readily appraised'. Maar ze gebruikten wel heel fijne hagel, zodat de vogels 'would not be too mutilated for specimens'. Hugh Gallacher wees mij op het bestaan van deze experimenten in zijn leuke en zinvolle boekjes over het doen van vogelonderzoek uit 1984.⁹

Ik heb sterk het idee dat de tapuitenpopulatie in het Vogelduin uitzonderlijk is wat betreft de presentie van ongepaarde mannetjes: in 2007-2015 heb ik nooit een ongepaard mannetje gezien dat het hele seizoen in het Vogelduin rondzwierf. Pas in 2016 zong het hele voorjaar en een groot deel van de zomer een ongepaarde man tevergeefs in het prachtige territorium Nestkast 1. Hartverscheurend, en door zijn luide aanhoudende zang niet te missen. De eerste keer in tien jaar dat een tapuit ongepaard bleef in het Vogelduin.¹⁰

Een paar keer hebben we een mannetje slechts één keer waargenomen en daarna nooit meer: hij is of vertrokken naar elders of hij is gepredeerd. Op het Aekingerzand waren wel vaker ongepaarde mannetjes die wekenlang zongen, maar daar werden de vrouwtjes opgegeten door vossen waardoor er in het volgend jaar veel minder vrouwtjes aanwezig waren. Hetzelfde geldt waarschijnlijk voor de populatie in de Kop van Noord-Holland, in recente jaren. Ook in de grote populaties in Rheinland-Pfalz komen veel ongepaarde mannetjes voor,¹¹ zoals gebruikelijk in grotere zangvogelpopulaties. Maar in het Vogelduin waren bijna elk jaar meer vrouwtjes dan mannetjes aanwezig! Ik ben ervan overtuigd dat ongepaarde mannetjes in het

Vogelduin echt heel zeldzaam zijn en dat heeft vast gevolgen voor de levensvatbaarheid van deze toch al kleine en daarom kwetsbare populatie.

Dit heeft een belangrijke implicatie: als ik het bij het rechte eind heb, kan geregeld de situatie ontstaan dat er geen vrij mannetje meer over is voor een later arriverend vrouwtje. Daardoor wordt het vrouwtje feitelijk gedwongen een relatie te beginnen met een al gepaard mannetje, wil ze kans maken op jongen dit jaar. Ze kan nog een paar dagen wachten op een eventueel te arriveren mannetje, maar hoe later je een legsel begint, hoe kleiner de kans dat je een tweede legsel kunt produceren en hoe lager de overlevingskans van je jongen wordt. Dus mogelijk is het frequente voorkomen van polygamie onder tapuiten in het Vogelduin een gevolg van een potentieel mannetjestekort en niet direct van een keuze tussen een secundair maar goed territorium of een monogaam maar slecht territorium.

Maar waarom verkassen mannetjes dan eigenlijk naar de AWD terwijl ze in het Vogelduin wél een vrij vrouwtje kunnen strikken? Dan is er een overmaat aan vrouwtjes precies omdat die enkele mannetjes verkassen naar elders! De populatie is dermate klein dat zelfs een tekort aan maar een paar mannetjes polygamie in de hand werkt. In veel grotere populaties kunnen deze paar mannetjes makkelijker gemist worden. En, gegeven de waarneming dat mannetjes af en toe naar elders verkassen en vrouwtjes minder daartoe geneigd zijn, zou het de verspreiding van je genen niet ten goede komen wanneer moeders meer zonen zouden produceren dan dochters omdat er in het Vogelduin meer vrouwtjes zijn, los van de precieze oorzaken? Zouden vrouwtjes niet ook af en toe uitzwerven? We hebben dat maar één keer gezien, terwijl bij vogels vaak de vrouwtjes aan het zwerven gaan en niet de mannetjes.¹² Het is eigenaardig en ik heb geen idee.

Polygamie levert mannetjes een duidelijk voordeel op (meer jongen en een grotere kans dat een van je nesten uitvliegt), maar voor vrouwtjestapuiten is de uitkomst van de polygame verhouding niet helder, hoewel de keuze misschien gaat tussen helemaal geen jongen of jongen als secundair vrouwtje. Toch is voor mannetjes de situatie misschien minder glorieus dan die lijkt. Tussen nestbouw en eileg wijkt een mannetjestapuit niet van de zijde van zijn vrouwtje. Waar

zij ook gaat of staat, hij gaat met haar mee en loopt maximaal enkele meters van haar vandaan. Maar wanneer de eieren zijn uitgekomen zoeken het mannetje en het vrouwtje los van elkaar voedsel voor hun kroost. Dat heeft alles te maken met haar vruchtbaarheid: haar mannetje wil voorkomen, maar zij misschien niet, dat een ander mannetje haar en (een van) de eieren bevrucht. Als hij minder attent zou zijn, zou een deel van zijn jongen genetisch niet van hem kunnen zijn.

Een vaak aangehaalde studie concludeert dat 86 procent van de bestudeerde zangvogelsoorten jongen van een ander mannetje in het nest heeft zitten en dat 19 procent van alle bestudeerde nesten van alle bestudeerde zangvogelsoorten bij elkaar ten minste één vreemdeling (voor de vader!) bevat.¹³ Omdat vreemdgaan zo vaak voorkomt, moet er onderscheid gemaakt worden tussen een 'sociale vader' (een vader die helpt bij het grootbrengen van de jongen, bijvoorbeeld door voer aan te dragen) en een 'genetische vader' (een vader die alleen de eieren heeft bevrucht maar zich verder niet met de opvoeding bemoeit).¹⁴

Het zou kunnen dat polygame mannetjes vaker het slachtoffer worden van overspel omdat het lastiger is om twee vrouwtjes in de gaten te houden dan een. Daarom zou het niet onlogisch zijn dat polygame mannetjes vaker bedrogen worden dan monogame mannetjes en dat daardoor monogame mannetjes alsnog een groter nageslacht zouden krijgen, ten koste van de polygame. Als dat zo is, dan heeft een polygaam mannetje met twee vrouwtjes misschien wel een heleboel jongen, maar als de helft genetisch niet van hem is heeft hij er weinig aan terwijl hij ze wel opvoedt. (Overigens ben ik mij ervan bewust dat ik de vrouwtjes hier geen actieve rol toebedeel, terwijl het tegendeel het geval is; anderen hebben laten zien dat vrouwtjes actief op zoek gaan naar een andere seksuele partner, maar het is nog onduidelijk welke voordelen een vrouwtje daardoor precies krijgt en de vraag is zelfs of ze er voordeel van heeft.¹⁵)

Dat waren de theoretisch bespiegelingen. Op naar het duin, want ik ben benieuwd in hoeverre theorie en praktijk elkaar volgen, wat vreemdgaan onder tapuiten betreft. Aan de hand van de microsatellieten die we al hadden geanalyseerd om te onderzoeken in hoeverre populaties genetisch verschillen (hoofdstuk 'Ga weg, kom terug')

kunnen we ook bepalen wie een buitenechtelijk jong is in het broedsel van een sociaal paartje tapuiten.

Wanneer ik alle jonge tapuiten op een hoop veeg, blijkt dat maar liefst 18 procent van de jongen een andere genetische vader had dan de sociale vader dacht. Of misschien dacht hij dat helemaal niet, want hij weet immers hoe de tapuit sluipt! In 47 procent van de onderzochte nesten zaten een of meerdere buitenechtelijke jongen.¹⁶ In één nest zaten zelfs eieren van drie verschillende mannetjes naast die van de sociale vader – tijd om bij het Vreemdelingenlegioen te gaan. Helemaal terecht dat het onderscheid tussen ‘sociale’ en ‘genetische’ vader in het leven is geroepen. En dit betekent natuurlijk ook dat een term als ‘reproductief succes’ (het aantal jongen dat een vader of een moeder op de wereld heeft gezet) ook met een korreltje zout moet worden genomen.

Ik vind het opmerkelijk dat buitenechtelijke jongen zo vaak voorkomen terwijl mannetjestapuiten toch altijd dicht naast de vrouwtjes rondlopen. Zouden polygame mannetjes dan zó vaak de pineut zijn, waardoor de 18 procent buitenechtelijke jongen alleen voor hun rekening is? Het antwoord is nee, of wat genuanceerder: ik heb daar geen bewijzen voor gevonden. De frequentie waarmee buitenechtelijke jongen voorkwamen in het kroost van sociale monogame vaders was dik 14 procent (elf van zevenentachtig jongen) tegen dik 11 procent bij polygame mannetjes (zeven van de zeventenzestig jongen). Vermoedelijk is dit toeval; een buitenechtelijk jong meer of minder kan dit verschil al veroorzaken.

Deze uitkomst verbaast me, want ik vermoedde dat polygame mannetjes vaker bedrogen zouden worden. Misschien gaan mannetjes alleen dan over tot polygamie wanneer hun eerste vrouwtje op de eieren zit. Daardoor is er een bepaalde tijdspanne waarin een polygame verhouding niet wordt aangegaan, ook al doet zich de kans voor, namelijk wanneer vrouwtje een in nestbouw of eileg is. Niet alleen zal vrouwtje een, dat nog veel bovengronds is (pas als ze broedt is ze twee weken grotendeels ondergronds in het broedhol) het leven van vrouwtje twee zuur maken, maar ook zal het het mannetje meer moeite kosten om andere mannetjes bij beide vruchtbare vrouwtjes weg te houden. Ja, ik denk dat dat een verklaring is waarom buitenechtelijke jongen niet vaker voorkomen bij de polygame

mannetjes, niet vaker dan ik in eerste instantie dacht.

Voor nu kunnen we dan concluderen dat polygamie voor een mannetje duidelijke voordelen oplevert: een groter nageslacht. Voor vrouwtjes liggen de kaarten theoretisch minder gunstig, zeker voor secundaire vrouwtjes. Maar nadelige effecten blijken bij de tapuiten in het Vogelduin niet uit de praktijk: niet uit het aantal uitgevlogen jongen en niet uit het aantal jaarlijks gepredeerde legsels. Er zijn wat die zaken betreft immers geen verschillen tussen monogame en polygame vrouwtjes. De vraag is gerechtvaardigd in hoeverre een secundair vrouwtje ook tweederangs is. Mogelijk zijn er consequenties voor de overleving van laatstgenoemde vrouwtjes en hun (secundaire) jongen, maar dat weet ik niet. Je kunt daartegen inbrengen dat er voor secundaire vrouwtjes in het Vogelduin eigenlijk de keuze is tussen helemaal geen nageslacht, omdat er geen vrije jongens zijn, of wel nageslacht, maar dan als secundair vrouwtje. Ik denk dat dat het geval is in het Vogelduin: het zoeken naar een andere populatie met vrije jongens is lastig en weegt niet op tegen het leven als een tweede vrouwtje.



16 Seizoensdiëten

The stomach is not very musculous; three out of which dissected we took beetles and other insects.

– John Ray, 1678¹

Voor een tapuit in een duinpan komt het leven neer op eten vinden om je eigen honger te stillen en zorgen dat jij niet de honger van iemand anders stilt. Daarnaast moet je je jongen van de juiste prooien voorzien en aan het eind van het broedseizoen zul je opgevet moeten beginnen aan de tocht naar de Sahel. Het juiste voedsel is essentieel en op verschillende momenten in de broedcyclus moeten er piekaantallen prooien beschikbaar zijn omdat er meer energie wordt gevraagd dan alleen voor het normale levensonderhoud. Het produceren van een ei, bijvoorbeeld, kost veel energie en een vrouwtjestapuit kan die energie niet helemaal uit haar reserves delven. Ze moet flink eten om voldoende eiwit en vet in het ei te kunnen stoppen zodat het zich kan ontwikkelen. Het is belangrijk dat de juiste prooien in grote aantallen aanwezig zijn voor de eileg. Dit geldt natuurlijk ook voor de nestjongenperiode: jongen hebben ook heel wat voedsel nodig. En na het uitvliegen moeten de jonge tapuiten zelf prooien leren vangen; er moeten voldoende prooien zijn die ook makkelijk vangbaar zijn, want zo behendig als de volwassen vogels prooien vangen, kunnen de jongen het in eerste instantie niet! Sprinkhanen zijn niet meteen goed vangbaar voor jonge zelfstandige tapuiten. En voor het vertrek naar Afrika is wat extra brandstof ook niet gek. Genoeg interessants om naar insecten te gaan kijken, met name naar de insecten die door tapuiten worden gegeten.

De tapuit is een insectivoor die zijn insecten voor de voet weg vangt. Vaak wordt gedacht dat een insecteneter alles vangt wat toe-

vallig vangbaar is. Toch is dit niet het geval, al was het alleen maar omdat iedere insectivoor een net wat andere snavelvorm heeft. Wat slanker, wat hoger, een wat bredere basis, een klein haakje aan de bovensnavel of wat langer. Bovendien verschillen soorten insectenetters in de precieze manier waarop ze hun prooien vangen: tapuiten vangen bovengrondse prooien, maar ook larven die onder de grond hun gang gaan. Graspiepers vangen alleen bovengrondse prooien, en je zult ze nooit zien spitten in de bodem. Niet alleen is de zang van de vogel afhankelijk van zijn snavelvorm, maar ook zijn foerageergedrag wordt door zijn snavel gestuurd. Om naar voldoening te kunnen foerageren zullen er voldoende geschikte prooien moeten zijn en moeten die prooien ook bereikbaar zijn. Een tapuit heeft niet zoveel aan rupsen boven in een eikenboom omdat hij daar niet foerageert. Alhoewel er natuurlijk een uitzondering is: de vlaktes van het prachtige Aekingerzand. Op deze heide-stuifzand-kaalkapvlakte staat een aantal eikjes waarvan de bladeren in 2009 werden opgepeuzeld door de rupsen van de kleine wintervlinder (befaamd als prooi van allerehande nestkastbroeders zoals de bonte vliegenvanger). Zangvogels hadden die rupsen natuurlijk snel in de gaten, en dat gold met name voor de laat in mei doortrekkende noordse kwikstaarten die met hun lange staarten over de eikentakken balanceerden. Maar ook tapuiten waren van de partij: ze scharrelden onder de bomen rond en gingen keer op keer met snavels vol wintervlinderrupsen nestwaarts. In het tapuitenland bij Castricum staan geen eikjes waardoor tapuiten zich tot de aarde en haar veelpotige vruchten moeten wenden om de magen te vullen van hun jongen in het duistere broedhol.

Ik heb me vooral beziggehouden met de vraag welke prooien nestjongen gevoerd krijgen door hun ouders. Niet omdat de andere perioden van de jaarlijkse cyclus mij minder interessant toeschenen, maar omdat prooien voor nestjongen relatief makkelijk vast zijn te stellen. Een uitgebalanceerd dieet is tijdens het opgroeien van de jongen van groot belang, omdat zij in veertien dagen van net geboren kuiken naar vrijwel vliegensvlugge tapuit transformeren. Alles moet in die periode tot wasdom komen: botten, ingewanden, hersenen, spieren en veren. En dat kan alleen met een gezond dieet. Maar welke prooien krijgen jongen van hun ouders en hoe verandert hun dieet in de loop van het broedseizoen? Door het hele seizoen lang

voerende ouders te filmen bij hun nest kregen we een goed beeld van de prooikeuze en hoe de prooikeuze meeverandert met het voortgaande seizoen.

Sjouwen met autoaccu's door een ochtendlijk duin! De zon schijnt net over de duintoppen heen op duizendtongige² blauwborsten die zingen in toppen van duindoorns, terwijl wegrennende konijnen donkere sporen trekken door de nog bedauwde vegetatie. Het uiteindelijke doel van het gesjouw was het dieet van nestjongen van een dag of vijf tot negen te onderzoeken door voerende ouders bij het nest te filmen. We hadden een paar nesten op het oog en wisten door de jongen te meten hoe oud ze waren. Sommige nesten lagen dicht langs het pad, waardoor er een risico op cameradiefstal was (in drie jaar tijd is er één camera gestolen). De dief (of dievegge, niets is uit te sluiten) was wel zo sympathiek om de kabels die de camera met de ingegraven laptop verbonden netjes uit de camera te halen en de laptop te laten liggen. Zo hadden we onze gegevens van nest NK2-07 gelukkig nog wel. Andere nesten waren om andere redenen niet filmbaar. De camera stond onder een met camouflageplastic bekleed huisje van kip-pengaas en begon te filmen, aangesloten op de accu, wanneer een vogel door de infraroodpoort rende. Soms bleek op de beelden keer op keer geen tapuit te zien: soms zwiepte een grasspriet heen en weer tussen de poort, dan weer zoefde een donkere bromvlieg zijn rondjes rond een van de infraroodpoortpaaltjes. Alle spullen, behalve de camera natuurlijk, plaatsten we in een grote plastic doos die we begroeven in het duin. Uiteindelijk waren we bijzonder bedreven in het camoufleren van de camera met kruipwilgtakken en plukken mos. Ik herinner me dat ik zeker één keer moeite had de camera terug te vinden. De truc was om zo veel mogelijk hoofd met snavel op beeld te krijgen, zodat de prooien goed te zien en te tellen waren. Frustratie alom wanneer de vogel toch weer net iets anders naar zijn hol ging of je toch net iets te veel had ingezoomd en zodoende slechts zijn borst in beeld had (met af en toe een klein stukje rups). Maar dat was allemaal te regelen: we hebben veel prachtige beelden verkregen van voerende tapuiten en vooral van hun prooien. Halve liter bier erbij in de tuin van het huisje en 's avonds beeldjes kijken – een hardstemmige nachtegaal in de jasmijn en knorrende snippen boven het donkerende bos.

Bij eerste legsels, in mei, voerde de tapuit vaak een rozenkever plus een nachtvlinderrups, drie rozenkevers, twee ritnaalden, enzovoort. Goed te overzien en te tellen. Deze drie prooi-soorten zijn belangrijk voor jonge tapuiten. Toch zijn tapuiten niet helemaal beperkt tot deze paar prooi-soorten: in 2010 verschenen de rozenkevers laat in het seizoen en dus werden ze maar heel weinig gevoerd aan de bedelende nestjongen. Wat ouders toen wel aanvoerden waren roofvliegen, en met name uitsluitende roofvliegen. Het duurde even voordat ik wist wat ik telkens zag: een cocon waar de roofvlieg al half uitstak en niet uit kon ontsnappen, prachtig! En tijdens de enorme invasie van distelvlinders in het voorjaar van 2009, toen slierten van tientallen vlinders noordwaarts door de duinvalleien trokken, werden deze ook af en toe aan jonge tapuiten gevoerd. Toch worden volwassen vlinders maar weinig aan jongen gevoerd: af en toe een kleine parelmoervlinder of een duinparelmoervlinder. Soms een enkele nachtvlinder. Rupsen, daar gaat het om. Zowel bij vroege als bij late nesten bestond dik 30 procent van de prooien uit (nachtvlinder)rupsen. Daarnaast worden bij vroege nesten veel kevers aangevoerd: volwassen rozenkevers en larven van kniptorren (gemiddeld 40 procent). Bij late legsels is dat dik 20 procent, maar bij die nesten worden meer sprinkhanen gevoerd aan de jongen.

Rozenkevers zijn een paar weken per jaar bijzonder algemeen in het duin. Op blauwe dagen met niet te veel wind zo tegen eind mei, begin juni vormen ze grote zwermen van honderden tot misschien wel duizenden individuen. Je hoort ze van een afstand al brommen, en ze zijn makkelijk vangbaar, zelfs voor mij, dus al helemaal voor een ware insectivoor! Geen wonder dat het hele duin rozenkevers vangt: ik heb keutels van vossen vol omgekomen rozenkevers aangetroffen, ik heb roofvliegen met rozenkevers zien rondvliegen, felgroene zandhagedissen in de vegetatie gevonden door het gekraak van rozenkeverdekschildjes tussen hun kaken, en blauwe grote keizerlibellen zien rondvliegen beladen met kevers. En daarnaast natuurlijk een wereld aan vogels, van fitissen en heggemussen tot enorme groepen net uitgevlogen spreeuwen (hun uitwerpselen bestaan dan alleen uit dekschildjes en pootjes van rozenkevers). Zelfs kleine mantelmeeuwen en zilvermeeuwen duiken dan zwermsewijs op in het duin om achter de kevers aan te gaan, omringd door kibbelende

kauwen. Ik heb geen idee hoe cruciaal dit massale voorkomen is voor insectivoren en hun aantallen; het is moeilijk voor te stellen dat dieren van slechts één prooi afhankelijk zijn, want dat is vragen om problemen. Maar de grote aantallen rozenkevers maken het leven wel een tijdje makkelijker voor insectivoren, waardoor ze energie besparen bij het zoeken naar prooien.

Soms denk ik, als ik al die rozenkevers begin juni zie, dat tapuiten mikken op een piek van gemakkelijk vangbare prooien wanneer de jongen op eigen benen leren staan en niet zozeer op een voedselpiek wanneer de voedselbehoefte van de jongen in het nest maximaal is. Vanzelfsprekend is het voor ouders van belang dat er in de nestfase veel prooien zijn om de nestjongen te voeren. Bij tapuiten vliegen alle jongen normaliter uit (wanneer het nest niet wordt gepredeerd) en sterven ze niet van de honger of van de kou in hun beschutte nest. Ik denk dat, in ieder geval bij tapuiten, het echte reproductieknelpunt niet in de nestfase ligt, maar gedurende de eerste dagen dat jongen zelfstandig zijn. Het is van belang dat er in die preciaire fase veel en makkelijk vangbare prooien zijn, zoals rozenkevers. Helaas zijn er maar weinig studies die energieverbruik en tijdsbesteding van net uitgevlogen zangvogelsoorten in vergelijking met die van hun ouders hebben onderzocht. Een van de uitzonderingen betreft de studie naar geelooijunco's uit Arizona. De auteurs laten onder meer zien dat net zelfstandige jonge junco's veel meer tijd besteden aan het zoeken naar voedsel dan volwassen junco's; ze besteden er bijna alle daglichturen aan!³ Dat geldt vast ook voor tapuiten. Dus wanneer jij als tapuit een goede toekomst voor je jongen wil is het van groot belang ze op een zo gunstig mogelijk moment zelfstandig te laten worden en daar je eileg op af te stemmen, en niet zozeer op een zo groot mogelijke voedselpiek in de nestjongenfase.

Rond de tweede legsels eind juni is massaal voorkomen van insecten minder opvallend. De rozenkevers zijn dan verdwenen, maar de nauw verwante kleine junikevers komen in grote aantallen voor, getuige de frequentie waarmee ze gevoerd worden aan de jongen. Zelf zie ik die kevers niet gek veel – blijkbaar mis ik veel van wat om mij heen gebeurt. Kleine junikevers zijn anderhalf keer zo zwaar als rozenkevers en komen zoemend uit het helm van de zeereep duin inwaarts vliegen. Ook sprinkhanen worden in die periode veel ge-

voerd, veel meer dan bij eerste broedsels. Ik denk dat dat niet zozeer een gevolg is van grotere aantallen sprinkhanen ten tijde van de tweede broedsels, maar meer van het feit dat sprinkhanen dan hun maximale formaat hebben bereikt. Daardoor en door hun talrijkheid zijn ze dan aantrekkelijke prooien. Sprinkhanen sluipen als heel kleine sprinkhaantjes, nimfen, uit hun ei en vervellen een aantal keer; ze doorlopen verschillende stadia totdat ze imago zijn. Dit is heel anders dan bij vlinders, die als rups ter wereld komen en vervolgens transformeren in een vlinder. Wanneer tapuiten hun eerste broedsel grootbrengen zijn sprinkhanen nog klein en zijn er andere aantrekkelijker prooien te vangen en te voeren.⁴

Ik vroeg me af of het voortschrijdend seizoen niet alleen het verloop van insectensoorten bepaalt, maar misschien ook de aantallen voor tapuiten geschikte prooien die rondhoppert en kruipen en vliegen en sluipen in het duin. Misschien zijn er bij late legsels minder prooien beschikbaar in de duingraslanden, of zijn de aanwezige prooien kleiner, waardoor jongen in die tijd van het jaar minder prooimassa aangevoerd krijgen? En 'minder' slaat niet alleen op het totale prooigewicht, maar ook op eiwit, vet en water – de bouwstenen van het zich ontwikkelend vogellichaampje. Om te weten te komen of nestjongen uit vroege en late nesten een verschillende hoeveelheid nutriënten gevoerd krijgen moest ik weten hoeveel jongen het nest bevat, welke prooien hoe vaak aangevoerd worden en hoeveel nutriënten elke prooi bevat. Voor vroege en voor late nesten – een mooie combinatie van heerlijk veldwerk en mooi labwerk.

Het aantal jongen is makkelijk te bepalen: hand in de nestpijp en tellen maar. Het vaststellen van de voerfrequentie was een wat inspannendere bezigheid, want die was niet betrouwbaar aan de hand van camerabeelden te bepalen. Want niet elke opname van de camera duidt op een voering, getuige de vlieg die rondjes vloog rond de infraroodpoort of het zwiepend gras dat de camera deed aanslaan. Jammer voor de steekproefgrootte, maar er zat niets anders op dan een duinhelling (in de zon) op te zoeken en zo vanaf een grote afstand simpelweg in je veldboekje te turven hoe vaak ouders naar binnen gaan. Met een prooi natuurlijk, maar dat was niet altijd het geval en soms ging een ouder weer even terug na een voering om een drol op te halen. Als andere bezigheden het toestonden

deden we dit vier of vijf dagen per nest en dan twee uur per dag, waarvan één uur in de ochtend en één uur in de middag. Het t-shirt uit, de telescoop neerzetten en staren maar. Soms was het lastig scherp te blijven naarmate de minuten en het slopende veldseizoen verder tikten en de zon brandde. Sliep ik nou even? Daarnaast was het zaak om ook dan het aantal jongen te controleren, want heel soms verdween er ineens een jong uit het nest. Dan zou je, later achter het computerscherm, het totaal aantal voeringen door een te groot aantal jongen delen, en dat is niet de bedoeling. Als de zon niet brandde, dan woei het wel hard. Aan zee waait het altijd. Wind doet je ogen tranen, je haar voor je ogen zwiepen, vult de oren met niet-aflatend gesuis, waardoor de stilte in het huisje nadrukkelijker is in de avond. Wind, eeuwige wind, wat heb ik je vervloekt in het duin.

Ook moeten van het videobeeld de prooi-soorten worden gedetermineerd en moet hun lengte worden bepaald. Van veel rupsen en keverlarven hebben we zo nauwkeurig mogelijk de lengte bepaald aan de hand van de gemiddelde snavellengte van een tapuit van voorhoofd tot snavelpunt, ongeveer elf millimeter. Een hels karwei, omdat de tapuit natuurlijk lang niet altijd 'in het vlak' staat of omdat een deel van de larf aan de andere kant van de snavel hangt, enzovoort. Bovendien kunnen zachte rupsen zich samentrekken of zich juist strekken, waardoor hun lengte enorm kan variëren. Het is bijzonder goed om dat allemaal zelf mee te maken en met die kennis weer andere artikelen te lezen. De relatie tussen vogels en insecten is razend interessant, maar ook razend moeilijk te kwantificeren.

Vervolgens hebben we prooien verzameld in het veld om in het lab hun gehalte aan eiwit, onverteerbare chitine en vet te bepalen. En het watergehalte: de schaarse studies die naar voedselinname van zangvogels hebben gekeken rekenen om mij niet helemaal duidelijke redenen vaak met drooggewicht. Alsof water niet belangrijk is. Vraag dat maar aan een jonge tapuit in het droge duin wanneer de zon schijnt en het op het aardoppervlak makkelijk veertig graden wordt! Daarnaast is water van belang voor een soepele vertering. Ik wilde daarom ook de waterinhoud van prooien weten. In 2009 hebben we, en dan met name Maarten van der Beek, die een tapuitenstage liep, veel prooien verzameld. Ook heeft Maarten verschillende

individueen per soort van verschillende grootte verzameld om zo een ijklijntje te maken: een ritnaald van de soort *Melanotus punctolineatus* van zus en zoveel millimeter bevat dan zus en zoveel eiwit. Maarten was druk op het lab, waar hij een deel van de beesten gebruikte om het versgewicht en het water te bepalen, en een ander deel voor eiwit en vet. Er was een erg sterk verband tussen lichaamslengte en versgewicht, en lengte en eiwit per soort larf. Daar hebben we mooie ijklijntjes van gemaakt, maar omdat de inhoud van de larvale cilinder met een macht drie toeneemt en de lengte met een macht twee, leidt een kleine meetfout al snel tot een enorme onder- of overschatting van het gewicht van het dier! Vet was heel lastig: er was maar bitter weinig verband tussen lengte en vetgehalte, en dat is ook wel logisch, omdat vetverbruik bij larven vast nauw samenhangt met de verschillende stadia waarin een larf verkeert. Hij vervelt een aantal keer tijdens de groei en dat kost vet, waardoor het vetgehalte afhangt van het precieze stadium waarin een larf verkeert. We hebben niet alle prooien kunnen verzamelen, maar ik denk dat niemand betere gegevens heeft verzameld dan wij.

Uiteindelijk hebben we al deze gegevens gecombineerd om een inschatting te maken van de hoeveelheid voedsel die een jonge tapuit binnenkrijgt en te zien of er verschillen zijn tussen vroege en late jongen. We combineerden dus de videobeelden en Maartens ijklijntjes van de doorgemeten volwassen insecten met de voerfrequentie per jong. Op allerlei manieren hebben we dat geprobeerd: eerst door elke larf te meten en door niet te meten larven (omdat die niet goed op het videobeeld te meten waren) een willekeurig gewicht toe te delen, als een lot getrokken uit de groep wel gemeten larven. Daaruit bleek geen verschil tussen vroege en late jongen. Daarna hebben we alle larvale metingen per larvensoort bij elkaar gezet en larven het gemiddelde gewicht gegeven, en dat doorgerekend. Opnieuw geen verschil tussen vroege en late jongen.

Zou er dan geen verschil zijn in de hoeveelheid voedsel die elk jong per nest krijgt aangevoerd, ongeacht de tijd van het jaar? Dat zou inderdaad kunnen, maar er zijn twee bezwaren: ik ben soms bang dat onze gegevens simpelweg onvoldoende nauwkeurig zijn om eventueel een verschil te vinden. Of anders gezegd: dat we geen verschil kunnen vinden hoeft niet te betekenen dat het er niet is.

(Maar aan de andere kant: als er echt grote verschillen zouden zijn, zou ik die toch wel hebben kunnen vinden?)

Dat is één bezwaar. Het andere bezwaar is dat we wel degelijk een verschil in lichaamsconditie vonden: jongen uit late legsels waren gemiddeld genomen in wat mindere vorm (ze hadden een wat lager gewicht voor hun grootte) dan hun vroege broers en zussen. En dat is natuurlijk best gek wanneer je evenveel eten krijgt. Hoe kan dat dan... Ik laat het maar even rusten en ga eerst na of het waarschijnlijk is dat er een voedseltekort is voor tapuiten.



17 Voedselknelpunt

In hoofdstuk 7 schrijf ik dat de aantallen nachtvlinders met 30 procent zijn afgenomen in Nederland. Over heel veel andere insecten die door tapuiten gegeten worden is vrijwel niets bekend, hoewel een recente studie van Duitse en Nijmeegse onderzoekers laat zien dat de insectenbiomassa sterk is afgenomen in enkele Duitse natuurreservaten.¹ Hoe aannemelijk is het dat er een voedselknelpunt is specifiek voor tapuiten?

Een aantal jaar geleden hebben we insecten bemonsterd in de duinen door stukken grond uit te spitten en deze plaggen vervolgens uit te pluizen om de aanwezige insecten en andere geleedpotigen te determineren en te tellen. Dat hebben anderen ook gedaan op het Aekingerzand. En dan vind je verschillen, namelijk dat er in de plaggen van het Aekingerzand minder insecten voorkomen en dat de aantallen gevonden insecten daar snel afnemen naarmate het broedseizoen vordert. In het Vogelduin bij Castricum bleven de aantallen insecten op een hoger niveau, hoewel de aantallen rupsen sterk afnamen tussen mei en juli in dat ene jaar. Maar het is lastig om rupsen in voldoende aantallen te bemonsteren voor een betrouwbare analyse, hoewel er toch veel rupsen van nachtvlinders moeten zijn omdat ze veel aan de tapuitenjongen worden gevoerd. Een ander probleem is dat onbekend is wat 'te weinig prooien' betekent: vanaf minder dan hoeveel prooien per vierkante meter krijgen tapuiten last? Vanaf welke prooidichtheid is de kosten-batenverhouding dermate beroerd dat je zelf aan het voeren van je kroost ten onder gaat? Dat weten we niet en ik denk dat het lastig is om daarachter te komen. En dat is vervelend, want ik kan me nauwelijks voorstellen dat de natuur zo simpel in elkaar zit dat slechts het verdwijnen van het konijn en de vergrassing hebben geleid tot de tapuitenmisère zoals we die nu meemaken. Er zijn altijd plekken geweest waar de vegeta-

tie door beheer kort bleef of waar andere broedplekken waren dan konijnenholen.

Wat wel kan is de zaak omdraaien en niet bij de hoeveelheden beschikbare insecten beginnen, maar bij hun predatoren: de insecteneters. Door het dieet en de abundantie (de aantallen per gebied) van een aantal insectivore vogels die naast elkaar voorkomen met elkaar te vergelijken ontstaat een beeld van de verschillen en overeenkomsten in voedseleecologie. En uiteindelijk zou je, wanneer je maar voldoende weet over hun jaarlijkse reproductie en overleving, kunnen bepalen waarom sommige soorten in dezelfde habitat algemener zijn dan andere soorten. Neem bijvoorbeeld de roodborsttapuit. Voor veel duinmensen is die hét voorbeeld van een sterk toegenomen soort in de duinen. Hij is opvallend aanwezig want hij zoekt zijn prooien op vanaf de toppen van struikjes. Maar hij foerageert niet in die struikjes; net als tapuiten vangen roodborsttapuiten hun prooien – in ieder geval in het Vogelduin – op de grond. Soms duiken ze op hun prooi en vliegen ze weer terug naar de top van het struikje, dan weer rennen ze als tapuiten over de grond op zoek naar prooien. Wat hun foerageerstrategie betreft lijken roodborsttapuiten en tapuiten meer op elkaar dan wel wordt gedacht. Ze verschillen in gewicht: de kleine roodborsttapuit weegt zo'n vijftien gram en de tapuit vijfentwintig gram. Daarnaast overwintert de een in Zuidwest-Europa terwijl de ander aan de zuidrand van de Sahel de winter doorbrengt. Maar dat is voor nu niet zo van belang, want ik ben geïnteresseerd in hun broedecologie.

In 2015 heb ik voerende roodborsttapuiten bij hun nest gefilmd om te zien wat de jongen voor voer krijgen en hoe vaak ze gevoerd worden.² Enkele jaren eerder had ik op dezelfde manier het dieet van jonge tapuiten in hun nest onderzocht. In de tussentijd had ik het filmsysteem flink aangepast en de hele set flink verkleind. In tegenstelling tot de camera's die we gebruikten om tapuiten te filmen hadden de roodborsttapuitcamera's een grote interne harde schijf, en omdat ik ook prima batterijen had gekocht kon ik een hele dag continu filmen met maar één batterijwissel halverwege. Een hele vooruitgang: geen gespit meer om laptop, autoaccu en verdeeldoos in te graven, geen infraroodpoort om goed te zetten, maar gewoon de handycam op een klein statief en filmen maar.

Omdat ik continu filmde kon ik ook meteen de voerfrequentie vaststellen, dat scheelde weer uren staren door kijker of telescoop om de voerfrequentie zelf te tellen. Hoewel de roodborsttapuiten hun nest keurig op de grond bouwden waren de nesten lastiger te filmen dan bij tapuiten omdat ze vaak in laag struweel zaten. Door omringende kruipwilgen was het lastig de camera goed te plaatsen, want ik wilde de omringende vegetatie niet aantasten om het predatoren niet te makkelijk te maken. Daardoor kon ik lang niet elk nest filmen, zeker niet wanneer het midden in een al te stekelige duindoorn zat.

Ondanks het feit dat roodborsttapuiten 40 procent kleiner zijn dan tapuiten voeren ze hun nestjongen toch grotendeels dezelfde grote prooien: rozenkevers, sprinkhanen, kleine junikevers en rupsen van nachtvinders, zij het in iets andere verhoudingen. Omdat ik wist welke prooien hoe vaak werden aangevoerd kon ik bepalen hoeveel prooien een nest jonge roodborsttapuiten grofweg nodig heeft om uit te vliegen, gegeven een nestjongenperiode van twee weken en een bepaald aantal jongen per nest. Per uur krijgt een jonge roodborsttapuit 4,0 prooien en een jonge tapuit 8,7 prooien. Een jonge tapuit krijgt dus meer dan twee keer zoveel prooien per uur, hoewel het prooipalet niet heel erg verschilt tussen de soorten. Op grond van deze waarneming lijkt een jonge tapuit meer voedsel te krijgen, en dat is natuurlijk ook voor de hand liggend omdat een tapuit bijna twee keer zo zwaar moet worden als een roodborsttapuit.

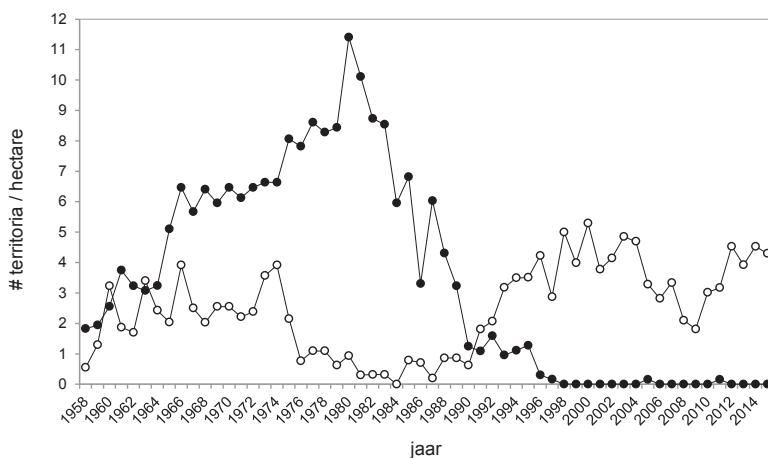
Je kunt de voedselvraag ook inschatten op grond van een algemene relatie tussen lichaamsgewicht en de daaraan gerelateerde hoeveelheid energie die je nodig hebt om op te groeien.³ Een nest tapuiten blijkt in totaal 4400 kJ nodig te hebben om uit te vliegen en een nest roodborsttapuiten maar 2700 kJ. Een nest tapuiten heeft zo berekend 1,6 keer meer energie nodig, afkomstig uit aangevoerde prooien. Het lijkt alleszins redelijk te veronderstellen dat tapuiten anderhalf tot twee keer zoveel voedsel nodig hebben als roodborsttapuiten.

De grote vraag is natuurlijk of al dat voedsel er wel is en of het een rol speelt bij het voorkomen, of eigenlijk het niet voorkomen, van de tapuit en ook van de roodborsttapuit. Langetermijnvogeltellingen

komen nu van pas, zoals uit delen van duingebied Meijndel, waar al sinds 1958 jaarlijks de broedvogels worden geteld. Dat is een ongelooflijk mooie reeks, ook omdat nauwkeurig is bijgehouden in welke deelgebieden (kavels) binnen dat gebied wel geteld is en in welke niet. Ook zijn de oppervlaktes van de kavels bekend. Al deze telgegevens zijn keurig gearchiveerd en gedigitaliseerd in Excel door enkele leden van de vogelwerkgroep Meijndel. Van hen heb ik gegevens over de aantallen grondbroedende zangvogels gekregen, waarvoor ik bijzonder dankbaar ben.

In figuur 4 staat het populatieverloop van de tapuit en de roodborsttapuit voor enkele kavels in Meijndel waar tapuiten voorkwamen. Enkele jaren na de myxomatose-uitbraak in 1955 zijn er nog tapuiten en de aantallen nemen flink toe in de jaren zestig en zeventig. Tegelijkertijd komt de roodborsttapuit ook voor in dezelfde kavels, maar in veel lagere aantallen dan de tapuit, ondanks het opschieten van meidoorns en vast ook andere struiken tijdens de myxomatose. Tegen het eind van de jaren zeventig neemt de tapuitenpopulatie nog verder toe, maar zakt de roodborsttapuitenpopulatie in elkaar – dat is interessant. Hoe kan dat? Mijn gegevens indiceren dat beide soorten dezelfde insecten aan hun jongen voeren. Als dat toen ook zo was, zou het kunnen dat er zoveel grote en agressieve tapuiten waren dat de roodborsttapuiten werden weggeconcurrerd. Dan zakt de tapuitenpopulatie plotseling totaal in elkaar, ongeveer vanaf begin jaren tachtig, en dat is nog ver voor het uitbreken van de konijnenziekte vhs rond 1990. Met het verdwijnen van de tapuit nam het aantal roodborsttapuiten weer toe, zoals de populatie van laatstgenoemde kleiner werd toen die van de tapuit groter werd.

Maar kijk nog eens goed naar de figuur. Ondanks het feit dat de roodborsttapuit het archetype is van een soort waarmee het wel goed gaat in de duinen, is het aantal territoria lang niet zo groot als het rond 1980 voor de tapuit was. Dat is curieus! Zou het aantal tapuiterterritoria sterk overschat zijn in de jaren zeventig? Territoria van tapuiten worden tegenwoordig geregeld gemeld, hoewel het in feite om late doortrekkers gaat die nog tot in juni kunnen voorkomen, zoals we al zagen. Het zou kunnen, maar ik kan me moeilijk



Figuur 4. De aantallen territoria per hectare van tapuut (zwart) en roodborsttapuut (wit) voor een aantal kavels binnen Meijndel waar in meer dan 90 procent van de jaren sinds 1958 de broedvogels worden geïnventariseerd. Tapuuten kwamen rond 1980 vaker voor dan roodborsttapuuten tot nu toe zijn voorgekomen, ondanks de verstruiking.

voorstellen dat overschatting op zo'n grote schaal voorkwam dat het de enorme piek zou verklaren. Ik denk dat de aantallen tapuuten helemaal niet overschat zijn en dat er gewoon heel erg veel tapuuten waren, net zoals er toen heel erg veel zomertortels (tortelduiven) waren ('Van de Tortelduif wisten we dat het een talrijke broedvogel was, doch niemand kon vermoeden dat hij zo algemeen was als uit deze inventarisatie bleek... 300-400 paar' in de AWD)⁴ en paapjes en veldleeuweriken her en der in duingraslanden voorkwamen, en kemphanen in weilanden en ortolanen in de Achterhoek. Ik denk dat dat echt zo was, maar de aantallen lijken voor een tegenwoordige onderzoeker zo onvoorstelbaar hoog, dat hij min of meer automatisch gaat zoeken naar een mogelijkheid ze in diskrediet te brengen. Sommige dingen zijn moeilijk te geloven of voor te stellen wanneer je zelf de ervaring niet hebt gehad.

Waarom zijn er dan eigenlijk zo weinig roodborsttapuuten of te weinig roodborsttapuuten, ondanks het feit dat ze veel minder

voedsel nodig hebben dan tapuiten? Zou de afname van nachtvlin-
ders en ook van andere niet getelde insectengroepen een rol van
betekenis hebben gespeeld? En zoals we al zagen in het hoofdstuk
‘Ontwikkelingen vanaf 1970’ valt de afname van de tapuit in de eer-
ste helft van de jaren tachtig vrij goed samen met de afname van
zwaveloxiden, met alle theoretische gevolgen van dien voor de
plantenkwaliteit in kalkrijke duinen. Misschien is er inderdaad heel
veel minder voedsel in de kalkrijke duingraslanden dan tot 1980 het
geval was en vormt dat mede een verklaring voor de afname van het
aantal tapuiten en een verklaring voor de relatief matige presentie
van roodborsttapuiten. Daarnaast speelt mee dat voedsel in ver-
ruigde graslanden voor insectenetters moeilijker bereikbaar is dan
in korte vegetatie; in het Vogelduin bleken verruigde duingraslan-
den meer insecten en meer soorten te bevatten!⁵ Of dat in het verle-
den ook zo was is onbekend.

Ik denk dat voedselkeuze en voedselbeschikbaarheid onder in-
sectenetende zangvogels een grotere rol spelen dan we denken en
dat voedselkeuze mede de abundantie van insectivore soorten be-
paalt, naast natuurlijk nog een trits aan andere factoren, zoals
soortspecifieke nestpredatie, legselgrootte en legselaantal. Het is
in dit verband aardig te bedenken dat grasmussen rond het Vogel-
duin vijf keer vaker voorkomen dan roodborsttapuiten (vijfender-
tig respectievelijk zeven territoria),⁶ terwijl ze samen met rood-
borsttapuiten voorkomen. Het verschil is dat grasmussen in bosjes
hun voedsel zoeken en roodborsttapuiten buiten de bosjes. Ik ben
bijzonder benieuwd wat grasmussen hun jongen voeren; ik ver-
moed dat deze prooien in grotere aantallen voorkomen dan prooi-
en van roodborsttapuiten, maar vergeef me mijn eventuele tun-
nelvisie. Wat zou ik mij graag storten op nestonderzoek van een
aantal extra zangvogels om hun dieet te bepalen – we weten niet
veel van het verband tussen aantallen insecten en aantallen insecti-
voren.

Ten slotte: wanneer ik met de auto over de A1 naar Polen rijd ver-
schijnen ergens in Duitsland geplette insecten op de voorruit en hoe
verder ik naar het oosten rijd, hoe viezer de ruit wordt, ondanks het
feit dat ik hem herhaaldelijk schoonmaak als ik moet tanken. Zou
dat de reden zijn dat gekraagde roodstaarten, grauwe vliegenvan-

gers en spotvogels nog overal in Polen broeden, ook in stadsparken midden in Warschau? En, belangrijker: waarom komen al die insecten daar wel voor?



18 Dubbeltjes en kwartjes

In hoofdstuk 16 schreef ik over een voor mij frustrerende tegenstelling, namelijk de waarneming dat hoewel jongen uit late nesten evenveel voedsel lijken te krijgen, ze toch een wat lagere lichaamsconditie hebben dan jongen uit vroege nesten. Later bedacht ik, tijdens een van de duinomzwervingen, dat de tegenstelling tussen evenveel voedsel en verschillende condities slechts een ogenschijnlijke tegenstelling zou kunnen zijn. Ik zie dat de gemiddelde lichaamsconditie van een laat nest lager is dan van een vroeg nest, maar dat een jong toch even vaak gevoerd wordt. Maar krijgt elk jong wel even vaak gevoerd? Dat is de vraag. Ik weet dat helemaal niet omdat ik de ouders de jongen zelf niet heb kunnen zien voeren, die zitten immers diep in hun broedhol. Ik weet alleen hoe vaak ouders met prooien het hol binnengaan. Die voerfrequentie deel ik door het aantal nestjongen en zo weet ik het aantal keer dat een jong gevoerd wordt – als elk jong even vaak gevoerd wordt. En dat is waarschijnlijk niet het geval bij late legsels.

Wanneer we vroege tapuitennesten ringden troffen we vaak één jong aan dat achterbleef in de groei. Dit jong zal wat later geboren zijn dan de overige jongen in het nest en waarschijnlijk is het vrouwtje gaan broeden net voordat het laatste ei gelegd werd. Daardoor loopt de ontwikkeling van het laatste ei één dag achter. Maar het viel ons ook op dat jongen uit late legsels veel sterker verschilden in hun ontwikkeling, sterker dan jongen uit vroege legsels. Ook Martin Buchmann heeft dit vastgesteld in Rheinland-Pfalz, want hij schrijft dat met de voortschrijdende broedtijd het aantal asynchroon uitkomende broedsels toeneemt.¹ Blijkbaar beginnen vrouwtjes bij late legsels niet vanaf het laatste of voorlaatste ei te broeden, maar misschien al vanaf het eerste of het tweede gelegde ei. Daardoor verschillen de jongen sterk in hun ontwikkeling en ontstaat een hiërar-

chie van sterk naar zwak binnen een nest. Stel dat er vijf jongen zijn en ouders per uur dertig keer voeren. Dan krijgen vroege jongen misschien allemaal ongeveer zes keer voer per uur. Maar bij late legfels kan het best zo zijn dat de eerstgeborene twaalf keer gevoerd wordt en de laatstgeborene één keer. In dat geval is het niet onlogisch te veronderstellen dat de gemiddelde conditie slechter is bij late nesten dan bij vroege nesten, maar dat de lichaamsconditie van jongen aan de top van de hiërarchie minstens zo goed is als bij vroege nesten. Dit kan een verklaring zijn voor de vraag waarom de lichaamsconditie van een laat jong gemiddeld slechter is dan die van een vroeg jong, hoewel de ouders toch even vaak voeren per nest.

Maar vanwaar dit verschil in ontwikkeling tussen vroege en late broedsels? Het ongelijktijdig uitkomen van eieren komt bij veel vogelsoorten voor. Legio zijn de filmscènes waarop te zien is hoe het grootste buizerdjong uiteindelijk het kleinste jong doodhakt, terwijl de kleine dreumes klagelijke piepgeluiden slaakt. Het lijkt logisch: wanneer er weinig eten beschikbaar is, is het verstandig als niet alle eieren tegelijk uitkomen, want er is te weinig voer om iedereen te doen uitvliegen. Slechts de sterkste jongen overleven, dat idee. Hoewel... Je kunt ook volhouden dat asynchroon uitkomen juist een teken is van een overvloed aan voedsel. Er is zoveel voedsel dat zelfs de kleinste achterblijver voldoende krijgt wanneer de oudsten amechtig uitpuffen, hun roze hoofden zwetend op de rand van de nestkom.

Eerder tijdens de eileg beginnen met broeden zou in het laatste geval kunnen wijzen op een toenemende predatiedruk in de loop van het seizoen en niet op een voedseltekort: hoe eerder jongen uit de klauwen kunnen blijven door naar achteren de pijp in te rennen, hoe groter de kans dat er minstens één jong overleeft. Hoe korter de tijd in het onveilige nest, hoe beter. Ik heb geen idee in hoeverre deze predatietheorie strookt met de tapuitenwerkelijkheid, maar ik vind het een aantrekkelijke theorie. Zolang we niet weten of de voedselbeschikbaarheid en de voedselmassa überhaupt veranderen in de loop van het seizoen – misschien nemen die wel toe in het Vogelduin, ik denk aan de flinke kleine junikevers en sprinkhanen die aan jongen uit late nesten worden gevoerd – kunnen we die niet helder relateren aan de mate waarin het asynchroon uitkomen van eieren

en de tijd van het jaar verklaard worden door voedselbeschikbaarheid.

Het is dus nog niet goed bekend waarom eieren ongelijktijdig uitkomen: er is veel over geschreven maar studies vinden deels tegengestelde zaken.² Hoe het ook zij: hier volstaat het feit dat jonge tapuiten in late nesten ongelijktijdig uitkomen, los van directe en evolutionaire achtergronden. En dat deze late tapuiten vaak een slechtere lichaamsconditie hebben dan vroege tapuiten, ondanks het feit dat dezelfde hoeveelheid voer wordt aangebracht per nest als bij vroege nesten. Maar niet per jong, vermoed ik.

Lichaamsconditie en de tijd van het jaar waarin een jonge vogel het ouderlijk nest verlaat zijn van belang voor het verdere leven van die vogel, of eigenlijk: de kans op een verder leven. Bij veel zangvogels hangt de jaarlijkse overleving namelijk af van de uitvliegdatum en van de lichaamsconditie: hoe later een jonge vogel uitvliegt en hoe slechter zijn conditie is, hoe kleiner de kans dat hij volgend jaar weerkeert. Het is de vraag wat dit 'kalendereffect' op de overleving veroorzaakt. Het lijkt mij niet dat er één overkoepelende oorzaak is, maar dat er verschillen zijn tussen soorten, tussen jaren en tussen gebieden. De oorzaken kunnen ecologisch van aard zijn, bijvoorbeeld een afnemend voedselaanbod in de loop van het seizoen of toenemende predatiedruk door uitvliegende of uitlopende vogeljaegers. De oorzaken kunnen ook fysiologisch van aard zijn: de tijd tussen uitvliegen en wegtrekken is korter, waardoor de gedeeltelijke rui van de jongen en/of de opvettijd voor de grote trek onder druk staat. Ten slotte kan de aanwezigheid van soortgenoten de overleving van late vogels onder druk zetten: er zal stevige concurrentie zijn met zowel volwassen als jonge vogels uit eerste legsels. Of er is een combinatie van oorzaken.

Ook in onze tapuitenpopulatie is er een negatieve relatie tussen geboortedatum en jaarlijkse overlevingskans, en bij tapuiten is dit fenomeen mooi te bestuderen: tapuiten zijn bijzonder zichtbaar, maken vroege en late legsels, zijn bijna allemaal individueel gekleurd en ze komen terug naar hun duinen bij Castricum. Een prima uitgangspositie!

We hadden in het veld sterk het idee dat veel minder jongen uit Afrika terugkeerden die in late nesten geboren waren dan jongen die

in vroege nesten geboren waren, maar het heeft een tijdje geduurd eer we dit ook door berekeningen duidelijk konden maken.³ Uit deze berekeningen, grotendeels uitgevoerd door Maja Roodbergen, blijkt een schamele 17 procent van alle late jongen terug te keren, tegen 31 procent van de vroege jongen (en 53 procent van de volwassen vogels). Dat is niet mis: wanneer je laat in het broedseizoen uit je ei kruipt is de kans dat je terugkeert slechts half zo groot als voor je vroege broer of zus!

Bij de Vogelduin-tapuiten is er sprake van een sterk kalendereffect. Maar wat de verklaring achter die constatering is, is niet zo eenvoudig vast te stellen. De conditie van de nestjongen bleek wel een rol te spelen: hoe slechter je conditie, hoe kleiner de kans dat je terugkeert. Maar de uitvliegdatum bleek een veel sterker effect te hebben: de kans dat een jonge tapuit volgend jaar uit de Sahel terugkeert wordt veel sterker bepaald door de uitvliegdatum dan door zijn conditie in het nest. Maar hoe dan, welke factor heeft een sterker effect op late tapuiten dan op vroege tapuiten?

Zou er na het uitvliegen en na het zelfstandig worden van de jongvolwassen tapuiten dan een voedselknelpunt zijn? Ik kan me nauwelijks voorstellen dat er minder eten beschikbaar is voor een late tapuit in het Vogelduin omdat de vegetatiegroei en -bloei er pas laat in het jaar op gang komen. Eind juni is het duin daar op zijn mooist, met veel bloeiend walstro en slangenkruid en bloeiende mannetjesereprijs en wat niet al. Veel vers en sappig groen kruidenblad – een walhalla voor nectivore en herbivore veelpotigen. Vermoedelijk is dan ook niet het aanbod aan prooien een knelpunt voor laatgeboren tapuitenjongen.

Het zou mij niets verbazen als de aanwezigheid van andere tapuiten wel een belangrijk knelpunt vormt voor late tapuiten, namelijk de volwassen, uitgebroede tapuiten die door het duin gaan zwerven en uitgevlogen, zelfstandige hangtapuiten uit eerste legfels. Tapuiten zijn agressieve diertjes en ik denk dat uitgevlogen late jongen minder aan het zoeken naar voedsel toekomen omdat er een heleboel oudere tapuiten zijn die hen wegagen. Dat zou dan vooral spelen in jaren met veel tapuiten, logischerwijs. De Groningse ecoloog Joost Tinbergen heeft dit proces mooi aangetoond voor koolmezen: de jaarlijkse overleving van vroeg uitgevlogen jonge koolmezen werd niet sterk

door de dichtheid van andere koolmezen (en dus concurrentie met andere koolmezen) bepaald, maar de overleving van late koolmezen wel: hoe meer koolmezen uit eerste broedsels uitvlogen, hoe lager de overleving werd van jongen die uit tweede broedsels uitvlogen.⁴

Om te ontsnappen aan concurrentie met soortgenoten kunnen tapuiten hun broedterrein verlaten om elders op te vetten voor de reis. Dit geldt niet alleen voor late jongen, want ook vroege jongen hebben last van concurrentie: van elkaar en van de volwassen vogels. Om de jongenoverleving heel precies te bepalen hebben we in 2009 en 2010 vaak zo veel mogelijk gekleurringde jongen afgelezen in het duin. Zo kregen we een beeld van wie wanneer verdwenen dan wel gestorven is. Ik had verwacht dat het voor vroeg uitgevlogen tapuiten gunstig zou zijn om zo lang mogelijk in het Vogelduin te blijven, zodat ze zich konden bekwamen in het zoeken naar voedsel, in het herkennen en vermijden van predatoren, scherp van klauw en snavel, en omdat ze dat allemaal het beste kunnen doen in een voor hen vertrouwde omgeving. Toch was dat niet helemaal het geval. We zagen uitgevlogen jongen uit vroege nesten verschijnen in het duin, enkele weken later gevolgd door jongen uit late nesten. Maar veel vroege tapuiten waren al verdwenen toen de late tapuiten nog door het duin banjerden. Vroege tapuiten bleven dus niet tot het einde toe in het Vogelduin, in tegenstelling tot wat ik verwachtte. Zo rond midden augustus waren ze verdwenen terwijl de laat geboren tapuiten eind augustus pas verdwenen, vlak daarna gevolgd door de volwassen tapuiten in de laatste dagen van augustus en de eerste dagen van september.⁵ Dit gedrag van vroeg uitgevlogen tapuiten ondersteunt de gedachte dat concurrentie een belangrijke rol speelt, omdat vroege tapuiten snel het broedgebied verlaten. Om elders in alle rust op te vetten en zo concurrentie te vermijden? Late jongen zijn de kinderen van de rekening, zowel omdat ze in de eerste weken na het uitvliegen lastig worden gevallen door vroeg uitgevlogen jongen, als omdat ze in de tang zitten tussen nog onvoldoende lichaamsontwikkeling en levenservaring om elders op te gaan vetten en het tikken van de tijd: spoedig moeten ze op weg naar Afrika, daartoe gedwongen door hun inwendige klok. Overigens wisten Heinroth en Heinroth al in 1926 dat het moment van wegtrekken samenhangt met leeftijd; zij schrijven over vogels die zij uit het ei of als nestjong

binnenskamers opkweekten: ‘Vielfach macht man die Beobachtung, daß sich bei Vögeln vom selben Jahre das Eintreten des Zugtriebes nach dem Alter des Tieres richtet, und daher kommt es wohl auch, daß junge Vögel häufig vor den Alten ziehen, besonders dann, wenn sie früh im Jahre erbrütet sind.’⁶

Een andere manier om met concurrentie om te gaan is niet door te vluchten maar door te vechten. In het laatste geval loont het voor een vrouwtje, dat graag haar genen door de populatie heen verspreidt, om meer jongen te produceren van de grotere sekse. Dan is immers de kans groter dat je een vechtpartij met een concurrent wint. Volgens de literatuur is er een verschil tussen de geslachten bij tapuiten: mannetjestapuiten hebben een wat langere vleugel dan vrouwtjes en ze lijken ook wat zwaarder.⁷ Maar is dat ook zo voor nestjongen? Dat is lastig: bij late legsels is dat niet te bepalen omdat de jongen op verschillende dagen uitkomen en je daardoor ook verschillen krijgt in de groei van de vleugels en de toename van het gewicht. Jongen uit vroege nesten groeien veel gelijkmatiger op; daarom heb ik het gewicht en de vleugellengte per geslacht voor jonge tapuiten alleen bij vroege nesten bepaald. Zuivere data!

Bij het analyseren van de microsatellieten (zie hoofdstuk ‘Ga weg, kom terug’) hebben we ook het geslacht van de jongen bepaald. Dat is handig want je kunt het geslacht van een jonge tapuit niet zien aan zijn donskleed. Ik ben ervan uitgegaan dat er geen verschil is in het moment waarop mannetjes dan wel vrouwtjes binnen een broedsel uit een ei kruipen en dat dus eventuele verschillen in grootte door eerder uitkruipen niet opvallend aanwezig zouden zijn binnen een broedsel. Zonen blijken inderdaad groter en zwaarder te zijn dan hun zussen: de zesentachtig zonen hebben gemiddeld dik 6 procent langere vleugels (2,0 millimeter) en zijn dik 6 procent zwaarder (1,3 gram) dan hun vierentachtig zussen.⁸ Mannetjestapuiten zijn ook in het nest al groter dan vrouwtjestapuiten. Christiaan Both, een groot vogelonderzoeker en werkzaam aan de Rijksuniversiteit Groningen, vond voor koolmezen dat mannetjes 6 procent zwaarder zijn bij het uitvliegen, dus net zoveel als bij de tapuiten.⁹

Het ligt voor de hand dat moeders meer zonen zullen produceren in late legsels wanneer jongen een grotere kans willen maken in de concurrentiestrijd.¹⁰ Deze verschuiving in de sekseratio naar een

overschot aan zonen lijkt inderdaad plaats te vinden in de loop van het seizoen, in elk geval in sommige jaren: vanaf begin juni bevatten de nesten meer zonen dan dochters. Wanneer ik de zaak vereenvoudig en alle jongen weer verdeel in vroeg (206 jongen) en laat (98 jongen), is de verhouding tussen zonen en dochters voor vroege nesten 51 en 49 procent, maar voor late nesten is dat 60 en 40 procent.¹¹ De bijbehorende vraag is of late jongen vaker mannetjes zijn dan vrouwtjes omdat ze een grotere overlevingskans hebben, in lijn met de theorie, of dat de zonendominantie in late legsels toevallig is, een effect van een kleine steekproef? Een belangrijk verschil, maar dat maakt voor wat er in het veld gebeurt niets uit: het is een feit dat er vanaf begin juni in het Vogelduin in sommige jaren meer mannetjes worden geboren dan vrouwtjes, los van de vraag of dat toevallig is of dat hun moeders het zo gewild hebben. Maar wat zou ik die vraag graag beantwoord willen zien!

De vervolgvraag is of uitgevlogen mannetjes vaker een conflict winnen dan uitgevlogen vrouwtjes, wat de verwachting is op basis van de theorie. Dat is eenvoudig vast te stellen en leuk om te doen, maar nog nooit gedaan: ga in een gekleurde populatie op een duin zitten en observeer de tapuiten. Hoe vaak wordt er gevochten en wie wint er dan? Hoeveel tijd kunnen de individuen besteden aan foerageren en hoe vaak vinden ze een prooi? Aan de hand van de kleuringen zijn de individuen en hun geboortedatum vast te stellen. Vaststelling van hun sekse wacht in de vorm van veertjes geduldig in buisjes met alcohol. Pas door veel veldwaarnemingen van vechtende en voedsel zoekende jonge tapuiten kunnen we te weten komen in hoeverre de sekse inderdaad bepaalt wie wint en wie de meeste prooien vangt. Dan weten we ook of de verschoven sekseratio een aanpassing is, door vooruitziende moeders teweeggebracht, of slechts het gevolg van het toeval, dat tot uiting komt in kleine populaties.

Ten slotte nog een opmerkelijke uitkomst van onze gedetailleerde tapuitenstudie. Ik had verwacht dat als de weken van het zelfstandig worden achter de rug zouden zijn, waarin de zwakke late jongen het loodje hadden gelegd door concurrentie, de overgebleven late jongen in gelijke mate de trek en de winter zouden overleven als de vroege jongen. Het kaf is immers van het koren gescheiden binnen

enkele weken na het uitvliegen. Toch was dit niet het geval. De overleving van laat uitgevlogen tapuitenjongen is ook gedurende de trek en de winter lager dan die van vroeg uitgevlogen jongen. Dus als je als dubbeltje geboren wordt, word je niet snel of helemaal nooit een kwartje. Niks maakbaarheid. Blijkbaar hebben late tapuiten een fysiologische achterstand opgelopen die ze niet meer goed kunnen maken.

We zijn de afgelopen jaren van alles te weten gekomen over vroege en late nesten: dat je maar beter vroeg kunt uitvliegen dan laat, dat vroege jongen eerder het broedgebied verlaten dan late jongen, dat late jongen ook op trek en in de winter een lagere overleving hebben dan vroege jongen en dat er laat in het seizoen soms meer mannetjes geboren worden. Dat is prachtig en leuk om te weten. Maar op de interessantste vraag hebben we nog vrijwel geen antwoord: waarom zien we wat we zien? Eigenlijk zijn we nog maar net begonnen met kijken.



19 Jonge vrouwen, oude vrouwen en het tikken van de tijd

Eingewiegt vom tönenden Meere
Gleitest du still dein Leben zurück,
Fühlst verbraust dein wildestes Glück,
Fühlst erlöst deine tiefste Schwere.

– Hermann Hesse, 1913¹

Mislukkende nesten zijn verre van zeldzaam bij vogels en dat geldt niet in de laatste plaats voor zangvogels die op de grond hun nest bouwen. Piepers en leeuweriken bijvoorbeeld maken hun nest open en bloot op de grond, tussen wat gras in een zelf gekrabde kuil. Hier staat de inhoud bloot aan alle predatoren die maar voorkomen in het gebied: gevleugeld, behaard, zespotig of geschubd. Tapuiten broeden ook op de grond, of eigenlijk: in de grond. Daardoor zijn zij minder kwetsbaar voor kwaadwillende vogels, zeker wanneer de nesten wat dieper in het hol liggen. De predatiedruk op tapuitennesten is dan ook lager dan die bij vogels die open en bloot hun nestje bouwen, zoals roodborsttapuiten.² Vogels waarvan de nestinhoud vaak wordt opgegeten zijn aangepast aan deze predatiedruk; veel kleine grondbroeders produceren de hele zomer door legsels, van maart-april tot in juli-augustus. Zo slagen ze erin om toch minstens één keer jongen groot te brengen in het seizoen. Tapuiten broeden ondergronds, waar ze veiliger zijn. Daardoor zullen ze minder aangepast zijn aan sterke nestpredatiedruk en niet keer op keer een vervolglegsel maken. Toch?

Vanaf 2007 volg ik de tapuiten in het Vogelduin. Helaas was ik dat jaar pas eind april voor het eerst in het duin en eer ik alle territoria en nesten gevonden had, had ik vast al gepredeerde nesten gemist. Onzuivere getallen, weg ermee! Vanaf 2008 weten we goed welke nesten

gebouwd zijn, wie ze gebouwd heeft en of ze succesvol zijn geweest (een nest is succesvol wanneer er minstens één jong is uitgevlogen, ondanks het feit dat misschien al zijn nestgenoten zijn opgegeten of anderszins zijn omgekomen). Tussen 2008 en 2016 zijn 52 van de 108 eerste legfels mislukt, 48 procent gemiddeld over alle jaren (maar met grote verschillen tussen de jaren). Dat is veel. Maar niet getreurd, als grondbroeder maakt de tapuit toch weer een vervolglegfel, net als graspiepers en roodborsttapuiten. Dat klopt, maar niet helemaal: van de zevenenveertig vrouwtjes waarvan het eerste legfel mislukt is (geen tweeënvijftig omdat vijf vrouwtjes ook gesneuveld waren) hebben er zesendertig een vervolgnest gebouwd. Dus 77 procent van de vrouwtjes die hun eerste nest hebben verloren maken een vervolglegfel in het Vogelduin, en dus 23 procent niet. Maar ook de vervolgnesten boden lang niet altijd het vurig gewenste nageslacht: van de zesendertig vervolgnesten zijn er vierentwintig mislukt (67 procent). Een aantal van de tweeëntwintig overgebleven vrouwtjes gaf het nog niet op: acht vrouwtjes deden nog een derde broedpoging (36 procent, waarvan één een vervolglegfel na een mislukt tweede nest betrof). Het meest verrassende vind ik dat maar 77 procent van de vrouwtjes waarvan het eerste legfel is mislukt een tweede poging onderneemt – waarom doet niet elk vrouwtje dat? Er zijn vrouwtjes die in een jaar geen jongen grootbrengen, in ieder geval in dit jaar.

Naast de vele mislukte eerste legfels zijn er gelukkig ook veel wel gelukt: zesenvijftig van de 108 (52 procent). Eén vrouwtje is tijdens haar eerste nest gesneuveld, maar haar echtgenoot heeft zeker drie jongen alleen grootgebracht, dus waren er vijfenvijftig vrouwtjes over. Deze vijfenvijftig hebben zevenentwintig echte tweede nesten geproduceerd, 49 procent, en dat is erg veel, getuige cijfers uit de literatuur. In Rheinland-Pfalz begint 29 procent van de vrouwtjes een tweede legfel. Tegelijk betekent dit ook dat 51 procent van de geslaagde eerste nesten niet is gevolgd door een tweede broedsel.

Wat zou er in de erwtgrote hersentjes van een vrouwtjestapuit omgaan, op grond waarvan zou ze beslissen om nog een vervolgnest of een tweede nest te bouwen of daarvan af te zien? Twee nesten opvoeden kost veel tijd en tijd hebben zangvogels die in Afrika overwinteren niet in overvloed, hoewel de vroeg arriverende tapuit

toch meer tijd heeft dan bijvoorbeeld de bosrietzanger, die midden mei de dan pas opgeschoten kruidruigtes gaat bevolken. Bosrietzangers brengen één nest groot. Tapuiten hebben meer tijd dan bosrietzangers en toch brengen ze ook vaak maar één nest groot. In de tijd op de broedgronden moet een tapuit herstellen van de heenreis, een partner en een nestlocatie vinden, een nest bouwen, eieren leggen (vijf eieren à 2,6 gram betekent dat een vrouwtje van vijftwintig gram in vijf dagen 50 procent van haar lichaamsgewicht in eieren stopt. Voor een menselijke vrouw van vijfenzestig kilo zouden dat vijf zuigelingen à 6,5 kilo zijn, een huiveringwekkend idee), uitbroeden, jongen voeden en laven in het nest en twee weken buiten het nest, en dan weer opnieuw voor het tweede nest, dan ruïen, klaarmaken voor de trek en vliegen maar! Het gemiddeld aantal dagen tussen het eerste ei van het eerste legsel en het eerste ei van het tweede legsel bedraagt tweeënveertig dagen.³ Voor twee nesten is een tapuit dan grofweg vierentachtig dagen kwijt, twee maanden en drie weken. Vrouwtjes hebben dan ook bepaald haast: een paar keer was het vrouwtje al bezig met de bouw van het tweede nest in een ander hol, terwijl de jongen van het eerste nest nog in hun broedhol zaten en daar nog werden gevoerd door hun grijze vader!

Een voor de hand liggende manier om tijd te winnen is door eerder te arriveren in het broedgebied. Nu heb ik geen accurate eerste-waarnemingsdatums in de hele periode, maar wel weet ik, of kan ik behoorlijk betrouwbaar inschatten, wanneer het eerste ei van het eerste legsel is gelegd. Soms wordt een nest in eileg gevonden. Dat is mooi, omdat elke dag één ei wordt gelegd, waardoor terugrekenen naar het eerste ei eenvoudig is. Daarnaast hebben we in een klein aantal nesten de jongen opgemeten (vleugellengte, pootlengte en gewicht) waarvan we de exacte leeftijd wisten. Door deze maten als typisch te beschouwen voor een bepaalde leeftijd kun je inschatten wanneer een jong geboren is en wanneer het eerste ei gelegd is. Voor alle eerste legsels in het Vogelduin waarbij op deze manier kon worden berekend wanneer het eerste ei is gelegd, was de mediane legdatum 1 mei (2008-2016; in Rheinland-Pfalz 3-5 mei). Er zullen dus vogels eerder hun ei hebben gelegd en er zijn vogels die na 1 mei hun ei hebben gelegd.

Omdat twee legsels meer tijd kosten dan één legsel verwachtte ik

dat vogels die twee keer broedden eerder aan de eileg begonnen dan vogels die één keer broedden. En inderdaad bleek dit het geval te zijn: dubbelbroeders legden gemiddeld voor 1 mei hun ei, namelijk op 25 april, terwijl vogels die succesvol waren bij de eerste broed maar geen tweede legsel maakten, hun eerste ei op 5 mei legden. Dat is dus tien dagen later. Tien dagen verder in het jaar en tien dagen dichterbij het vertrek naar Afrika. Die tien dagen kunnen een groot verschil maken, want dat het tikken van de tijd een rol speelt blijkt uit het gegeven dat tapuiten die op 6 mei of later het eerste ei van hun eerste legsel leggen, nóóit een tweede broedsel hebben geproduceerd in 2008-2016. Helemaal nooit! Dus wanneer een vrouwtje wat vertraging heeft gehad op de heenweg en haar eerste ei op 10 mei legt: vergeet het maar, volgend jaar misschien weer een kans. Het is opvallend dat ook deze magische datum voor de tapuiten van Martin Buchmann in Rheinland-Pfalz nagenoeg hetzelfde is: tapuiten die daar vanaf 7 mei hun eerste ei legden hebben nooit een tweede broedsel gemaakt.

Het eerste ei van het tweede legsel wordt op 4 juni gelegd, met 21 juni als laatste legdatum. In Rheinland-Pfalz zijn die datums 8 juni en 27 juni. Ook het laatste vervolgletsel wordt eind juni gelegd, zowel in het Vogelduin (23 juni) als in Rheinland-Pfalz (29 juni). Omdat zowel vervolglegels als tweede legsel na eind juni niet meer aan het konijnenhol worden toevertrouwd stopt het broedseizoen abrupt. Daarna is de koek op voor dat jaar en moeten niet succesvolle vrouwtjes hun best doen om volgend jaar terug te keren naar het Vogelduin om weer vijf blauwe eieren te leggen. Het is frappant dat al de bovengenoemde datums zo overeenkomen tussen het Vogelduin en Rheinland-Pfalz, ondanks het feit dat de Duitse populatie ongeveer vierhonderd kilometer zuidelijker ligt. Overigens is het ook frappant dat de leg eind juni voorbij is in Nederland en Duitsland wanneer je bedenkt dat hoogarctische vogels dan pas op de eieren zitten van het eerste legsel. Zelfs tapuiten die broeden op de oevers van de Baffin Bay in Oost-Canada maken soms een tweede legsel; die vrouwtjes legden het eerste ei van het tweede legsel op 14 juli.⁴ Dat is een kleine maand na de uiterste begindatum van een tweede legsel in het Vogelduin! Waarom zouden onze tapuiten dan al eind juni stoppen?

Oude vrouwtjes komen in Uppsala eerder aan dan jonge vrouwtjes (zie hoofdstuk ‘Gedeelde mannen’), en dat gebeurt in het Vogelduin vast ook, hoewel ik dat niet met cijfers kan onderbouwen. Daardoor zijn oude vrouwtjes vaker in staat om een tweede nest te beginnen dan jonge vrouwtjes, om de simpele reden dat ze vaker voor 6 mei hun eerste ei leggen. Ze hebben meer tijd. Voor enkele tientallen nesten en hun hoedsters weet ik wanneer het eerste ei is gelegd, zodat ik kan nagaan of oude vrouwtjes inderdaad eerder met de eileg beginnen. Zoals verwacht leggen oude vrouwtjes hun eerste ei het eerst, op 24 april, en jonge vrouwtjes op 2 mei (los van de productie van eventuele tweede legfels), acht dagen later. Veel jonge vrouwtjes zullen dan ook na 6 mei hun eerste ei leggen, vaker dan oude vrouwtjes dat doen. We moeten nu weten of oude vrouwtjes inderdaad relatief vaker een tweede legfel maken dan jonge vrouwtjes – ze hebben er immers de kans toe.

Ik heb sterk de indruk dat ze die kans grijpen in het glooiend Vogelduin,⁵ en Martin Buchmann, met zijn veel grotere populaties in Rheinland-Pfalz, vond ook dat relatief meer oude vrouwtjes een tweede legfel maken dan jonge vrouwtjes.

Nu weten we dat oude vrouwtjes eerder beginnen te leggen en dat ze vaker een tweede legfel produceren dan jonge vrouwtjes. Maar waarom ze beide doen? Ik weet het niet. Misschien is de magische datum van 6 mei slechts een gevolg van het eerder arriveren van oude vrouwtjes. Zouden jonge vrouwtjes inherent minder geneigd zijn een tweede nest te beginnen? En omdat jonge vrouwtjes vaker pas in mei hun eerste ei leggen duikt de magische datum van 6 mei op. Misschien is er na 6 mei nog wel tijd genoeg om nesten te bouwen en is er eten genoeg om de jongen te voeren, maar zijn de later arrivinge vogels om onbekende reden niet geneigd een tweede nest te bouwen, net als in Rheinland-Pfalz, misschien wel los van de tijd en los van het voedsel. Misschien speelt er wel een fysiologische, een hormonale kwestie? De waterscheiding van 6 mei is in deze redenering een gevolg en markeert geen ecologische oorzaak, wat die oorzaak ook zou kunnen zijn. Bovendien zullen er inherent sterkere en zwakkere vrouwtjes bestaan, en van zwakkere kan ik me voorstellen dat die later aan komen zeilen met de zuidenwind.

Wat het latere aankomen van jonge vrouwtjes in het Vogelduin

betreft zou het mij niet verbazen als zij later aankomen en later hun eerste ei leggen omdat ze de zwakkere concurrenten zijn van oude vogels, waardoor ze de strijd om een bepaald territorium of een bepaald mannetje vaak verliezen. Dan heeft het weinig zin om samen met oude vrouwtjes in een duinpan te vertoeven, om de mannetjes te strikken. Je wordt toch weggejaagd. En, vanuit het perspectief van het mannetje: zou een mannetje de voorkeur hebben voor een onervaren jong vrouwtje dat alles voor het eerst moet gaan doen, gedreven door haar instinctieve moederlijke zorgen die, hoewel goedbedoeld, nog niet zijn bijgeschaafd en zijn ontruwd door de werkelijkheid van het bestaan? Of zou hij toch liever met een ervaren vrouwtje het zandig broedhol in gaan? Dit lijkt me een retorische vraag, en dan heeft het voor een jong vrouwtje geen zin om vroeg te arriveren, want ze zal niet zo snel in de smaak vallen bij het oude mannetje en weggejaagd worden door het oude vrouwtje. Grotendeels zal voor een jong mannetje hetzelfde gelden, maar met het verschil dat voor een vrouwtje de partnerkeus net wat zwaarder weegt omdat, wanneer zij veertien dagen broedt, haar mannetje zijn best doet om vrouwtje twee binnen te hengelen. Vrouwtje een zou dan minder hulp krijgen bij het voeren van jongen, het verjagen van concurrenten en het opmerken van predatoren dan wanneer zij alleen zijn middelpunt zou zijn waar zijn bestaan om draait. Zo klein en dan dit soort keuzes.

Ja, het lijkt me dat een jong vrouwtje ook liever met een oud mannetje haar nageslacht zou doen uitvliegen, of althans een poging daartoe doet, maar dat zij slechts tweede keus is voor hem wanneer de oude matrone nog beschikbaar is. Zoals we zagen in het hoofdstuk 'Gedeelde mannen' zijn jonge vrouwtjes vaker dan oude de secundaire vrouw bij een polygaam mannetje. De binding tussen een jong vrouwtje en een oud mannetje is niet bij voorbaat *a match made in heaven*. Jonge mannetjes en jonge vrouwtjes zijn dan tot elkaar veroordeeld, zowel in theorie als in de praktijk: de verdeling van jonge en oude mannetjes en vrouwtjes onder elkaar in het veld is niet willekeurig. Oude vrouwtjes hebben vaker dan verwacht een oud mannetje en oude vrouwtjes hebben minder vaak dan verwacht een jong mannetje.⁶ Jonge vrouwtjes hebben net zo vaak als verwacht een oud of jong mannetje – mogelijk zijn jonge vrouwtjes ge-

lukkig met welke man dan ook in hun eerste broedseizoen in het Vogelduin en komen ze daarom later aan?

Het lijkt er, samengevat, op dat de leeftijd van de mannetjes en de vrouwtjes een grote rol speelt bij tapuiten in het Vogelduin. Niet alleen wat de partnerkeuze betreft (oude vrouwtjes hebben vaker een oud mannetje dan een jong mannetje), maar ook wat het aantal legsel per jaar betreft, want oude vrouwtjes hebben vaker een tweede legsel dan jonge vrouwtjes. Vermoedelijk is dit laatste een resultaat van het later arriveren van jonge vrouwtjes in het Vogelduin, omdat ze hun energie beter kunnen bewaren dan haar te verspillen aan vechtpartijen met oude vrouwtjes. Door hun latere aankomst wacht een jong vrouwtje veelal een jong mannetje of een bestaan als tweede vrouw. Toch is eerder aankomen niet de enige verklaring voor het al dan niet produceren van een tweede legsel, zoals we in het volgende hoofdstuk zullen zien.



20 Hopen zand

Het piekjaar is 2011, vanaf dat jaar is het geluk niet meer met de tapuiten in het Vogelduin. Eerste broedsels eindigen meer dan in voorgaande jaren in de maag van een rossige vos. Een hoop zand voor een nest, al van een afstandje te zien, wijst op een door een vos uitgegraven nest, mooi fris duinzand, geel vanwege het ijzerlaagje dat kalkrijk zand om zich draagt. Regelmatig vinden we bij de controlerondes gepredeerde en anderszins mislukte nesten. Al die moeite die een vos moet doen om bij een nestje tapuiten, soms alleen maar eieren, te komen. Zou de belangrijkste prooi van de vos in de duinen, het konijn, zo sterk in aantal zijn afgenomen dat andere prooien in het vizier kwamen? Ook op deze waaromvraag heb ik geen antwoord; ik heb alleen de waarneming en ik zie alleen de gevolgen. Daar moeten we het mee doen. In het vorige hoofdstuk lazen we dat gemiddeld ongeveer de helft van de eerste nesten mislukt tussen 2008 en 2016. Hier ga ik in op de afzonderlijke jaren, de waai-er aan manieren waarop tapuiten kunnen sneven in hun nest, of de mate waarin predatie van eerste nesten het starten van een vervolgoft tweede legsel in de weg staat, en of verschillende leeftijden van de vrouwtjes leiden tot verschillend gedrag.

In 2007 vond ik mijn eerste tapuitennesten en ook de eerste door vossen uitgegraven nesten. Omdat ik alle nestwaarnemingen heb ingevoerd in het programma Nestkaart van Sovon kan ik snel nagaan wat er van al die nesten geworden is. In dat jaar zijn vier van de vijftientig nesten gepredeerd door vossen, waarvan twee onder de veertien eerste nesten (14 procent). Maar wie weet heb ik dat jaar wel de eerste nesten gemist vanwege de late start en omdat ik een tapuitennovice was! Laten we dat jaar maar beschouwen als opstartjaar. Vier andere nesten kwamen in 2007 aan een voortijdig einde omdat ze begraven werden onder inspoelend zand tijdens

zware regenbuien. Dit fenomeen heb ik vrijwel jaarlijks vastgesteld.

In 2008 en 2009 werden in het geheel geen eerste legsels gepredeerd door welk dier dan ook, gouden jaren, waarin maar respectievelijk 20 en 33 procent van de eerste nesten mislukte. Ook in 2010 mislukte slechts 35 procent van de eerste legsels en voor de eerste keer sinds 2007 was de vos weer van de partij: twee van de zes mislukte nesten waren uitgegraven door een vos, bij een derde nest had ten minste één jong de vos overleefd, en daarom telt dat nest niet mee als een mislukt nest. Maar in 2010 mislukten alle vijf de vervollegsels en vier (80 procent) daarvan werden gepredeerd, een voorzet voor de komende jaren! In de relatief rustige jaren 2008-2010 maakten jaarlijks vijf tot zeven vrouwtjes van de tien tot elf vrouwtjes die geslaagde eerste nesten hadden geproduceerd een tweede nest, dat is ongeveer 56 procent.

Toen brak 2011 aan. Het was een treurig jaar waarin vijftien van de vierentwintig eerste nesten mislukten, een stevige 63 procent, tegen 21 tot 35 procent in de drie jaar daarvoor. In 2011 mislukten dus ongeveer twee keer zoveel eerste nesten als in de jaren daarvoor. Zeven van de vijftien mislukte nesten eindigden in een vossenmaag (47 procent). De acht andere mislukte nesten kwamen als volgt aan hun einde: de legsels werden verlaten om onbekende reden, in drie nesten stierven de jongen zonder duidelijke oorzaak, en één nest was overgelopen en ingegraven door een konijn, denken we. In één nest, ten slotte, werden de jongen mogelijk gepredeerd door gele weidemieren. Dat laatste klinkt onwaarschijnlijk, ook omdat deze mierensoort er een (grotendeels) vegetarische levenswijze op nahoudt, maar de dode jongen waren bedekt door enorm veel weidemieren. Ze waren aangeknabbeld. Het is natuurlijk een kwestie van de kip of het ei: waren de jongen al dood en zaten de mieren daar toevallig, of niet? Ik neig ernaar de mieren als predatoren van de jonge tapuiten te zien, gesterkt door Heinroth en Heinroth, die mieren ook noemen als bedreiging voor jonge nachtegalen in hun nest.¹

Dat er iets niet in de haak was blijkt ook uit de vaststelling dat maar een van de negen oude vrouwtjes (11 procent) een tweede nest heeft gemaakt in 2011. In de drie jaar voor 2011 was dat gemiddeld 56 procent! Het is niet zo dat de oude vrouwtjes in 2011 heel laat aankwamen in het Vogelduin, want de mediane legdatum van het eerste

ei was keurig 25 april, gebaseerd op zeven vrouwtjes met bekende legdatum. Het gebrek aan tweede legsels kan dus logischerwijs niet worden verklaard door late aankomst uit Afrika.

Opvallend was dat vrouwtjes waarvan de eerste legsels mislukt waren, en die nog in leven waren, wel doorgingen met het maken van vervolglegsels: in 87 procent van de gevallen gebeurde dat, tegen 80 tot 83 procent in de jaren voor 2011. Dit was een ongelukkige keuze van de doorzettende vrouwtjes omdat maar liefst elf van de dertien vervolglegsels mislukten (85 procent) en negen van die elf werden gepredeerd. Vrouwtjes die een eerste broedsel succesvol hadden afgesloten kozen het zekere voor het onzekere en spaarden hun krachten in plaats van een tweede nest te beginnen, waarvan de uitkomst in 2011 voor het eerst in jaren erg onzeker was en waarvan de overleving van de uitgevlogen jongen tot het volgende broedseizoen gering is, zoals we zagen in het hoofdstuk 'Dubbeltsjes en kwartjes'.

De giftbeker was nog niet leeg. In 2012 gingen maar liefst elf van de veertien eerste legsels te gronde, 79 procent. Van die mislukte nesten sneuvelde 73 procent door toedoen van een vos. Een ander nest werd begraven onder inspoelend zand tijdens een bui en weer een ander nest zat onder een tegel op de parkeerplaats bij Castricum aan Zee – heel veilig, tot een auto net verkeerd reed en zo de jongen verpletterde onder hun steen.

Eén vrouwtje van de slechts drie die wel succes hadden bouwde een tweede nest. En kijk eens naar de vrouwtjes waarvan het eerste nest mislukt is: slechts 45 procent daarvan bouwde een vervolgnest, ongeveer de helft van de jaren ervoor! En alle vijf de vervolglegsels mislukten, waarvan vier door predatie. Ik maak me sterk dat de vrouwtjes buitengewoon goed op de hoogte waren van de vossen dreiging in 2012 en dat ze daarom hun energie veel minder dan in andere jaren investeerden in vervolglegsels die tot mislukken gedoemd waren. Het is een vaker beschreven verschijnsel in de literatuur: *perceived predation*, waargenomen of ervaren predatie. Zo leggen vrouwtjes van een zangvogelsoort minder eieren of bezoeken ze hun nest minder vaak wanneer geregeld geluiden van roofdieren worden afgespeeld.² Het gaat er niet zozeer om dat de eigen nesten al gepredeerd zijn en de vrouwtjes zo zelf de predatie ervaren hebben, maar het gaat om het aanvoelen, het inschatten van de

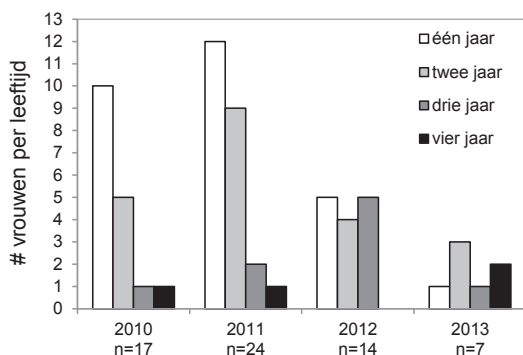
dreiging van predatoren door waarneming. Dat gold niet alleen voor zanggorzen in Noord-Amerika, maar vast ook voor tapuiten in het Vogelduin in 2012. De inschatting van de predatiekans heeft veel vrouwtjes doen beslissen zelfs geen vervolglegsel te produceren.

In 2013 is de populatie gedaald tot maar zeven vrouwtjes, terwijl het er in 2011 vierentwintig waren. Maar weer sneuvelen vijf van de zeven eerste nesten (71 procent) en verreweg de meeste sneuvelen door toedoen van een vos: vier van de vijf. Het niet door vossen gepredeerde maar wel mislukte nest kwam aan zijn eind doordat, weer op de parkeerplaats, een dikke droge paardendrol het nest binnenrolde en daar op de jonge jongen bleef liggen. Van de twee succesvolle vrouwtjes maakte er één een tweede nest, het andere niet. Opvallend was dat nu weer 80 procent van de vrouwtjes waarvan het eerste legsel mislukt was een vervolglegsel maakte, in tegenstelling tot de situatie in 2012 en ondanks de sterke predatiedruk.

Dat is merkwaardig, maar misschien weet ik waarom deze vrouwtjes dit grote risico nemen en ditmaal hun krachten niet sparen voor volgend jaar. Bedenk dat het sinds 2011 lastig is om een eerste nest groot te brengen, getuige de waarneming dat van de vijfenveertig eerste legsels er maar veertien succesvol waren. Anders gesteld: van de tweeënveertig vrouwtjes die ik als nestjong heb geringd, die vanaf hun tweede kalenderjaar in het Vogelduin gebroed hebben en die ik heb kunnen volgen tot ze weer waren verdwenen, is 45 procent gestorven zonder succesvol jongen te hebben doen uitvliegen!

Ondertussen zijn de individuele vrouwtjes ouder geworden en dat geldt ook voor de populatie als geheel (figuur 5). In 2010 en 2011 is de gemiddelde leeftijd van een vrouwtje in het Vogelduin 1,6 jaar.³ In 2012 is het gemiddelde vrouwtje 2,0 jaar. In 2013 is ze 2,8 jaar en dus een dik jaar ouder dan in 2010-2011. Zoals een den onder milieustress met zijn laatste krachten alles op alles zet en massaal bloeit en vrucht draagt, zo zouden ook tapuiten in het Vogelduin koste wat het kost dat jaar nog jongen willen grootbrengen, want hun jaren beginnen te tellen, jaren waarin veel vrouwtjes nog nooit succesvol jongen hebben grootgebracht. Het instinctief aanvoelen van hun aankomende einde zou goed kunnen verklaren waarom vrouwtjes in 2013 toch massaal vervolglegsels produceren ondanks de hoge

predatiedruk. Het fenomeen wordt in het Engels *terminal investment* genoemd, en komt op het volgende neer: deze hypothese voorspelt dat als een individu het idee heeft dat zijn overleving en zijn toekomstige reproductie gevaar lopen, het zijn huidige reproductie moet opkrikken omdat dat jaar waarschijnlijk het laatste jaar is waarin het zich kan voortplanten.⁴ Een aantal oude vrouwtjes komt toch nog terug in 2014 (gemiddelde leeftijd 3,0 jaar) maar in 2015 zijn alle oude vrouwtjes weggefallen en is de gemiddelde leeftijd weer een toekomstbestendige 1,4 jaar. De Vogelduin-populatie is nu zeven vrouwtjes groot en mijn onrust over haar voortbestaan neemt toe. Wie had dat drie jaar eerder kunnen denken?



Figuur 5. Het aantal vrouwtjes per leeftijd in de Vogelduin-populatie.

Vanaf 2011 mislukken veel nesten. Er zijn na dat jaar maar (relatief en absoluut) weinig vrouwtjes van één jaar oud. Merk op dat van de oudere vrouwtjes telkens ongeveer de helft terugkomt in de opvolgende leeftijd in het volgend jaar: van de negen twee jaar-oude vrouwtjes in 2011 kwamen er vier terug als drie jaar-oude vrouwtjes in 2012, bijvoorbeeld. Door de mislukkende nesten verandert de demografie van de populatie: het aandeel vrouwtjes van één jaar neemt sterk af na 2011, waardoor oudere vrouwtjes een relatief groter deel van de populatie gaan vormen omdat die netjes sterven met rond de 50 procent per jaar. Door gebrek aan eigen aanwas en door gebrek aan immigratie zal de populatie hoe dan ook gaan krimpen. Hoe groter de populatie was, hoe langer het traject tot uitsterven zal duren.

Tussen 2008 en 2013 is het percentage van eerste broedsels dat gepredeerd is gestegen van 0 procent naar 57 procent in 2012 en 2013. In 2013 ben ik in het Vogelduin met de bescherming van nesten begonnen, nadat in mei alweer vier nesten van de zeven eerste legfels waren uitgegraven door een vos. Door nestbescherming is geen van de vervolglegels gepredeerd in 2013. Het is fabuleus hoe vossen te werk gaan tijdens een (nooit door mij geziene) vossengraafpartij! Meestal graven ze de ingang van het hol wat groter zodat ze naar het nest toe kunnen kruipen. Soms, wanneer het nest te diep zit of wanneer de pijp wel erg nauw is, graven ze precies boven de onderaardse nestkom naar beneden en takelen dan de jonge tapuiten naar boven. Ik neem aan dat vossen de precieze graafplek bepalen door te luisteren naar de bedelroepen of andere geluiden van jongen in hun nest.

Net zoals Stef op het Aekingerzand spande ik kippengaas voor en over het hol (de nestingang liet ik vrij) om zo het uitgraven door vossen te verhinderen. Om te verhinderen dat vossen precies boven de nestkom naar beneden zouden gaan graven spande ik het gaas ook bovengronds in de lengte van de pijp, zo ver dat het ook de nestkom zou bedekken. Toch bood dit geen honderd procent bescherming tegen vossen; vossen zijn buitengewoon gericht op het verkrijgen van jonge tapuiten! Eén keer heb ik meegemaakt dat een vos precies daar is gaan graven en trekken waar twee stukken gaas op elkaar aansloten. Eén deel had hij wat kromgetrokken en daar was hij verder gaan spitten, ongelofelijk. Ik had verwacht dat een vos alleen al als hij het gaas zou zien behoorlijk afgeschrikt zou worden en zeker niet dat hij zoveel moeite zou doen. Niets daarvan!

Een andere frappant geval van nestpredatie door een vos vond plaats op de parkeerplaats van Castricum aan Zee. Hier is geen open zand maar zijn er bakstenen wegen en parkeervakken, waartussen grind het zand bedekt. Onder een tegel zat een nest tapuiten en om daarbij te komen heeft een vos door de harde grindlaag moeten graven om genoeg ruimte te maken voor zijn poot. Vermoedelijk was een bezoek aan de manicure geen overbodige luxe na deze nagelverblindende grindgraverij.

De meeste nesten die gepredeerd werden bevatten jongen: van de zevenenzestig nesten is 66 procent in de jongenfase gepredeerd en 34 procent in de eifase. Nesten met jongen zijn aantrekkelijker vanwege

de grotere hoeveelheid voeding die te winnen is. Maar het zou ook kunnen dat nesten met jongen makkelijker te vinden zijn dan nesten met eieren door de geluiden van jongen in het nest. Het is overigens de vraag hoe vossen de tapuitennesten lokaliseren: misschien luisteren ze wel bij konijnenholen naar de geluiden van jongen of volgen ze de nogal opvallende voerende ouders van een afstandje tot die het nest binnengaan, gelegen in een kortbegroeide, overzichtelijke grasmat. Vossen zijn regelmatig ook overdag te zien, rondlopend met de neus aan de grond. Of zouden wij ze door onze aanwezigheid naar de nesten toe leiden? Niets is uit te sluiten, maar ik troost me met de vaststelling dat juist in jaren dat we minder in het veld waren de nestpredatie hoger was. Daarnaast veegden we onze handen en dus onze geur ook aan holen zonder tapuitennesten in de (wijde) omgeving van het geringde nest om de vos zo in verwarring te brengen.

Gebaseerd op bovengenoemde gegevens lijkt het erop dat het relatieve aantal tweede nesten en vervolgnesten bij tapuiten in het Vogelduin mede wordt bepaald door de leeftijd van de vrouwtjes en de predatiedruk, naast factoren als tijd (vanwege rui en opvetten voor de trek) en voedselbeschikbaarheid (als gevolg van bijvoorbeeld temperatuur en neerslag, maar ook als gevolg van de vegetatiehoogte, die weer in relatie staat tot de graasdruk van konijnen). Hoe meer oude vrouwtjes in de populatie, hoe vaker tweede legsels geproduceerd worden en hoe vaker een vos wordt gezien, hoe minder vrouwtjes een tweede legsel of vervolglegsel produceren. Dat laatste is verstandig om energie te besparen voor het volgende jaar, en vergeet niet dat de jaarlijkse overleving van jongen uit late nesten, waartoe tweede nesten behoren, veel lager is dan die van eerste nesten. Een tweede nest is geen noodzaak, denk ik, maar luxe. Kortom: in tijden van nood is het onverstandig te investeren in een tweede nest, want er zijn meer kosten dan baten.

Ik vraag me af of tapuiten, in de zojuist besproken onderzoeksjaren, gevangen zitten tussen enerzijds hoge nestpredatiedruk, waardoor het loont de krachten te sparen voor later, en anderzijds de toch betrekkelijk korte levens die ze gemiddeld hebben, waardoor dat sparen nergens toe leidt. De meeste tapuiten gaan één, twee broedseizoenen mee en sterven dan. Misschien is hun voortplantingsstrategie, fijn geslepen door natuurlijke selectie over een lange

tijd waarin voedselaanbod en predatie een sturende rol speelden, in tijden van grote predatiedruk niet de goede en zouden ze zich, wanneer het energetisch mogelijk is, meer als roodborsttapuiten moeten gedragen en het hele broedseizoen door nestpogingen moeten doen. De toch al kleine Vogelduin-populatie is binnen enkele jaren op de rand van uitsterven gekomen, mede door vanaf 2010 toegenomen nestpredatie door vossen. Zouden vossen een onderschatte of weinig onderkende rol hebben gespeeld in de teloorgang van de Nederlandse tapuitenpopulatie?



21 Vossen en tapuiten

Hoewel er goede redenen zijn om aan te nemen dat vergrassing en verstruiking de belangrijkste factoren voor de afname van veel van de genoemde soorten zijn, is de invloed van de komst van de vos op broedvogels niet verwaarloosbaar.

– Theo Verstrael en Arend van Dijk, 1997¹

In het vorige hoofdstuk zagen we dat de Vogelduin-populatie binnen enkele jaren kelderde van vierentwintig naar zeven vrouwtjes en dat deze achteruitgang deels door toegenomen nestpredatie in gang werd gezet: het percentage van eerste broedsels dat door vossen gepredeerd werd is tussen 2008 en 2012 gestegen van nul naar 57 procent. Voor de volledigheid benadruk ik dat dus ook een deel van de mislukte nesten niet door vossen aan zijn einde kwam, maar door andere factoren. Vanaf juni 2013 worden de nesten beschermd, maar kwakkelde de populatie verder. Ik ben vermoedelijk te laat begonnen met het beschermen van nesten om snel effect te kunnen sorteren. Een te kleine populatie kan heel lang klein blijven door een zeer geringe jongenaanwas en door andere factoren die nesten bedreigen. Elk nest heeft een veel grotere relatieve waarde in een kleine populatie dan in een grotere.

De knagende vraag is of ik de nesten eerder had moeten gaan beschermen. Dat is een lastige vraag. De bioloog in mij vindt het interessant om een populatie te zien groeien en krimpen door natuurlijke processen en om deze processen vast te stellen. Laat de natuur haar gang maar gaan en wees slechts als oplettende onderzoeker aanwezig. De predatie neemt vast af naarmate de tapuitenpopulatie kleiner zal worden, want dan loont het niet meer voor vossen om de paar nesten op te zoeken. Het is mooi om de legendarische preda-

tor-prooicyclus met eigen ogen te aanschouwen! De duingraslanden waar tapuiten voorkomen lijken erg geschikt en er is blijkbaar genoeg voedsel om zeker vierentwintig paren te herbergen. Het ecosysteem waarin de tapuit huist is behoorlijk in orde. Gaat het daar niet om? De tapuitenliefhebber in mij zet daartegenover dat natuurlijke processen toch al goeddeels weg zijn uit de Nederlandse natuur, dat het argument niet valide is, dat er misschien wel zoveel vossen zijn door menselijk afval uit de prullenbak en bovendien: dat er al zoveel soorten vogels door menselijk handelen achteruit zijn gegaan of zijn verdwenen uit de duinen, dat ik alles op alles wil zetten om de tapuit te behouden voor het Noordhollands Duinreservaat, zolang als ik daar rondloop. Ik hoop dat mijn kroost, en andermans kroost, ook naar knarsende rankbenigen kan kijken in de Nederlandse duinen. Natuurlijk zijn er elders nog massa's tapuiten, maar dat argument vind ik wat armoedig, want hoe lang en tot op welke geografische schaal wil je dat argument laten gelden? Ten slotte: waarom zou ik een nest níét gaan beschermen wanneer het een kleine moeite is en ik gesteld ben op dit aardige dier? De moraal, om me maar eens op glad ijs te begeven, komt daar ergens om de hoek kijken. En met het argument dat ik andere beesten niet bescherm – waarom niet de zeer zeldzame gekraagde wespylinder die we in tapuitensnavels filmden?² – kan ik niet zoveel en ja, inderdaad, misschien heeft de tapuit wel geluk dat ik hem volg. Dan is dat maar zo. Kortom, er zitten nogal wat kanten aan deze zaak, van wetenschappelijke tot zeer persoonlijke. Zolang ik de afweging maar zorgvuldig maak en ik mezelf in de spiegel kan blijven aankijken.

Er is al vaak geschreven over de relatie tussen de afname van het aantal tapuiten en de toename van het aantal vossen (in de duinen), zoals door Verstrael en Van Dijk in de openingswoorden bij dit hoofdstuk. De algemene conclusie is dat het een lastige zaak is omdat naast de opkomst van de vos in de jaren zeventig en tachtig ook grote landschappelijke veranderingen door de effecten van zure regen en stikstofbemesting plaatsvonden (en nog plaatsvinden) en omdat het aantal konijnen sterk afnam vanaf grofweg 1990 door een virusziekte. Over het algemeen staan vergrassing en verruiging op de eerste plek van causale factoren, gevolgd door, dan wel in wisselwerking met, de konijnenachteruitgang. De vos komt daarach-

teraan. Wat zeker heeft meegespeeld is dat verruiging van de vegetatie erg in het oog springt, over grote oppervlakten kan plaatsvinden en makkelijk te relateren valt aan de rennerij van tapuiten.

In feite zijn vergrassing en predatie door vossen of marters op tapuiten en hun nesten intensief met elkaar verweven via konijnen. De afname van het aantal konijnen leidde met verzuring en vermesting tot vergrassing en dus habitatverslechtering voor de tapuit, en leidde ook tot voedselproblemen voor de vos. Het ligt voor de hand dat nestpredatie is toegenomen nadat het aantal konijnen afnam, waardoor het goed voorstelbaar is dat de tapuitenaantallen een extra klap kregen. In de Kop van Noord-Holland bijvoorbeeld nam nestpredatie recent toe nadat de konijnenpopulatie in elkaar zakte.³

Het probleem is dat de invloed van vossen op tapuiten nooit goed is onderzocht voor en na de afname van het aantal konijnen. Nestonderzoek werd in die interessante jaren nauwelijks gedaan, behalve in Berkheide en midden jaren negentig kortstondig in het Noordhollands Duinreservaat, inclusief het Vogelduin. Het zou me niet verbazen als we een onvoldoende beeld hadden (en hebben) van de effecten van nestpredatie op de populatiegroei van tapuiten, en als alle uitspraken daarover met meer dan een korreltje zout genomen moeten worden. Er wordt wel eens gesteld dat nestpredatie (met name door vossen) niet zo'n grote rol kan spelen omdat het aantal tapuiten op de Waddeneilanden ook sterk is afgenomen, hoewel daar geen vossen voorkomen (maar wel verwilderde huiskatten). Vergrassing is op de Wadden veel ernstiger dan in de kalkrijke vastelandsduinen en ik denk dat de sterkere vergrassing op de Wadden een groter probleem is en is geweest voor de tapuitenpopulatie dan in de kalkrijke duinen. Kortom, vermoedelijk verschillen de oorzaken van de achteruitgang van het aantal tapuiten per regio, en is hun afzonderlijke effectgewicht ook anders. Detailstudies zijn ook hier geboden!

Het is intrigerend te lezen dat enkele auteurs (maar lang niet alle) die zich buigen over de populatieontwikkeling van tapuiten in hun gebied, zich verbazen over de achteruitgang, omdat er in de habitat niets veranderd lijkt te zijn. Dit is van belang omdat de tapuitenachteruitgang, zoals al eerder heb aangehaald, vaak grotendeels wordt geweten aan de vergrassing en algehele verruiging van de kortbe-

groeide tapuitenhabitat. Hoewel dat niet altijd expliciet vermeld wordt, neem ik aan dat de auteurs het alleen over de vegetatiestructuur hebben en dat de vegetatie er nog hetzelfde uitziet als toen er nog wel tapuiten voorkwamen in hun gebied. Vermoedelijk doelt men niet op minder in het oog springende zaken als verschuivingen in prooiaantallen.

Een greep uit wat auteurs over dit onderwerp zeggen:

Over Meijndel is er aangaande Tapuiten tussen Katwijk en Scheveningen rond 1992 geschreven dat ‘de laatste jaren de tapuit zeer sterk in aantal is afgenomen. Vooral in Meijndel is de tapuit vrijwel geheel uit het midden- en achterduin verdwenen. De oorzaak van de achteruitgang is niet geheel duidelijk, want er is nog voldoende geschikt broedbiotoop aanwezig. Alleen in Berkheide komen plaatselijk nog ouderwetse dichtheden voor.’⁴

Over oorzaken aangaande de achteruitgang van het aantal tapuiten in een deel van de Amsterdamse Waterleidingduinen rond 1998: ‘Maar volgens mij is de laatste jaren in dit deel van de Amsterdamse Waterleidingduinen nauwelijks iets veranderd. Het aantal konijnen is in de loop der jaren weliswaar verminderd, maar ieder voorjaar zie ik daar toch tientallen jonge konijnen lopen... Voldoende nestgelegenheid dus.’⁵

Ook in duingebied Berkheide is niet duidelijk waarom de tapuitenstand tussen 1991 en 1993 van vijftig naar tien broedparen kelderde, getuige deze zinnen uit 2000: ‘In Berkheide ken ik niet één plek waar genoemde gewassen [duinriet, duindoorn] nu overheersen. Wat wel is gebeurd is dat ruderales, bloemrijke vegetaties plaatsgemaakt hebben voor mos- en grasvlaktes... Dit verschijnsel heeft zich op meerdere plekken voorgedaan in Berkheide, maar op plaatsen als de duinrooshelling en het Zwarte Duin is op het eerste gezicht weinig veranderd.’⁶

Over Drentse tapuiten vermeldt Arend van Dijk in 2001 dat ‘in de jaren negentig de stand kelderde in vrijwel alle gebieden, ook waar de habitat ogenschijnlijk niet was veranderd’.⁷

Ten slotte komt ook uit de duinen in Noordwest-Frankrijk een bericht over een plotseling en onverklaarbaar snel in elkaar zakkende tapuitenpopulatie met als toevoeging ‘rabbit density and

vegetation cover did not markedly change'.⁸ Ik maak me sterk dat deze opmerking ook geldt voor het Vogelduin en het Aekingerzand, waar de populaties binnen enkele jaren kelderden. Maar van die twee populaties weten we dat toegenomen nestpredatie een rol heeft gespeeld bij de achteruitgang. Geen mysteriën hier! Maar wat er in die andere populaties heeft gespeeld weten we niet, want daar is nooit naar gekeken.

Wat zou er aan de hand kunnen zijn? In veel (?) gebieden langs de kust was de vegetatie in de jaren tachtig opgeschoten door verzuring en vermessing, waardoor de tapuiten het veld ruimden. Iets nauwkeuriger: de waarneming is dat gebieden zijn verruigd en dat het aantal tapuiten is afgenomen, zoals vermeld in contemporaine inventarisatierapporten. Er is zelden of nooit expliciet vermeld dat tapuiten verdwenen door vergrassing; dat is grotendeels een vaststelling van later. Hier en daar wordt melding gemaakt van nestpredatie door vossen, zoals in het Kraansvlak bij Haarlem: 'Het aantal geslaagde broedsels was nogal hoog met 80-85%. Met de komst van de vos zakte dat tot 70-75%.⁹ Ook in het Noordhollands Duinreservaat is predatie van tapuitennesten niets nieuws. In 1995-1997 werden respectievelijk 7, 32 en 52 procent van de eerste legsels gepredeerd door vossen. In 1997 werd dus de helft van de eerste broedsels gepredeerd (en kwam nog eens 28 procent om door andere oorzaken!).¹⁰ Toch kwamen tapuiten na 1997 nog in kleine aantallen voor in het Vogelduin, getuige de veertien territoria die in en rond het Vogelduin werden geteld in 2000 en de dertien die ik telde in 2007. Uit Meijndel komt het gerucht dat 'van de 25 tapuitennesten in de Wassenaarse duinen er 24 door vossen waren uitgegraven'.¹¹ In Berkheide werden vanaf midden jaren zestig tot in de jaren negentig tapuiten geringd onder leiding van 'Meneer De Beer', wiens 'bijzondere voorkeur uitging naar de roodborsttapuit, het paapje en de tapuit. Op het gebied van de broedbiologie van de tapuit was hij een specialist.'¹² Tientallen nesten werden in die jaren geringd en per nest werd bijgehouden of de jongen uitvlogen of niet, aldus Maarten Verrips. Maarten heeft samen met De Beer tapuiten geringd, vanaf 1986, en hij schrijft me nadat hij het archief van Ringgroep De Beer heeft uitgeplozen:¹³

Ik ben eens in het archief gedoken. Dit zijn de cijfers van 1971 tot 1989. Systematische aandacht voor de gang van zaken rond de tapuit komt sinds 1978 in de stukken voor. Van vrijwel alle jaren zijn sindsdien gegevens over predatie bekend. In 6 gevallen volstaat De Beer met een niet kwantitatieve mededeling als ‘enkele gepredeerd’ of ‘praktisch alles uitgevlogen’. Neem het hem maar eens kwalijk: in die jaren was predatie geen issue. In twee jaar wordt vermeld dat helemaal geen predatie is vastgesteld en in twee jaren is de predatie gekwantificeerd: in 1986 werden 7 van de 55 nesten gepredeerd en in 1989 8 van de 56. Ook pikant: het eerste geval van predatie door een vos is in 1985 vastgesteld. In dat jaar wordt ook vermeld dat eksters hebben ontdekt dat in konijnenholen nesten zijn te vinden. Dit, en een mededeling uit 1979 dat alle predatie door wezels gebeurde, wijst erop dat aanvankelijk enkel de wezel als predator optrad, vanaf begin jaren 80 ook de ekster en vanaf 85 ook de vos. Nauwkeuriger info is er helaas niet.

Dát is informatie waar ik gelukkig van word! Het beeld rijst op van een tientallen paren grote tapuitenpopulatie waar nestpredatie lange tijd niet of nauwelijks voorkwam, en als nesten werden gepredeerd waren wezels de boosdoeners. Wezels en eksters die tapuitennesten prederen! Ik moet mijn eerste duinwezel nog zien na elf jaar duinlopen. En predatie door eksters wijst erop dat nesten niet diep in de konijnenpijp lagen, omdat een ekster vermoedelijk nooit diep de pijp in zal lopen. Tegenwoordig is de ekster geen predator van tapuitennesten in het Vogelduin. In de twee jaar dat nestpredatie werd gekwantificeerd werd 13 en 14 procent van de tapuitennesten gepredeerd en als ik Maarten mag geloven zijn de getallen van De Beer volstrekt betrouwbaar. Pas vanaf 1985 ontdekte ook de vos de tapuitennesten (overigens werd de eerste vos in Berkheide in 1976 gezien). Maar er is meer: in een artikel uit 2000¹⁴ bespreekt Maarten de situatie in Berkheide vanaf 1990 aan de hand van eigen gegevens. Vanaf dat jaar nam de Berkheide-populatie sterk af en werden nesten gepredeerd door vossen. Hoeveel is niet precies duidelijk, maar wel dat het aantal succesvolle nesten sterk afnam en er vaker zingende territoriale mannetjes aanwezig waren zonder aanwijzing

voor nestelen. Het aandeel zeker niet succesvolle broedparen was aanzienlijk in het begin van de jaren negentig. Vanaf midden jaren negentig wordt nauwelijks of niet meer succesvol gebroed in Berkheide, zeer tot verdriet van Maarten. En het laatste succesvolle broedgeval vond plaats in een afvoerpijp van een bunker (onbereikbaar voor predatoren). Zo snel kon het ook twintig jaar voor het huidige tapuitenwerk al gaan en net als eerder in dit boek haal ik weer de woorden van Gerrit van Ommering en Theo Verstrael aan uit 1987, over de tapuiten in Berkheide: 'Vooralsnog is er echter geen reden om zorgen te hebben over de toekomst van de tapuit.'¹⁵ Tien jaar nadien was het doek gevallen.

Naast informatie van de drie momenteel onderzochte tapuitenpopulaties (Vogelduin, De Kop van Noord-Holland en het Aekingerzand) hebben we gedetailleerde demografische informatie van een niet-contemporaine populatie, Berkheide, en ook van een contemporaine Franse populatie die binnen enkele jaren is uitgestorven. Het is aardig de analyses (en de verbazing) van de Franse auteurs hier te noemen, ook omdat zij aantallen territoria geven en omdat er, tussen de woorden door gesponnen, de urgentie van langetermijnstudies uit blijkt. De Fransen hebben acht jaar lang, in 1991-1999, tapuiten gevolgd en gekleurringd in een kustpopulatie, die qua omvang en ligging vergelijkbaar is met de Vogelduinpopulatie. De eerstejaarsoverleving is in orde, van de volwassen vogels komt een prima gedeelte terug en het aantal uitgevlogen jongen per jaar is hoger dan in het Vogelduin. Kortom, zij vinden niets zorgwekkends, geen vuiltje aan de lucht. Na 1999 stopten de onderzoekers, maar hun tellingen werden door een ander overgenomen: vier jaar lang was er niets aan de hand totdat in 2004 de populatie afnam van vierentwintig naar ongeveer zeventien paren, en naar nul in 2008. Wat zal het knarsetanden van spijt luid hebben geklonken in de Normandische huizen der onderzoekers! Want wat is er gebeurd met de populatie? Nu rest hun slechts speculatie, en wat rekenarij. Zij schrijven dat de populatie gedurende 2003 en 2006 dertien vrouwtjes per jaar 'kwijtraakte'. Een modelberekening zonder één enkele immigrerende tapuit en een wat lagere volwassenoverleving resulteerde in het verlies van slechts 4,3 vrouwtjes per jaar. En die andere negen? 'An additional disturbance must have directly af-

fected the study population between the end of our study (1999) and 2004.’ Maar welke dan? Blijkbaar zijn de aantallen konijnen en de vegetatie niet opvallend veranderd. Gelukkig is er nog de klimaatverandering, redder van menige studie met onverklaarbare uitkomsten: ‘The only change we can think of is the increase in frequency of spring or summer droughts, starting with a historical heat wave in the year 2003, which could have reduced habitat suitability for wheatears.’ Maar over de details – hoe zou dat dan werken? – geen woord. Gevolgd door de opmerking dat de plotse afname ook een gevolg kan zijn geweest van een gespecialiseerde predator of, na het klimaat nog een graag geziene redder in nood van onverklaarbare uitkomsten: barre omstandigheden op de wintergronden.

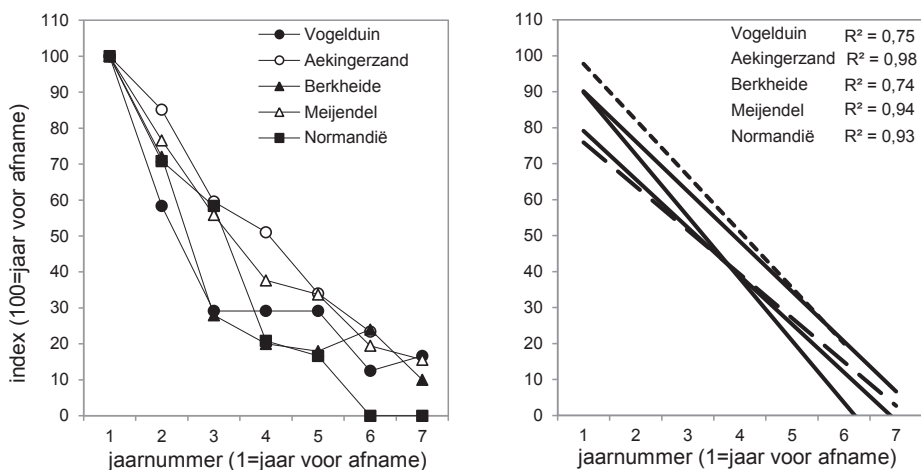
Ik geloof niet zo dat de historische hittegolf van 2003 aan de basis heeft gestaan van het snelle verdwijnen van de tapuiten, zeker omdat de zeventien paren die in 2004 over waren nu niet meteen voor de populatie het licht uit hebben gedaan. Het zijn er te veel. Een ziekte? Dat kan, maar ik heb er niets over kunnen vinden. Predatie? Dat kan ook, maar helaas treden de schrijvers niet in meer detail omdat ze in de jaren van afname niet naar de nesten hebben gekeken. Niemand, behalve de Berkheidenaars en wij, schrijft daarover in verband met sterk afnemende tapuitenpopulaties. Wat te doen?

We weten voor wat betreft twee populaties, namelijk die in het Vogelduin en die van het Aekingerzand, dat predatie van nesten en predatie van broedende vrouwtjes sterk zijn toegenomen en dat het aantal tapuiten sterk is afgenomen. In het hoofdstuk ‘Hopen zand’ liet ik zien dat het aandeel van een jaar oude vrouwtjes sterk afnam in het Vogelduin vanwege het geringe nestsucces. Bij Stef op het Aekingerzand werden niet alleen de jongen opgegeten, maar ook de vrouwtjes die op het nest zaten in de ingerotte boomstronken; ze konden geen kant op. Predatie door vossen heeft een direct en sterk effect op de populatiegroei, vooral op het Aekingerzand. Als ik de afnamesnelheid in deze twee door vossen beperkte populaties nu vergelijk met de afnamesnelheid in populaties die door een onbekende factor worden geteisterd... Ik was erg benieuwd in hoeverre de afnamesnelheden van de vijf populaties met elkaar overeen zouden komen. Dit vroeg wat rekenen, maar dat was goed te overzien.

Voor de goede orde: ik bespreek hier alleen populaties waarvan wordt aangenomen, zoals ik net liet zien, dat de habitat niet (sterk) is veranderd ten tijde van de sterke tapuitenafnames: Vogelduin, Aekingerzand, Berkheide, Meijendel en Normandië.

Ondanks vanzelfsprekend optredende verschillen in de afnamesnelheden is het algemene beeld van de populaties verrassend gelijk.¹⁶ In de linkerhelft van figuur 6 staan de trendcijfers uitgezet tegen het jaarnummer en in de rechterhelft de bijbehorende regressielijnen. De vijf populaties volgen grofweg hetzelfde pad en ik vind het opvallend hoezeer de regressielijnen van de bevoste populaties Vogelduin en Aekingerzand hun gelijkenis vinden in de lijnen van de andere populaties. Geen van de populaties neemt opvallend langzamer of sneller af (hoewel Normandië wat sneller lijkt te gaan); ze gaan gebroederlijk met grofweg dezelfde snelheid hun ondergang tegemoet. Bedenk dat de overleving van uitgevlogen jongen en de volwassen tapuiten in Normandië hetzelfde was als in Nederland en dat immigratie gering was. Hier zijn dus geen verschillen die de sterke Normandische achteruitgang kunnen verklaren. Zou de mate van nestpredatie ook hetzelfde zijn geweest?

Dat is dé vraag natuurlijk: kunnen we nu concluderen dat nestpredatie in alle vijf de populaties een grote rol heeft gespeeld bij de afname? Net zoals in het Vogelduin spelen er meer factoren, zoals we in het vorige hoofdstuk zagen, dus voorzichtigheid is geboden. Maar ik vermoed dat nestpredatie in ieder geval een flinke verantwoordelijkheid draagt voor de vastgestelde afnames, gezien de min of meer synchrone snelheid van afname in deze vijf populaties, die niet logischerwijs door andere demografische factoren als lagere overleving of kleinere legsels verklaard kan worden, noch, nogmaals, door vergrassing of verruiging, getuige de habitatbeschrijvingen van de auteurs. Ik vermoed dan ook dat nestpredatie een grotere rol speelt bij het lokaal verdwijnen van tapuiten dan wordt gedacht, maar ik denk niet dat nestpredatie aan de wieg heeft gestaan van de grootschalige achteruitgang die in de jaren tachtig langs de Nederlandse kust heeft plaatsgevonden. Vermoedelijk heeft vergrassing geleid tot versnippering van de eens nagenoeg continue Nederlandse kustpopulatie.



Figuur 6. **Links.** De afname van vijf tapuizenpopulaties vanaf het jaar vóór de afname. In dat piekjaar huisden in het Vogelduin 24 paren (2011), op het Aekingerzand 47 (2008), in Berkheide 50 (1990), in Meijendel 77 (1990) en in de populatie in Normandië 24 (2003). Dat piekjaar heb ik op 100 procent gezet, index = 100, en jaarnummer 1 gegeven om de populaties te kunnen vergelijken.

En ik denk dat vervolgens deze versnipperde en min of meer geïsoleerd van elkaar voorkomende populaties kwetsbaar zijn geworden voor nestpredatie, zeker naarmate de jaren verstreken en de tapuizenaanvoer van aangrenzende populaties geleidelijk ophield vanwege opgedroogde aangrenzende populaties en zeker nadat konijnen waren verdwenen als hoofdprooi voor vossen. Maar, zoals eerder gememoreerd, de relatie tussen vergrassing en achteruitgang is pas in de jaren na de achteruitgang in zwang gekomen als oorzaak voor de afname van de tapuizenpopulaties.¹⁷

Tenzij... een andere verklaring voor de snelle afname van deze vijf populaties gevonden kan worden, omdat we per definitie niet weten of nestpredatie daadwerkelijk een belangrijke rol heeft gespeeld bij het verdwijnen van de tapuizen uit Berkheide, uit Meijendel en uit Normandië. Is een ziekte over het hoofd gezien? Ik betwijfel het; de

deur naar andere mogelijkheden gaat nog niet definitief dicht, maar mijn gok is dat (nest)predatie die populaties een flinke duw richting afgrond gegeven heeft, in ieder geval in de kustduinen.



22 Dode eieren en stervende jongen

Bij het ringen van nestjongen komen we regelmatig niet uitgekomen eieren tegen. In sommige nesten kwamen alle eieren keurig uit, in andere nesten één ei van de vijf niet, en in weer andere nesten was een van de vijf wel uitgekomen. Dat laatste is niet fijn, zowel voor het verspreiden van de genen als voor het grotere geheel, de populatie-groei. Een ei is een kunstwerk op zich: alles wat een zich ontwikkelend embryo nodig heeft moet in het ei zitten, niets kan er meer bij of uit, gescheiden van de moeder als het embryo is door de harde schaal van kalk. Voedsel en water, eiwitten en vetten, vitamines en essentiële aminozuren. Alles! Wij hadden het als menselijke embryo's maar makkelijk. We waren aangesloten op onze moeders en tapten haar voedingsstoffen af al naar gelang onze behoefte. En zolang mama niet alleen maar, een tikje gechargeerd, hamburgers wegspoelde met bellen rosé en de ene sigaret met de andere aanstak, kwam het over het algemeen wel goed met ons. Maar bij een kleine tapuit in zijn blauwe schaal moet alles aanwezig zijn. Een mooi maar kwetsbaar systeem dat niet altijd even goed werkt. Koenig legde in 1982 alle studies naast elkaar en vond dat gemiddeld onder veel vogelsoorten ongeveer 10 procent van de gelegde eieren niet uitkomt,¹ vergelijkbaar met bevruchte menselijke eicellen, die ook kunnen worden afgestoten in een pril stadium. Soms heeft een vrouwtje te weinig kalk afgezet in de schaal, waardoor deze poreus wordt en het ei uitdroogt. Soms is een embryo prima ontwikkeld, maar ligt zijn kop net verkeerd, waardoor hij de eischaal niet door kan tikken met zijn eitand, een beetje zoals een gezonde menselijke foetus ook verkeerd kan liggen in de baarmoeder. Wij gaan dan naar het ziekenhuis, maar de tapuit zit gevangen in zijn blauwe schaal en sterft.

Van tapuiteneieren in het Vogelduin is er sinds 2008 één jaar geweest waarin meer dan 90 procent van de eieren wel uit is gekomen

– elk ander jaar was dit percentage lager. Het beste jaar was 2012, toen maar 9,3 procent van de eieren in verder succesvolle nesten niet uitkwam. Dit gaat om eieren die achterblijven in een verder succesvol nest, en dus niet om eieren die zijn opgegeten door een predator of door een andere oorzaak van buitenaf aan een voortijdig einde zijn gekomen. De jaren na 2012 was het elk jaar moeilijker voor een ei om uit te komen.

Kleine populaties lopen gevaar uit te sterven omdat ze gevoelig zijn voor toevallige, wispelturige gebeurtenissen op de korte termijn. In het geval van de Vogelduin-tapuiten is de sterke mate waarin vossen de nesten prederen een voorbeeld van een ‘toevallige’ factor en een ‘wispelturige’ factor omdat de predatiedruk sterk verschilt per jaar. Door dit lot is de populatie in recente jaren sterk afgenomen omdat, zoals we al zagen, de aanwas van jonge vogels in de populatie sterk is verminderd. Daardoor verkeert de populatie momenteel op de rand van uitsterven. Op de langere termijn zijn kleine populaties ook kwetsbaar voor de langzamer werkende effecten van inteelt. De kans dat je met een familielid een nestje gaat bouwen wordt groter naarmate de populatie kleiner is en naarmate die situatie langer duurt. Meer dan genoeg reden om je, als tapuitenobservator, zorgen te maken over ontwikkelingen in het Vogelduin. Het is van belang te weten dat in kleine vogelpopulaties het percentage niet uitgekomen eieren vaak hoger is dan in grotere populaties, waarbij inteelt een rol kan spelen.² Dat is interessant, want er lijkt een positief verband te zijn tussen het aantal broedende vrouwtjes en het percentage eieren dat wel uitkomt in het Vogelduin. Hoe groter de populatie is, hoe meer eieren uitkomen, maar ook: hoe kleiner de populatie, hoe minder eieren uitkomen.

Een grote populatie heeft een dubbel voordeel: zowel een inherent grotere voortplantingscapaciteit (los van het feit dat nestpredatoren als vossen deze smakelijke en algemene vogelsoort in de smiezen krijgen en de populatiegroei kunnen ombuigen) als een hoger uitkomstpercentage dan in een kleine populatie. Sinds 2013 is de populatie zo klein en vliegen er zo weinig jongen uit dat de kans levensgroot is dat genetische broers en zussen met elkaar paren. Ten minste twee keer heb ik inderdaad een broer-zusrelatie gezien in het Vogelduin. Ik vraag me af of tapuiten elkaar als broer

of zus kunnen herkennen, visueel of gevoelsmatig. Waarschijnlijk niet, en zien ze elkaar alleen als potentiële partner; het is nooit onderzocht in hoeverre tapuitenbroers en -zussen elkaar herkennen en mijden.

Voor grote karekieten is daar wel naar gekeken: het lijkt erop dat grote karekieten hun broers of zussen niet herkennen en dus onbewust een incestueuze relatie aan kunnen gaan.³ Misschien geldt dit ook voor tapuiten, en kunnen ze, wanneer het zo uitkomt, incestueuze relaties aangaan in de duinpan. Hoe groter een populatie is, hoe kleiner de kans dat nauw verwante individuen elkaar op het juiste ogenblik tegen het lijf lopen, over het algemeen. Ik voeg die laatste drie woorden toe omdat ik vermoed dat de genen van sommige individuen veel meer vertegenwoordigd zullen blijken te zijn in de populatie, omdat hun nesten toevallig niet werden opgegeten en die van heel veel andere individuen wel. Op deze manier kan het genetisch nageslacht van een populatie die tien vrouwtjes groot is voor misschien wel 50 procent afkomstig zijn van één vrouwtje. In dat geval is de kans natuurlijk groter dat verwante jongen elkaar het jaar daarop in een duinpan tegen het lijf lopen.

Is nu de frequentie waarmee eieren niet uitkomen in het Vogelduin verklaard door populatiegrootte en, daarmee samenhangend, inteelt? Dat valt nog zeer te bezien. De genetische variabiliteit, zeg maar de genetische gezondheid van de populatie, was in de jaren 2009-2013 prima.⁴ Er was geen enkele aanwijzing voor verlies aan variabiliteit in die jaren en dus geen aanwijzing voor inteeltperikelen. Wat er na 2013 is gebeurd met de gezondheid van de populatie op het genetische vlak, weet ik niet, maar het zou heel goed kunnen dat de populatie toen dermate klein is geworden dat er toch sprake kan zijn geweest van inteelt en dat daardoor de frequentie waarmee eieren niet uitkwamen toenam. Maar het is niet zeker dat alleen inteelt, als die al een rol speelt in het Vogelduin, de sterfte van eieren heeft veroorzaakt in de genetisch gezonde jaren 2009-2013, toen gemiddeld 17 procent van de eieren niet uitkwam. Het zou mij zeker niet verbazen als er meerdere factoren door elkaar lopen die samen de eisterfte verklaren. Mogelijk houdt een van de factoren nauw verband met het tapuitendiet.

Alle niet-uitgekomen eieren van de Vogelduin-tapuiten hebben

we bewaard in de koelkast of de vriezer en geïnspecteerd nadat het veldseizoen voorbij was. Arnold van den Burg, mijn copromotor, eiersnijder en bovenal kenner van embryonale aandoeningen bij vogels, en ik zaten samen achter de binoculair, waar Arnold mij uitlegde wat er niet klopte aan het ene embryo en wat voor aandoeningen een ander embryo had. Soms waren eieren te vergaan om er wijs uit te worden, soms explodeerden ze bij aanraking met de scalpel – vrienden maakten we niet in het Nijmeegs lab op zulke momenten – en soms was er blijkbaar of schijnbaar niets mis met het embryo. Vaker toch kon Arnold wel van alles aan het embryo zien, terwijl ik meekeek, bijleerde en notuleerde. Het was een verbazingwekkende en nieuwe wereld voor mij, de wereld van de gestorven tapuitenembryo's. Sommige jongen hadden een veel te klein rechter- of linker-oog, andere hadden gekruiste snavels, krultenen of een papegaaienbek. Bij weer andere trad de darm naar buiten omdat de buikwand niet goed gedicht was daar waar de navelstreng het lichaam verlaat of zagen we hersenbloedingen en hartafwijkingen.

Het meest troffen we dooierinfecties aan, gekarakteriseerd door de dikke, puddingachtige dooier. De ei-inhoud van zulke eieren leek in eerste instantie prima en precies op die van een kippenei in de pan, klaar om gebakken te worden. Het eiwit mooi helder, de dooier als een halve bol daarmiddenin. Maar bij aanraking stroomden deze tapuitendooiers niet leeg zoals een kippenei dat wel doet in uw pannetje. We konden er plakjes van snijden, zo ongebruikelijk dik waren deze dooiers.

Een van de functies van eiwit is om bacteriën te doden die de dooier en eicel naderen. Het eiwit bevat daarvoor antibiotica. Deze puddingdooiers worden waarschijnlijk door bacteriële infecties veroorzaakt, die vanuit het vrouwtje de dooier in zijn gegaan op het moment dat het ei gemaakt werd. Arnold vermoedt dat vrouwtjes die eieren met geïnfecteerde dooiers leggen een lage weerstand hebben, waardoor bacteriën uit de darm de eileider kunnen binnengaan en zo in de dooier kunnen komen. De vraag is natuurlijk waarom zoveel vrouwtjestapuiten een lage weerstand zouden hebben waardoor de puddingdooiers zo vaak voorkomen in eieren van Vogel-duin-tapuiten.

Eén afwijking was zowel bijzonder intrigerend als bijzonder

zeldzaam. In enkele eieren was het embryo vastgegroeid aan het amnionvlies, het vlies dat het zich ontwikkelende embryo omgeeft en scheidt van het eiwit, een vliesje van enkele cellagen dik. In deze eieren had dit vlies zich tot huid ontwikkeld en er groeiden zelfs kleine veren op! Hoe kan dit? De gedachten gingen, zeker toen, uit naar de aanwezigheid van stoffen die de werking verstoren van hormonen die verantwoordelijk zijn voor de juiste groei en die de ontwikkeling van het embryo in goede banen leiden. Als deze hormonen in hun werking worden gestoord kunnen weefsels zich anders ontwikkelen en kan, dachten we, een amnionvlies zich misschien wel tot huid ontwikkelen door deze vooralsnog mysterieuze stoffen. Arnold muntte het idee dat persistente organische gifstoffen wel eens een rol konden spelen, omdat deze groep stoffen bekendstaan om de hormoonverstorende werking. Tijd om de chemie in te duiken en vooral om bestaand onderzoek naar de effecten van chemische stoffen op vogels uit te pluizen – ook daar wist ik weinig van af.

In 1962 verscheen het veelgelezen boek *Silent Spring* van Rachel Carson, in het Nederlands vertaald als *Dode lente*. Hierin wordt geschetst hoe chemische stoffen de natuur om ons heen de das om doen, met name de dieren daarin. *Dode lente* was het eerste veelgelezen boek dat de effecten van bestrijdingsmiddelen op dieren beschreef. Stoffen waar het in die dagen met name om draaide waren befaamde bestrijdingsmiddelen als DDT en dieldrin. In de decennia na de verschijning van *Dode lente* werden deze pesticiden, herbiciden en fungiciden grotendeels in de ban gedaan, werden nieuwe bestrijdingsmiddelen geïntroduceerd en werden ook de effecten van andere chemische stoffen op vogels onderzocht, zoals PCB's. Al deze stoffen blijven lang in het milieu present en stapelen (accumuleren) in de voedselketen. De onderzochte vogelsoorten staan aan het einde van de voedselketen, waardoor zij uiteindelijk de grootste hoeveelheden chemische stoffen binnenkrijgen. Bekend zijn de afbeeldingen van de accumulatie van deze stoffen: in de bodem zit één deel gif, in de in de bodem levende worm zitten tien delen, in de vis die wormen uit de bodem van het meer peurt honderd delen en in de stern, die veel vis eet, duizend delen, waardoor zijn eieren het loodje leggen. Zou deze accumula-

tie ook bij onze Vogelduin-tapuiten kunnen spelen, op kleine schaal? Want tapuiten zijn niet bepaald klassieke toppredatoren aan het eind van de voedselketen.

We moesten als eerste stap weten of er überhaupt chemische stoffen in de tapuiteneieren zaten en welke stoffen dat waren. Om daarachter te komen hebben we enkele niet uitgekomen eieren afgeleverd bij het RIKILT in Wageningen, dat welwillend tegenover ons tapuitenwerk stond. Na enkele weken kwamen de resultaten binnen: chemische stoffen zaten er zeker in onze eieren! Vlamvertragers, PCB's, dioxines, DDE, dieldrin en nog veel meer. Met name de gehaltes aan dioxines waren verhoogd; die waren grofweg even hoog als in eieren van Duitse slechtvalken,⁵ echte toppredatoren. Dat is niet mis, en de uitslag riep allerlei vragen op, zoals: hoe komen de stoffen in tapuiteneieren en vormt de aanwezigheid van deze stoffen een verklaring voor het lage uitkomstpercentage van eieren van Vogelduin-tapuiten? Het waren bijzonder dynamische dagen – wat verblind door de euforie van de ontdekking meenden we dat de aanwezigheid van deze stoffen alles zou verklaren! Zoals later zou blijken was de werkelijkheid niet zo eenduidig en niet zo zwart-wit.

Al de genoemde stoffen zijn erg persistent; eenmaal gebonden in de laag met organisch materiaal (afgebroken plantenresten, humus) van de bodem blijven ze daar decennia tot een eeuw aanwezig.⁶ Ook al zijn hun uitstoot en hun productie sterk afgenomen, dan nog kunnen dieren er jaren later last van hebben. Een andere eigenschap van dioxines en PCB's is dat ze vrijwel niet in water oplossen maar wel in vet. Daardoor neemt een plant de stoffen vrijwel niet op uit de bodem samen met het water en daardoor zouden insecten die planten eten, zoals rupsen en sprinkhanen, nauwelijks dit soort stoffen moeten bevatten (behalve stoffen die uit de lucht op de bladeren neerslaan). Insecten die als larf enkele jaren in de organische laag van de bodem rondkruipen alvorens te verpoppen tot een volwassen kniptor of rozenkever zouden juist wel dioxines en PCB's kunnen bevatten. Omdat we eerder onderzocht hadden wat het dieet van tapuiten is – strikt genomen weten we alleen welke prooien ze aan hun jongen voeren, maar dat is een prima begin – konden we gericht tapuitenprooien gaan verzamelen om ook die door te laten

meten. Dus hup, het duin in om grond, keverlarven, sprinkhanen, rupsen en wat niet al te verzamelen. In de koelbox en terug naar het RIKILT. Het is fijn wanneer voorspellingen eens in de zoveel tijd wel uitkomen: inderdaad bevatten plantenknabbelaars nagenoeg geen gifstoffen, maar de ondergrondse larven wel, en dan met name die van kniptorren die meerdere jaren als larve een duister bestaan leiden. Met andere woorden: het dieet van de tapuit bepaalt in welke mate hij gifstoffen binnenkrijgt. Wanneer rupsen erg algemeen zijn hoeft hij minder naar kniptorlarven te speuren en krijgen zijn jongen minder gif binnen, maar in rupsarme jaren zouden kniptorlarven een groter aandeel in het dieet kunnen vormen, waardoor jongen meer gif binnenkrijgen, en volwassen tapuiten ook. Een mooi voorbeeld van accumulatie van chemische stoffen: weinig in de grond, meer in larven die één jaar in de grond kruipen (rozenkevers), nog meer in larven die meerdere jaren in de grond kruipen (kniptorren) en het meeste in tapuiten. Overigens waren de gehalten in de grond helemaal niet bijzonder hoog of laag: het waren achtergrondconcentraties zoals ze overal in Europa worden aangetroffen. Pas door accumulatie in vetweefsel van insecten en tapuiten worden de concentraties hoger.

Dat was duidelijk: naast vergrassing en afname van de konijnenpopulatie hadden we nog een factor ontdekt die de achteruitgang van de tapuit zou verklaren! Spektakel, maar ook spanning, want als dit fenomeen bij tapuiten zou spelen, waarom zou het niet ook bij heel veel andere soorten, die min of meer dezelfde prooien eten, kunnen spelen? Maar nadat de eerste golven van euforie en eureka waren weggeëbd doken de eerste tegenvragen op: hoe kan het dat het uitkomstpercentage van de eieren op het Aekingerzand hoger is dan dat in het Vogelduin, terwijl de hoeveelheden gif ongeveer hetzelfde zijn? En waarom komen bij roodborsttapuiten wel bijna alle eieren uit terwijl ze voor een deel hetzelfde dieet hebben als tapuiten en de concentraties in de eieren ongeveer even hoog zijn? En zijn de hoeveelheden gif in de eieren eigenlijk wel voldoende om ze te doen sterven? Kortom, we keerden terug uit de verblindende *Entdeckerfreude* van het eerste moment, zeker nadat *Science* noch *Nature* ons artikel wilde publiceren. Tijd voor bezinning, en nu, in mei 2017, ben ik gelukkig met het besluit van beide tijdschriften, want het is

allerm minst zeker dat deze stoffen daadwerkelijk een rol spelen. We weten het eenvoudig nog niet.

De cruciale vraag blijft of de gehalten wel hoog genoeg zijn. Referenten die onze studie beoordeelden zijn daar niet zeker van en zij zijn vast niet de minsten in het ecotoxicologische veld. Bij enkele soorten, zoals een eendensoort uit Noord-Amerika,⁷ zijn afwijkingen in de eieren aangetroffen die geassocieerd worden met deze giftige stoffen in de concentraties die wij aantreffen in de blauwe eieren van tapuiten. Bij veel andere soorten treden effecten pas bij veel hogere gehalten op. Dat verschil wordt veroorzaakt door verschillende zogenaamde receptoren in de vogel die de gevoeligheid van vogelsoorten voor dioxines bepalen. PCB's en dioxines passen op dergelijke receptoren als een sleutel in een slot, en hoe beter ze passen, des te gevoeliger een soort is. Receptoren kunnen een beetje verschillen tussen soorten, en daarmee zijn sommige soorten extreem gevoelig voor PCB's en dioxines, en andere een stuk minder. Kippen werden lang beschouwd als het buitenbeentje onder de vogels omdat ze zo gevoelig zijn. Enkele jaren geleden bleken kippen toch minder speciaal te zijn, want ook spreeuwen en nog een paar soorten hebben dezelfde gevoelige receptor.

De grote vraag was dan ook lange tijd welk receptortype tapuiten hebben en of ze gevoelig zijn voor dioxines en de andere stoffen of juist niet. Het blijkt uitermate lastig om het type vast te stellen; de afgelopen paar jaar is dat niet gelukt, maar in februari 2018, toen ik dit hoofdstuk al had geschreven, kwam er bericht: onderzoekers in Canada was het gelukt.⁸ De resultaten riepen meteen weer vragen op, want tapuiten blijken niet heel gevoelig voor dioxines, maar ook niet heel ongevoelig. Ze zitten ertussenin. Dat betekent dat de afwijkingen met vrij grote zekerheid niet door dioxines (alleen) kunnen zijn veroorzaakt, omdat het type receptor dat tapuiten hebben pas bij grotere concentraties dioxines tot effecten zal leiden. Dat is erg spannend, want het blijft als een paal boven water staan dat we alerhande afwijkingen aantreffen in de eieren en ook dat jongen soms sterven aan afstervende levers! Wat zou er dan wel aan de hand zijn? Zou alleen inteelt de embryonale afwijkingen en de afstervende levers veroorzaken? Ik kan het me nauwelijks voorstellen. Zouden andere gifstoffen een rol spelen of interacties tussen alle stoffen in de

cocktail die in tapuiteneieren zit? We weten het niet. Wellicht veroorzaken meerdere factoren het sterven van eieren: gifstoffen, in-teelt en wie weet wat nog meer. Stap voor stap komen we tot inzicht.



23 Een nieuwe lente

The effects of the human species' intervention were already 'incalculable', Humboldt insisted, and could become catastrophic if they continued to disturb the world so 'brutally'.

– Andrea Wulf, 2016¹

In feite gaat de postglaciale uittocht van de kleine *Oenanthe* nog steeds door nu gletsjers zich terugtrekken en ijzige Arctische streken ontdooien, getuige de oprukkende boomgrens. Hoewel niet zichtbaar door zulke spectaculaire aanwijzingen als verzakkende huizen en inzakkende bodems door smeltende permafrost, wordt ook Nederland warmer, en de verandering van het klimaat, het gemiddelde van het dagelijkse weer, heeft gevolgen voor het reilen en zeilen van vogels en hun ecosysteem. Rond de eeuwwisseling werd klimaatverandering meer en meer onderwerp van studie en werd ze aangevoerd als oorzaak van de achteruitgang van het aantal (insectivore) vogels. De waarneming is dat veel vogelsoorten tegenwoordig eerder arriveren dan tientallen jaren geleden en dat deze vogels ook eerder beginnen met de eileg. Het probleem kan zijn dat in bepaalde ecosystemen met een korte voedselpiek, zoals loofbossen met hun rupsenpiek, de bladontplooiing nog sneller naar voren opschuift dan de zangvogels eerder aankomen. Bladeren zijn vooral goed verteerbaar voor herbivore insecten wanneer ze net aan de boom ontsproten zijn. Bij veroudering worden antivraatstoffen geproduceerd, waardoor bladeren minder smakelijk worden. Al met al zou de rupsenpiek sneller naar voren schuiven dan de zangvogels hun aankomst in de broedgebieden kunnen vervroegen.² Dit klinkt aannemelijk, maar er zitten wel wat haken en ogen aan, want al te heldere verbanden zijn vaak onbetrouwbaar buiten in bos, duin en

veld. Het is bijvoorbeeld de vraag in hoeverre de zangvogels die de rupsenpiek missen niet kunnen overstappen op een andere prooi-soort, net zoals de tapuiten in het Vogelduin dat doen. Voor zangvogels in ecosystemen waar de vegetatie gedurende een groot deel van het voorjaar en de zomer blijft groeien is de potentiële mismatch veel minder aanwezig, zoals in rietmoerassen.³ Bovendien kunnen veranderingen ook positief uitpakken en niet alleen leiden tot afname. Zo is voor kleine karekieten het broedseizoen lokaal langer geworden, vliegen er meer jongen per broedsel uit en is de frequentie van tweede broedsels toegenomen.⁴

Klimaatverandering heeft vast effect op de vogels die in ons land broeden en de toekomst zal uitwijzen hoe populatieontwikkelingen en opwarming zich daadwerkelijk tot elkaar verhouden. Studies naar precieze mechanismen zijn in volle gang, de logische en noodzakelijke stap na tal van correlatieve studies. Het is een lastige vraag, want de stap van grootschalige correlatieve studies (simpel gezegd: er is een correlatie tussen opwarming en toe- dan wel afname van een nationale populatie) naar detailstudies van een afnemende of juist toenemende populatie is groot. Stel dat een grootschalige studie een correlatie aantoonde tussen opwarming van een gebied en afname in aantal van een zangvogel: hoe kun je daar in het veld bewijzen voor vinden? Je volgt al jaren een zangvogel in een loofbos en je ziet de stand fluctueren met, vooruit, een langzaam afnemende trend. Maar omdat je nestonderzoek doet weet je ook dat nestpredatie is toegenomen door de oprukkende boommarter en heb je ook waargenomen dat in een bepaald voorjaar de rupsenpiek precies goed viel met de uitkomst van eieren. Toch gingen veel jongen toen dood, niet vanwege een gebrek aan rupsen, maar door kilte en vochtigheid. Het is heel lastig om vanuit een som der kleine populaties een logisch en geïnduceerd verhaal te schrijven over grootschalige populatieontwikkelingen. Grootschalige studies kunnen aantonen dat er wat aan de hand is met populaties en dat er een correlatie is met de opwarming van de aarde. Jarenlange populatietellingen zijn veel vaker beschikbaar dan jarenlange detailstudies, helaas. Laten we de details niet uit het oog verliezen zoals ze waarneembaar en meetbaar zijn in het veld, want het gaat uiteindelijk om de details en de verschillen daarin tussen populaties.

Mijn tapuitenstudie is nog maar kort aan de gang, pas sinds 2007, en slechts in een paar van die jaren heb ik naar het jongendieet gekeken. Ook heb ik de aantallen prooidieren maar voor enkele jaren geteld, omdat het lastig is om een onderzoek daarnaar betekenisvol uit te voeren. Dus nee, een detailstudie die geschikt is om eventuele effecten van een opwarmende wereld op de populatie in het Vogelduin, laat staan op de nationale tapuitenstand, te onderzoeken kan ik niet leveren. Maar het is toch aardig om ook voor tapuiten te bekijken in hoeverre zij meebewegen met een opwarmend duin. En hier komen de Berkheide-gegevens weer van pas, net als eerder in dit boek. Via Hubert Kivit, ecoloog bij pwn, heb ik ringgegevens gekregen van wijlen Chris van Deursen. Chris heeft zelf (vrijwel) geen tapuiten geringd in Berkheide, maar hij heeft een heleboel ringgegevens overgeschreven. Deze tapuiten zullen onder leiding van Herman de Beer zijn geringd. Chris heeft wel enkele jaren tapuiten geringd in het Kraansvlak, waar nu wisenten de ruigte tegengaan, maar waar tapuiten allang zijn verdwenen. De Berkheide-gegevens die ik zo heb gekregen omvatten bijna alle jaren in de periode 1966-1980 en nog enkele jaren daarna tot en met 1991. Dat is erg mooi, en in combinatie met de data van het Vogelduin omspannen de data een periode van meer dan veertig jaar! Maar niet zo snel... Zijn de gegevens wel te vergelijken zonder al te veel discutabele aannames? Ligt het Vogelduin niet een kleine vijftig kilometer noordelijk van Berkheide, waardoor tapuiten daar misschien iets later beginnen met leggen? Dat is vast niet het geval, want vooral de zee beïnvloedt de temperatuur in beide gebieden, zo vlak aan de kust. De noord-zuidtemperatuurgradiënt speelt meer landinwaarts een rol. Een ander probleem is het moment van ringen. Wanneer jongen in het Vogelduin structureel later worden geringd dan die in Berkheide toen, wordt de vergelijking minder zuiver. Maar gelukkig is dat niet het geval. Net als wij in het Vogelduin ringde De Beer tapuiten tussen 'tussen de 6e en 8e dag... normaliter in de periode van 25-5 t/m 7-6. Vanaf de achtste dag lopen de jongen bij onraad naar achteren en in een doorlopende pijp heb je dan wel het nakijken!'⁵ Op jongere leeftijd passen de ringen niet en op oudere leeftijd krijg je ze niet te pakken omdat ze in de konijnenpijp naar achteren rennen.

Er lijkt al met al geen helder bezwaar te zijn tegen de vergelijking

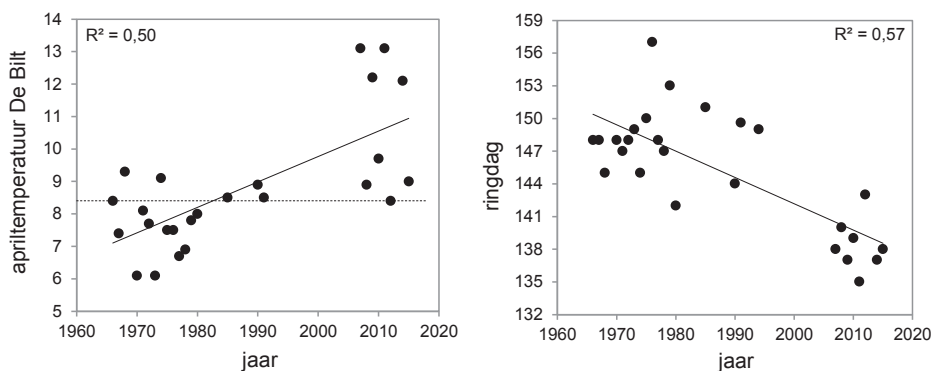
van beide gebieden wat ringmoment betreft. Want daar is het om te doen. De aankomstdatum en de eilegdatum zijn niet voorhanden, wel het aantal geringde nestjongen en de ringdatum. Die ringdatum gebruik ik nu om te zoeken naar verbanden tussen het verstrijken van de tijd, het veranderen van het klimaat en het ringmoment van nestjongen.

In het Vogelduin verschijnen tapuiten vanaf eind maart, begin april weer in het vale duin en daar leggen tapuiten rond 1 mei hun eerste ei, zoals we eerder al zagen. De aardkleurige vrouwtjes bepalen dan de plek voor het te bouwen nest, bouwen dat nest met hulp van hun askleurig mannetje en bereiden zich voor op de eileg, alles in april. Het weer in april is vermoedelijk van invloed op de insectenactiviteit; een koude april leidt tot latere en een warme april tot eerdere insectenactiviteit. Omdat een vrouwtje veel energie nodig heeft voor de eileg zal het weer in april via insectenaantallen in relatie staan tot het begin van de eileg. De apriltemperatuur heeft dus mijn speciale aandacht, en voor de onderzoeksjaren heb ik die opgezocht voor het KNMI-hoofdkwartier in De Bilt en tot een figuur (figuur 7, links) geweven. Een duidelijk verhaal: april is zeker warmer geworden in de onderzoeksjaren. De koudste aprilmaand tijdens mijn tapuitenonderzoek was die van 2012 met een gemiddelde temperatuur van 8,4 graden (niet alle jaren zijn meegenomen in de analyse, want ik heb alleen jaren gebruikt met minstens drie eerste legfels). In de figuur heb ik als referentiepunt een horizontale lijn getrokken op deze 8,4 graden. Vanaf 2007 waren alle acht de aprilmaanden even warm of warmer dan 8,4 graden (100 procent). Maar ten tijde van de tapuitenringerij in Berkheide was niet eens de helft van de zeventien aprilmaanden even warm of warmer dan de koudste Vogelduin-maand; slechts zes van de zeventien, 35 procent, was even warm of warmer dan 8,4 graden. Daarnaast was in de zeventien onderzoeksjaren tussen 1966-1991 geen enkele april warmer dan 9,3 graden; tussen 2007-2015 was dat in vijf van de acht jaar het geval, met vier aprilmaanden zelfs warmer dan twaalf graden. De koude aprilmaanden zijn verdwenen, de warmere maanden van toen zijn de koudere van nu geworden en de nieuwe toppers zijn bijna surrealistisch vergeleken met de periode tot 1980.

De volgende vraag is of tapuiten eerder zijn gaan broeden in de

loop van de jaren, wat moet blijken uit het ringmoment. Daartoe heb ik de gemiddelde ringdatum van de eerste drie nesten per jaar bepaald en die uitgezet tegen het jaar omdat ik geïnteresseerd ben in het legbegin van de populatie. Dit is een gebruikelijke manier van doen omdat sommige paartjes misschien wel uitermate vroeg leggen en de rest van de populatie wat later begint. Door de eerste drie nesten te middelen krijg je een prima beeld van het legbegin van een populatie. Net zoals de apriltemperatuur stijgt, vervroegt de ringdag in de loop van de jaren (figuur 7, rechts): de Vogelduin-jongen worden eerder geringd dan de Berkheide-jongen vijftientig jaar geleden, zoals verwacht, want veel zangvogels zijn de afgelopen decennia eerder begonnen met de eileg.

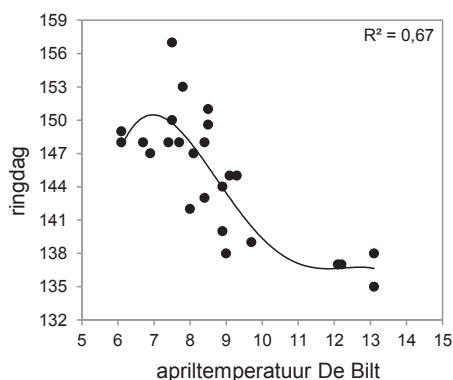
Daarna heb ik iets meer detailniveau in de relatie tussen jaar en ringdag aangebracht door te bepalen in hoeverre de apriltemperatuur de ringdag van de nestjongen bepaalt (figuur 8). Ook hier voldoen de jongen aan de verwachting, want hoe warmer de aprilmaand is, hoe eerder de jongen geringd kunnen worden. Kijk eens hoe vroeg de jongen uit de vier warmste jaren zijn geringd. Bij een apriltemperatuur lager dan 8,0 graden wordt geringd op dag 149, gemiddeld (29 mei) en boven de twaalf graden is dat dag 137 (17 mei), een verschil van twaalf dagen. Toch kunnen tapuiten hun eileg niet onbeperkt vervroegen; er zal altijd een periode tussen aankomst en leg zitten, hoewel die periode kan variëren van een enkele dag tot enkele weken.⁶ Je kunt je afvragen of tapuiten in de toekomst niet nog veel eerder kunnen gaan leggen. Misschien kan dat wanneer de apriltemperatuur verder stijgt, maar of, als extreem voorbeeld, de februaritemperatuur ooit dusdanig zal oplopen dat tapuiten ook dan al genoeg voedsel kunnen vinden is een tweede. Daarnaast speelt er ook een genetische kant: vertrek uit de Sahel naar het Vogelduin is deels genetisch bepaald. Er gaat tijd overheen voordat het treksysteem is aangepast. Een Amerikaanse zangvogel bijvoorbeeld, de blauwe zwartkeelzanger, broedt eerder wanneer het voorjaar warm is en die vervroeging wordt mogelijk gemaakt door de periode tussen aankomst in het broedgebied en het begin van de nestbouw te verkorten en niet doordat de vogels eerder aankomen uit hun tropische overwinteringsgebieden.⁷ Vermoedelijk geldt dat voor veel trekkende zangvogels. Voor nu lijkt het erop dat tapuiten niet eerder



Figuur 7. **Links.** De gemiddelde apriltemperatuur in De Bilt stijgt in de onderzoeksperiode. Gemiddelden onder de 8,4 graden, de laagste apriltemperatuur in mijn Vogelduin-periode waarvan ik ook geschikte ringgegevens heb (weergegeven met de gestreepte lijn), zijn zeldzaam geworden en hoge gemiddelden komen vaker voor. **Rechts.** In de gecombineerde onderzoeksperiode is de ringdag ongeveer tien dagen vervroegd.

geringd kunnen worden dan ongeveer dag 135 (15 mei), gezien de afvlakking van de ringdag vanaf een graad of tien, maar ik kijk uit naar de toekomst en ben benieuwd wat komen gaat.

Wat kunnen deze verschuivingen in de tijd betekenen voor de populatiegroei van duintapuiten? Misschien wordt om nog te ontdekken redenen de overleving van de volwassen vogels lager of juist die van de jongen na uitvliegen en op hun eerste reis naar de stoffige Sahel. Misschien verandert de legselgrootte wel zoals bij de goed onderzochte kleine karekieten. Misschien is het broedseizoen wel langer geworden of juist niet omdat late legsels ook verder naar voren zijn geschoven omdat belangrijke prooien zijn meegekropen met de tijd en met de temperatuur. Misschien vliegen er nu meer jongen uit per jaar dan vroeger, net als bij kleine karekieten. Misschien gebeurt er helemaal niets. Maar dat laatste lijkt me onwaarschijnlijk. Stil staat de natuur nooit en elke verandering in omgevingsfactoren resulteert in aanpassing. Wie kan mee en wie blijft achter? Natuurlijke



Figuur 8. De ringdag hangt deels af van de apriltemperatuur. Ik heb geen rechte, lineaire trendlijn in de figuur gezet omdat ik vermoed dat tapuiten hun eileg niet oneindig vervroegen.

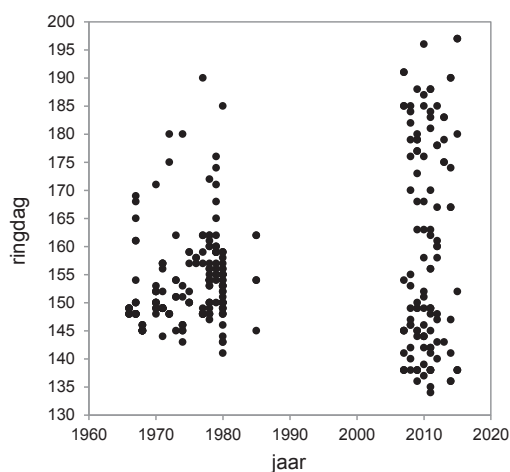
selectie houdt de druk op de ketel, in koude en in warme jaren.

Eerder schreef ik al dat tapuiten die twee keer broeden hun eerste ei op 25 april leggen en dat vrouwtjes die na een succesvol eerste broedsel geen tweede maken dat op 5 mei doen, dus tien dagen later. ‘Tapuiten die op 6 mei of later het eerste ei van hun eerste legsel leggen, hebben nooit een tweede broedsel geproduceerd in 2008-2016.’ Ik noem deze cijfers opnieuw omdat ze belangrijk zijn voor de volgende speculatie: als Vogelduin-tapuiten tegenwoordig ongeveer tien dagen eerder hun eerste ei leggen dan de Berkheide-tapuiten in de jaren 1966-1980 en gegeven de vaststelling dat vrouwtjes die tien dagen na de huidige dubbelbroeders hun leg beginnen nooit een tweede leg begonnen: zouden dan de tien dagen vervroeging meer vrouwtjes de kans geven om een tweede leg te beginnen? Dat is zeker niet uitgesloten, ook omdat het frequenter optreden van tweede broedsels bij een vervroeging van de eerste legsel ook voor andere insecteneters is vastgesteld.⁸ Zou het zo eenvoudig zijn? Zouden tapuiten in het broedseizoen dermate door magische datumgrenzen worden beknelde dat een iets te laat begin de mogelijkheid van een tweede legsel tenietdoet? Misschien. Tenzij... de insectenwereld ook integraal naar voren schuift, er dus later in het seizoen te weinig in-

secten zijn en het hele broedseizoen niet in lengte veranderd is maar alleen naar voren is geschoven. Tijd voor een blik op de gegevens!

In figuur 9 heb ik alle ringdatums van Berkheide en van het Vogelduin geplot, te scheiden door hun jaren. De Berkheide-nesten liggen dicht bij elkaar binnen een jaar, maar ook is er een aantal nesten die later in het jaar worden geringd. Dat aantal verschilt per jaar, soms een enkel nest en soms wat meer, maar vergeleken met de sterke clustering van punten tussen dag 140-160 zijn het er niet zoveel. Maar wat als de Berkheide-ringers nu midden juni al stopten met ringen? Dan worden late nesten gemist en dan ligt het voor de hand dat er zo weinig nesten worden geringd later in het jaar. Toch worden er wel late nesten geringd, dus er zijn wel degelijk ringers alert op deze nesten. Ter controle heb ik Maarten Verrips weer gemaild, die de Berkheide-situatie kent. Op mijn vraag of er tweede legsels voorkwamen antwoordde hij: 'Dat hadden we zeker opgemerkt want er waren leden van de ringgroep die tot ver na het broedseizoen door het duin zwierven. Die hadden dat zeker opgemerkt en gerapporteerd.'⁹ Die duinzwerfers hebben vast ook die late legsels gevonden die in de figuur zijn weergegeven. Het heeft er daarom alle schijn van dat tweede broedsels een zeldzaam fenomeen waren of in het geheel niet voorkwamen in Berkheide.

Dan de Vogelduin-gegevens. Die zijn veel meer gespreid in de tijd dan de Berkheide-nesten. Bovendien zijn er twee clusters te zien, een vroeg cluster rond dag 130-150 en een laat cluster rond dag 170-200. Grotendeels bestaan deze twee clusters uit eerste respectievelijk tweede legsels en alle nesten na dag 170 zijn tweede legsels of vervollegsels. Het valt me op dat deze beide clusters ongeveer evenveel nesten bevatten, hoewel het bovenste cluster iets kleiner is. Vergelijk dat eens met Berkheide! Alsof het ene Berkheide-cluster in tweeën is gescheurd tot twee Vogelduin-clusters, als gevolg van het opwarmende voorjaar.¹⁰ Daarnaast is zichtbaar dat eerste legsels eerder worden geringd in het Vogelduin dan in Berkheide, net zoals we dat hiervoor al zagen. Het is interessant dat niet alleen late legsels vaker voorkomen dan dertig jaar geleden, maar ook dat er geen indicatie is dat het broedseizoen als geheel naar voren is geschoven. Het heeft er juist alle schijn van dat het hele broedseizoen langer is dan dertig



Figuur 9. Alle ringdatums van Berkheide en het Vogelduin uitgezet tegen het jaar (dag 140 is 20 mei, dag 160 9 juni, dag 180 28 juni en dag 200 is 19 juli). De Berkheide-nesten zitten bij elkaar met een aantal later geringde nesten. Nesten in het Vogelduin vallen grofweg in twee clusters uiteen: een vroeg cluster en een laat cluster. Omdat ik niet weet welke Berkheide-nesten eerste, tweede of vervolgnesten zijn heb ik alle nesten hetzelfde symbool gegeven. Het lijkt erop dat met het verglijden van de jaren het ene Berkheide-cluster (los van de enkele late legsels) in tweeën is getrokken tot twee Vogelduin-clusters: zou vroeger broeden de mogelijkheid hebben gecreëerd tot frequentere vervolglegels (volgend op een mislukt eerste nest) en tweede legsels (volgend op een succesvol eerste nest)?

jaar geleden! Wellicht biedt tegenwoordig vroeger broeden vaker de mogelijkheid tot late legsels dan toen in Berkheide.

Het is aannemelijk dat de temperatuur van invloed is op de ringdatum van tapuiten: hoe warmer april is, hoe eerder tapuiten geringd worden. Daarnaast lijkt het er sterk op dat tweede legsels tegenwoordig vaker voorkomen dan enkele decennia terug, en dat zou een gevolg kunnen zijn van het vervroegen van de eerste legsels. Maar als er dan vaker tweede broedsels worden geproduceerd dan decennia terug en er dus in theorie meer jongen kunnen uitvliegen en dus meer jongen terugkomen, waarom is de tapuit dan zo zeldzaam en waar-

om blijven ogenschijnlijk geschikte gebieden dan verstoken van tapuiten? Ik kan me niet voorstellen dat de overleving van jongen na het uitvliegen, of van volwassen tapuiten decennia terug, hoger was dan tegenwoordig. De overleving zoals wij die hebben vastgesteld is al hoog voor een zangvogel en goed vergelijkbaar met die in andere tapuitenpopulaties. Het is waar dat jongen uit late legsels een veel lagere overleving hebben, maar in hoeverre die overleving vroeger hoger was is onbekend. Wel weten we dat late legsels toen nauwelijks voorkwamen. Zouden tapuiten vroeger grotere legsels hebben geproduceerd, waardoor meer (vroeg) jongen uitvlogen, een gevolg van grotere insectenrijkdom? Zou frequente nestpredatie, die rond 1990 is begonnen, gezien de waarnemingen te Berkheide, de kleine populaties onder de duim houden en een langdurige populatiegroei remmen? Voor beide is wat te zeggen, maar het zal lastig worden een antwoord te vinden op deze vragen.



24 Tapuitenzang

Steindepill steindepill,
á Pessari stundu
Polir bringa mín engan söng
nema Þinn.

Stefán Hörður Grímsson, 1919-2002¹

Alles wat snavels heeft zingt in het voorjaar, behalve het vogelbekdier in zijn Tasmaanse beek natuurlijk. 's Morgens in het duin zingen de grasmussen, de roodborsttapuiten, de boomleeuweriken, de graspiepers, blauwborsten, kneuen en heggenmussen, en ook snorren er sprinkhaanzangers. Wanneer een vrouwtje gevonden is zwijgen de mannetjes, voor even, want zodra het vrouwtje broedt of zodra de jongen uit het eerste nest zijn uitgevlogen begint een aantal soorten opnieuw met zingen. En de rankbenigen, waar zijn die? Ik heb me vaak afgevraagd waarom tapuiten zo zwijgen, want zingen doen ze spaarzaam. Zelfs ongepaarde mannetjes zingen niet heel veel, ook niet in 2011, toen er nog ongeveer twintig mannetjes in het Vogelduin huisden. Toch hebben ze alle een vrouwtje en sommige twee, dus de zangfrequentie is voor tapuiten in orde.

Als net begonnen duinsluiper vond ik het maar raar dat een zangvogel, anders dan de veelzingende roodborsttapuit, nachtegaal en grasmus, zo weinig zingt. Ik begreep dit niet en kon alleen maar bedenken dat mijn tapuiten misschien wel weinig zingen omdat de populatie zo klein is, waardoor ze toch wel aan de vrouw komen omdat de concurrentie betrekkelijk gering is. Dit is een bekend verschijnsel bij vogels en heeft lastige consequenties voor het al dan niet opmerken van dungezaaide vogels. Totdat we met een gezelschap van Zweedse, Duitse, Italiaanse en Engelse tapuitenonderzoekers aan het Jeverbier

zaten in Wilhelmshaven, een troosteloze stad waar het befaamde Institut für Vogelforschung zit, dat onderzoek doet naar trekstrategieën van tapuiten. Iedereen beaamde dat tapuiten zo weinig zingen vergeleken met andere soorten! En niemand had daar een verklaring voor die ook de volgende dag nog overeind bleef. Laten we eerst eens bekijken wat voor geluiden de tapuiten eigenlijk maken, in duin en hei, voordat we ons verliezen in onbevredigende speculaties over de zangfrequentie van tapuiten, waardoor we misschien kwantiteit met kwaliteit gaan verwisselen.

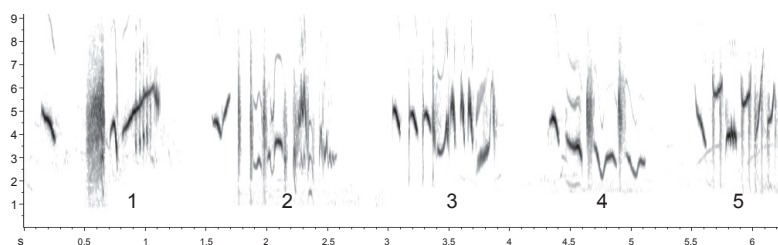
Soms zingen tapuiten natuurlijk wel en frequenter zingen doen ze met name wanneer enkele ongepaarde mannetjes in elkaars nabijheid hun territorium verdedigen, zoals op het Aekingerzand. Vroeg in de morgen, wanneer gras en hei zwaar bedauwd zijn en Venus zichtbaar is in de bleekblauwe lucht, dragen de geluiden ver. Mooi is dan de mengeling van tapuitenzang met de zang van veld- en boomleeuweriken. Tapuiten zingen vaak vanuit de toppen van kleine eikjes of grove dennen. Soms vliegen ze al zingend omhoog om zo hun zang verder te laten dragen over heuveltjes en vegetatie. Hun witte staarten spreiden ze uit in de vlucht, waardoor deze opvallen, zeker wanneer ze beschenen worden door de opkomende zon.

Sie... sie... sie... kgrrrrr... tjududu! Sie... sie... kgrrtudeluuu! Tggg... tggg, tsiepieluupieluu. Kgrrtjoewielie! Kgrrtjoewiewie! Daar zingt een tapuit. Het is zaterdag 9 mei 2013 en ik ben net na zonsopkomst op het Aekingerzand, beladen met geluidsrecorder en paraboolmicrofoon, om tapuiten te beluisteren en hun zangen te vangen op de recorder. Snel de kabel aansluiten op de microfoon en vervolgens op de recorder, koptelefoon op en klaar voor de eerste tapuit. Het is wat nevelig en de zon staat net verkeerd om de ringen goed af te lezen van dit zingende mannetje. Door de telescoop zie ik in ieder geval een metalen ring aan zijn linkerpoot, maar de kleurring kan ik niet aflezen. De rechterpoot zit mooi voor een takje, waardoor de kleuren goed zichtbaar zijn: een zwarte kleurring zit boven een gele kleurring, dus dan wordt deze vogel in mijn aantekeningen xxME-zwGL ('xx' slaat op de onbekende ring, 'ME' op de metalen ring, 'zw' is de zwarte kleurring en 'GL' de gele). De vogel zingt fanatiek, maar vliegt ook veel rond, dus ik moet flink in beweging blijven, en daar-

om laat ik de telescoop maar even staan achter een boompje. Wanneer de tapuit iets verder weg zit draai ik het opnameniveau omhoog, zodat ik hem toch nog goed kan horen. Tientallen zangen hoor ik door mijn koptelefoon en ze worden weggeschreven op de geheugenkaart in de recorder. Ik heb vandaag geen hoger doel dan veel zangen op te nemen om die thuis tot sonogrammen om te werken, visuele weergaven van het geluid met tijd op de horizontale as en de toonhoogte in kilohertz op de verticale as. Pas wanneer je een geluid ziet kun je er wat mee.

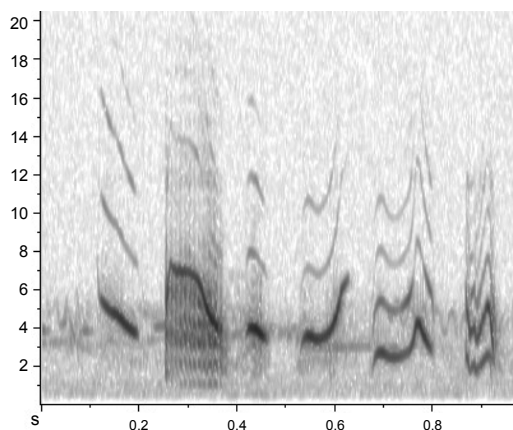
Voor nu ben ik geïnteresseerd in de vraag hoeveel zangen een mannetje kent en zingt. De verzameling van zangen noemen we een zangrepertoire. Ik heb geen idee wat ik kan verwachten omdat nog nooit iemand in sonogramdetail naar de zang van tapuiten heeft gekeken (of geluisterd). Sommige vogels hebben een zangrepertoire van enkele zangen, zoals koolmezen, die in februari zingen wanneer sneeuwkllokjes bloeien tussen dorre eikenbladeren in het park. Voor andere soorten is het lastig het aantal verschillende zangen vast te stellen, omdat deze soorten altijd andere zangen hebben: zij stellen die al zingend samen uit enkele tientallen 'syllaben'. Deze syllaben vormen de woorden van hun zang, van de boodschap die zij de wereld in bazuinen. De rietzanger² en de grote karekiet³ hebben bijvoorbeeld enkele tientallen korte syllaben waarmee ze hun lange zangen zingen. Grasmussen kunnen een repertoire hebben van meer dan zeshonderd verschillende woorden.⁴ Hoe besluit een zingende grasmus elke keer welke syllabe hij nu gaat zingen? Hoe vaak gebruikt hij syllaben opnieuw en zijn er favoriete klanken bij? De actieve grasmusonderzoeker Balsby heeft ook laten zien dat grasmussen die voor het eerst uit Afrika terugkomen in het voorjaar een veel kleiner syllaberepertoire hebben dan mannetjes die ouder zijn. Dat is ook aangetoond bij de hierboven genoemde twee rietvogels. Maar van tapuiten weten we helemaal niets. Ik ook niet, dus hoog tijd om me ook in dit tapuitenaspect te verdiepen.

Zo grondig als de onderzoekers van de genoemde drie vogelsoorten heb ik de zaak niet aangepakt, maar dat gaat nog wel gebeuren. Van enkele mannetjes heb ik honderd tot honderdvijftig zangen opgenomen.



Figuur 10. Sonogrammen van vijf zangstrofen van mannetje XXMEZWGL, opgenomen op het Aekingerzand op 9 mei 2013. Elke strofe duurt ongeveer een seconde (horizontale as) en is ongeveer tussen de twee en zes kHz hoog (verticale as).

In figuur 10 heb ik de sonogrammen van vijf verschillende tapuiten-zangen neergezet. Op de horizontale as staat de tijd in seconden weergegeven en op de verticale as de hoogte van het geluid in kilohertz, lopend van een tot negen kHz. Omdat niet iedereen naar sonogrammen kijkt loop ik alle vijf de zangen af. Zang 1 begint met een korte fluittoon die daalt van ongeveer vijf kHz naar ongeveer 3,6 kHz. Na deze fluittoon volgt een brede band met ruis die bijna het hele spectrum beslaat. Deze klank is typisch voor tapuiten, maar ook zwarte roodstaarten, en vast nog een paar andere vogels, maken dit soort klanken. Na de ruis volgt een omgekeerde ‘✓’: een korte snelle stijging gevolgd door een sterke daling. De laatste syllabe in deze zang is een combinatie van een aanvankelijk stijgende fluittoon met een stuk of zes korte tek-roepen, de hoge verticale strepen. Zang 2 begint met een opvallende ‘✓’, gevolgd door een mengeling van scherpe tek-roepen (de zwarte verticale lijnen) en een golvende fluittoon. De laatste klank van zang 2 is wat rommelig. Zang 3 begint met fieuw-tek, fieuw-tek, fieuw-tek, gevolgd door een stijgende fluittoon en drie snelle tonen die eerst stijgen en dan dalen. De laatste klank is een wat ruisende opgaande fluittoon. Ruisend, omdat de sonografische weergave een vrij brede klank laat zien. Daardoor wordt de klank minder puur, zoals de eerste drie fieuw-klanken in zang 3. Zang 4 ziet er mooi uit, een op en neer kabbelend beekje met twee tsh-tsh-klanken erin, de brede en vooral hoge verticale strepen.



Figuur 11. In deze geluiden van man XXRDRZME (Aekingerzand, 5 mei 2013) zijn de boventonen duidelijk zichtbaar, als een veelvoud van de frequentie van de grondtonen. Tel maar na.

Die zijn minder scherp dan die in zang 3, omdat ze wat breder zijn. De laatste zang in dit overzicht, zang 5, doet tamelijk oosters aan door de kromme vlaggetjes aan de verticale lijnen – een mooie figuur.

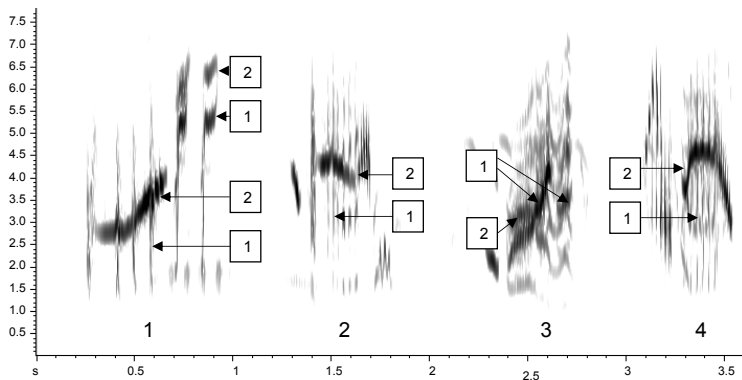
Als u goed kijkt naar zang 2 en 4 ziet u de verschillende toonvormen gestapeld op elkaar, als schaduwen. In figuur 11 zijn deze stapelingen nog duidelijker zichtbaar: deze stapels bestaan uit boventonen van de grondtoon en zij bevinden zich op veelvouden van de frequentie van de grondtoon. In deze figuur staan zes afzonderlijke tonen: de grondtoon van de eerste toon daalt van ongeveer 5,9 kHz naar ongeveer 3,8 kHz. Dat betekent dat de eerste eventuele boventoon zal verschijnen dalend van tweemaal 5,9 is 11,8 kHz naar tweemaal 3,8 is 7,6 kHz. Dit harmonisch geheel zorgt ervoor dat roepjes suizender klinken dan roepen zonder boventonen – niet alle roepjes hebben noodzakelijkerwijs boventonen.

In tegenstelling tot mensen kunnen vogels geluiden produceren met zowel de linker- als de rechterkant van hun syrinx.⁵ Ze hebben als het ware twee strottenhoofden, en daarmee kunnen zij met zichzelf

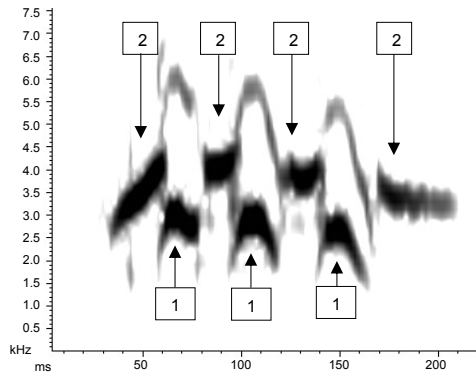
een duet zingen. De twee zijden van de syrinx produceren grofweg geluiden van verschillende toonhoogte, waarbij de geluiden van de linkerzijde lager zijn dan de geluiden van de rechterzijde, zodat vogels over een grote bandbreedte kunnen zingen.⁶ Aan degenen die alleen luisteren gaat dit duet vaak ongemerkt voorbij, maar door zowel naar het sonogram te kijken als tegelijkertijd te luisteren wordt het veel duidelijker.⁷ Het is alleen lastig dat vogels zo snel zingen, en tapuiten vormen geen uitzondering, waardoor je de exacte klank van een subtiel sonogramfragmentje met geen mogelijkheid kunt horen. Gelukkig kun je de geluiden ook vertraagd afspelen; ik luister graag op maar 10 procent van de originele snelheid. Zo kun je de lijnen en golven prima volgen in je sonogram. Een openbaring en vaak viel mijn mond open van verbazing over de klanken die ik zo hoorde. Zelfs de twee stemmen zijn te onderscheiden, in afwisseling met elkaar. Het is verbluffend hoe zo'n diertje zijn beide stemmen kan controleren en kan laten samengaan, uit elkaar kan laten lopen en weer kan laten samengaan in volstrekte harmonie.

In figuur 12 heb ik vier sonogrammen gezet waarin de klanken van beide stemmen gelijktijdig te zien zijn. Hoewel de linkerzijde de lage klanken zal produceren en de rechterzijde van de syrinx de hogere klanken, heb ik hier de twee zijden met de cijfers 1 en 2 weergegeven omdat ik niet zeker weet welke klanken door welke zijde worden gemaakt.

In de linkerfiguur bijvoorbeeld produceert stem 2 de opgaande fluittoon terwijl stem 1 tegelijkertijd scherpe tak-geluiden produceert. Aan het eind van deze zang produceren beide stemmen samen perfect synchroon de dubbele vlaggetjes, waardoor die klank wat diffuus wordt. Zang 2 laat weer een fluittoon zien, door stem 2, en een snelle opeenvolging van tek-roepjes van stem 1. De derde zang ziet er nogal spaghetti-achtig uit: op het eerste gezicht een rommeltje, maar als je wat langer kijkt valt dat mee. Stem 1 produceert de dikke zwarte opgaande fluit van ongeveer twee kHz naar iets boven de vier kHz. Op ongeveer 2,6 seconde stopt stem 1 een fractie van een seconde, maar fluit dan opnieuw een korte noot, aangegeven met de langste pijl van stem 1, van tussen de drie en 3,5 kHz. Stem 2 produceert één aanhoudende fluittoon, waarvan het begin is aangegeven



Figuur 12. Vier zangen waarin tapuit xxMEZWGL met zichzelf een duet zingt: de twee strottenhoofden van de vogel zijn tegelijk actief. Ik heb de stemmen een verschillend cijfer gegeven (1 en 2) en de pijlen wijzen de klank aan die elke stem produceert.



Figuur 13. Een klein maar fijn onderdeel van een zang van tapuit xxRDRZME (Aekingerzand, 5 mei 2013). Weer zijn de twee stemmen aan het werk, in wisselzang deze keer met een uiterst kleine overlap. De klanken van stem 1 (rond drie kHz) hebben een boventoon (rond zes kHz).

door de pijl van stem 2 bij ongeveer 2,9 kHz. Na een korte klim daalt deze toon en kruist hij de eerste toon van stem 1 op 2,5 seconden en na een laagste klank van 1,8 kHz klimt deze toon weer naar ongeveer 2,3 kHz, het laatste stuk in harmonie met noot 2 van stem 1. Zang vier, ten slotte, laat een n-vormige fluittoon zien van stem 2 en een snelle serie tek-roepjes van stem 1.

In figuur 13 laat ik nogmaals de twee stemmen in actie zien in een zeer kort fragment. In ongeveer 170 milliseconden (0,17 seconde) wisselt dit mannetje zijn twee stemmen op een verbluffende manier: stem 2 begint met een rijzende fluittoon en stem 1 haakt net voor het abrupte einde van deze fluittoon in en produceert een lage fluit, gevolgd door de hoge fluit van stem 2, gevolgd door stem 1 en nogmaals 2, gevolgd door 1, waarna stem 2 de laatste toon fluit. Ik heb dit fragment misschien wel dertig keer achter elkaar beluisterd, op een tiende van de normale afspeelsnelheid. Je hoort de twee stemmen, je hoort het gesprek, de wisselwerking, beide stemmen hebben een net verschillende klank. Prachtig! Allemaal naar buiten met een microfoon om tapuiten op te nemen, of roodborsttapuiten of goudhanen... Er is veel moois te ontdekken.

Ondertussen heb ik van de opgenomen zangen van twee mannetjes sonogrammen gemaakt en ben ik, niet gehinderd door enige eerder gepubliceerde kennis over tapuitenzang, de sonogrammen gaan inspecteren. Hebben tapuiten een aantal verschillende zangen die ze herhalen in al dan niet vaste volgordes (zoals de koolmees), of hebben ze geen vaste zangen, maar een kleiner of groter repertoire aan syllaben waarmee ze hun zangen maken? Al snel blijkt dat ze niet over een aantal vastomlijnde zangen beschikken. Dat is jammer, want dat zou het leven vereenvoudigen en dan zou je bijvoorbeeld kunnen bepalen of er vaste volgordes zijn in de cyclus waarmee de zangen worden gezongen. Waarom zou zangtype 1 dan bijvoorbeeld veel vaker worden gevolgd door zangtype 3 en niet door zangtype 2? Nee, tapuiten lijken type 2-zangers te zijn: op basis van hun hoofd vol woorden maken ze hun zinnen.

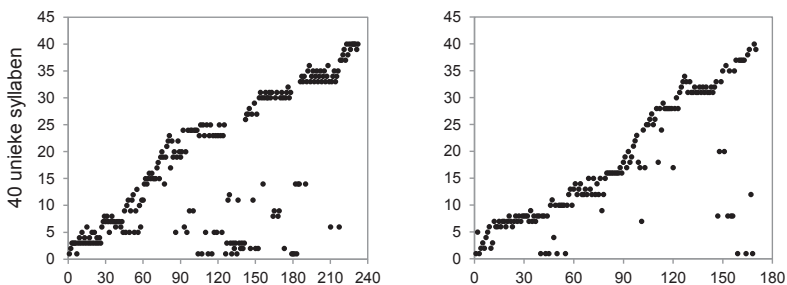
Een moeilijk punt is wanneer een klank precies een syllabe is. Dat is een zo groot mogelijk deel van een zang dat onveranderd ook in andere zangen wordt gebruikt. Soms is zo'n fragment heel klein en

bestaat het uit één enkele noot. Soms is het groter en omvat het meerdere noten. Maar dat betekent niet dat dat ook bij langer luisteren het geval is: soms blijkt veel verder in de opname dat een syllabe alsnog in tweeën moet worden gesplitst omdat in een bepaalde zangstrofe toch maar één deel wordt gebruikt. Om een voorbeeld aan de hand van twee regelmatig terugkerende onderwerpen in dit boek te geven, in de vorm van een woord: stel ik vind de syllabe ‘tapuit’ en ik zie dat deze klank af en toe weer wordt gebruikt. Dan blijkt een eindje verder in de opname alleen ‘tap’ te worden gebruikt en wel samen met een nieuwe syllabe, zodat je ‘biertap’ kunt lezen. In dat geval splits ik de syllabe ‘tapuit’ dus alsnog in de twee nieuwe klanken ‘tap’ en ‘uit’.⁸ De consequentie is dat een langere opname niet alleen volstrekt nieuwe syllaben kan blootgeven, maar ook dat oude moeten worden gesplitst. In feite komt dit overeen met de opmerking van tapuitenonderzoeker Peter Conder wanneer hij schrijft dat ‘some males repeat certain songs or even sections of song before the phrase is changed, sometimes abruptly and on other occasions with only slight variations’.⁹

Sonogram na sonogram ben ik afgegaan en unieke syllaben heb ik uitgeknipt en opgeplakt. Dat is voor mij, vooralsnog, een stuk sneller dan gemier in de computer. Eerst heb ik een twaalf minuten lange opname van mannetje XXMEWIWI bekeken, die ik op 9 mei 2013 heb opgenomen op het Aekingerzand. In deze twaalf minuten heb ik tussen 233 syllaben veertig unieke onderscheiden. Vervolgens heb ik de 233 geluiden in chronologische volgorde gezet (horizontale as) en uitgezet tegen hun nummers van 1 tot 40 (verticale as), zie figuur 14, links. Dit geeft een inkijkje in hoe deze tapuit aan het zingen was, die dag. Hij begint natuurlijk met nummer 1, dan 2, dan een paar keer nummer 3 achter elkaar, weer 1 en dan weer een aantal keer 3 met af en toe een 4 of een 5 ertussendoor. Dan, wanneer hij ongeveer tweeëntwintig syllaben heeft gezongen, laat hij nummer 3 voor wat het is en gaat verder met andere klanken. Vaak zingt dit dier een bepaald geluid een aantal keer vlak na elkaar, al dan niet gemengd met een ander geluid, om vervolgens weer nieuwe syllaben te zingen. Naarmate de tijd verstrijkt neemt het aantal unieke geluiden (de verticale as) gestaag toe, min of meer in een rechte lijn. Soms zingt hij toch weer syllaben uit het begin van de opname, zichtbaar als de

punten die een eindje onder de opgaande lijn liggen, zoals een aantal keer nummer 1 tussen 100 en 120, nummer 2 tussen 130 en ongeveer 155, enzovoort. Er is nog geen spoor van afvlakking wat het verschijnen van nieuwe geluiden betreft en ik ben benieuwd hoe groot het repertoire van dit mannetje zal zijn. Ook bij het tweede mannetje dat ik heb opgenomen, xxMEZWGL, heb ik toevallig veertig unieke geluiden onderscheiden, tussen de 170 opgenomen geluiden in een minuut of tien. Ook bij dit dier is er nog geen spoor van afvlakking te zien in de gestaag oplopende reeks nieuwe syllaben (figuur 14, rechts). Panov vond bij andere tapuiten een grote variatie in het aantal syllaben dat gebruikt werd. Zo heeft de woestijntapuit blijkbaar een beperkt aantal maar de Finsch' tapuit een groot aantal syllaben tot zijn beschikking: in vijfentwintig zangen onderscheidde Panov er achttien.¹⁰

Wat intrigerend dat deze twee tapuiten telkens nieuwe syllaben gebruiken in hun zang! Waar zal de stijgende lijn gaan afvlakken en wat zou er gebeuren wanneer zij al hun unieke geluiden hebben gezongen? Beginnen ze weer van voren af aan en zal er naast de nu verschijnende stijgende lijn weer een opklimmen? Of misschien blijven



Figuur 14. **Links:** Opname van mannetje xxMEWIWI op het Aekingerzand (9 mei 2013). Dit mannetje zong 233 syllaben in ongeveer twaalf minuten. Veertig van deze 233 syllaben zijn uniek en deze veertig zijn de woorden van zijn lied, althans, in deze korte opname. **Rechts:** Dit mannetje, xxMEZWGL, zong 170 syllaben in ongeveer tien minuten op het Aekingerzand (9 mei 2013). Toevallig zong dit mannetje ook veertig unieke syllaben, net als bovenstaand mannetje.

ze altijd nieuwe fragmenten toevoegen, enkele duizenden, en leren ze altijd bij? Een Noord-Amerikaanse vogel, de rosse spotlijster, heeft een repertoire van ongeveer tweeduizend zangen, minimaal!¹¹ Zulke kleine hersentjes en dan keer op keer de keuze maken langs mij onbekende lijnen over welk geluid het beste kan volgen op het vorige. Bijzonder, dat zo'n dier een syllabe soms maar één keer gebruikt en andere een aantal keer. Waarom zou hij dat doen? Misschien bedenkt hij ze wel terwijl hij fluit en bevallen sommige syllaben hem niet? Of vertellen ze niets over zijn kwaliteiten of zijn ze juist te lastig te fluiten of passen ze op dat moment niet, tonaal gezien, achter de zojuist gefloten klank?

Al sinds 2014 neem ik me elk jaar voor om toch echt meer zang op te nemen, maar het is er nog niet van gekomen. Dan maar in 2019. Ik zal dan de definitieve opnamen maken, urenlang een aantal tapuiten opnemen om zo de omvang van hun syllaberepertoire, hun woordenschat vast te stellen. Ik maak me sterk dat ze de goed onderzochte grote karekiet en rietzanger zullen verslaan... Ja, ik moet nodig veel meer zang opnemen, volgend jaar in de ochtendschemering.

De zangen die ik hierboven besproken heb worden door Peter Conder geschaard onder de 'territoriale zang' dan wel 'luide zang' (*loud song*). Dit is de korte zang die mannetjes ten gehore brengen in de korte baltsvluchten of vanuit de toppen van duinen, muurtjes of eikjes. Een energiek gebeuren van fluitende, melodieuze klanken afgewisseld met harde krassende of krakende klanken die een breed geluidsspectrum beslaan. Wanneer ik deze krassende en krakende geluiden vertraagd afspeel klinken sommige noten curieus hol of galmend, maar dat doen ze lang niet allemaal. Een heel merkwaardig geluid, alsof het geluid galmt door een gletsjerdal met steile, kale wanden. Volgens Conder gebruiken mannetjes de territoriale zang vooral wanneer ze nog ongepaard zijn en ze territoria verdedigen tegen andere mannetjes. Niet zozeer om een vrouwtje te lokken, noch om een vrouwtje dat de territoria afdaat van zijn kwaliteiten te overtuigen en haar te doen besluiten voor hem te kiezen. Nee, om een vrouwtje te versieren zou een mannetje gebruikmaken van een zachte zang, een kabbelend murmelen, door Conder aangeduid met 'subzang'. Dat is een term die de meeste vogelaars associëren met de

nazomer of het vroege voorjaar. In de nazomer zouden jonge vogels hun echte zang voor komend voorjaar alvast oefenen in de vorm van een zachte zang. Zonder het bestaan van deze subzang als praktischles richting de schallende ‘voorjaarszang’ in twijfel te trekken – er is immers veel bewijs dat vogelzang zich zo ontwikkelt in een individu – is het ook waarschijnlijk dat tapuiten naast hun territoriale zang beschikken over een zachte zang voor andere doeleinden. Dit is niet de subzang als opstap naar het echte werk – deze zachte zang is het echte werk en ze oefenen dus niet per se slechts de territoriale zangen wanneer in augustus de bramen rijpen.

Ik denk dat Conder gelijk heeft wanneer hij deze prevelzang leert aan het veroveren van een vrouwtje. Zo kan ik me herinneren dat ik in 2009 een tapuit die territoriaal zong aan het observeren was in het Vogelduin. Opeens veranderde zijn zang volkomen, de zang werd veel drukker en prevelender, de vogel scharrelde over de grond en al snel bleek dat er een vrouwtje zijn territorium was binnengekomen. Nadat dit vrouwtje weer was doorgevlogen ging het mannetje over op zijn territoriale zang. Conder heeft soortgelijke waarnemingen bij tapuiten gedaan, en het zou goed kunnen (waarom zou een tapuit uitzonderlijk zijn?) dat meer vogels dan gedacht over zo’n zachte sensuele zang voor het moment suprême beschikken. Ook de geluidenmannen die samen The Sound Approach vormen beschrijven in hun eerste boek dit soort fluisterzangen, die gebruikt worden op speciale momenten. Mogelijk, zo schrijven zij, ‘zijn deze zangen de ultieme uitkristallisering van de subzangen die door sommige vogels in de nazomer en later worden geoefend, totdat de zangkwaliteiten van het individu het hoogste niveau van perfectie bereikt hebben’.¹² Sarah Collins, ten slotte, beschrijft hoe bij een aantal vogelsoorten mannetjes verschillende zangen gebruiken voor het verdrijven van andere mannetjes en voor het veroveren van een vrouwtje. Vaak zijn langere, complexere zangen voor vrouwtjesoren bestemd.¹³

De sensuele zang van tapuiten, om het zachte murmelen zo te noemen, kan heel zacht zijn. Zo was ik in 2009 op het Aekingerzand met mijn microfoon aan het rondsluipen en zag ik erg vroeg in de morgen een zwiggende tapuit op de grond zitten, geringd en wel. Ik zette de telescoop op om de ringen af te lezen. Terwijl ik naar de tapuit keek, een jong mannetje, zag ik zijn snavel en keelveren bewe-

gen. Toch hoorde ik niets, hoewel ik dichtbij stond, op een meter of twintig afstand. Ik zette de koptelefoon op, de recorder aan en luis-terde door de paraboolmicrofoon, en ja, de vogel was heel druk aan het zingen! Ongelofelijk, een stroom van klanken, en niet zomaar klanken, maar ingewikkeld klinkende klanken met veel geknars en veel imitaties van boomleeuwerik, kneu, witte kwikstaart, boeren-zwaluw, bijeneter, zwarte specht, groene specht, geelgors en onge-twijfeld nog een aantal. Ook zag ik op het sonogram een paar erg hoge klanken, van 10,4 kHz, die ik nog niet had gezien in gewone territoriale zangen. Misschien zijn die lastig te produceren en laat een mannetje zo zien dat hij een topper is? Vergeleken bij deze druk-ke zachte stroom van klanken schenen de territoriale zangen mij maar eenvoudig toe! Toch zag ik geen vrouwtje, maar ik vermoed dat zij in de buurt is geweest of dat het mannetje dat op korte termijn verwachtte. Dit was geen oefenzang want alle elementen waren per-fect uitgevoerd, en indien herhaald, zagen de elementen er op het sonogram exact hetzelfde uit. De vogel was heel bewust zo zacht aan het zingen, en misschien wel heel sensueel voor een vrouwelijke ta-puit met haar hazelnootkleurige ogen? Ik moet veel meer het veld in met microfoon en met wat geduld – en met wat geluk.



Vooruitblik

By Zomerdag door 't Duin gaende of rydende, heb ik my meest altoos vermaekt gehad met zekere Gezelligheid van dit Vogeltje... en men zal daer op lettende, voor all omstreeks van 't Kastrikomsche Duin, het zelfde kunnen opmerken.

– Cornelis Nozemann et al., 1784¹⁴

Nu ik aan het eind van dit boek gekomen ben kan ik de vraag niet langer uitstellen: is er toekomst voor de tapuit in Nederland? Meer dan 230 jaar geleden kwam de tapuit al voor in de duinen bij Castricum, getuige het citaat hierboven – zou hij daar over nog eens 230 jaar ook voorkomen, rond het jaar 2250?

Er wordt wel geschreven dat onderzoekers graag de nadruk leggen op alles wat verkeerd gaat in de natuur en onvoldoende oog hebben voor wat goed gaat. Dan wordt er een lijst bij gepakt waaruit blijkt dat er nog nooit zoveel soorten in Nederland hebben gebroed als tegenwoordig en dat de kraanvogel, de zeearend en de visarend weer binnen 's lands grenzen huizen. En dat dat dan komt door specifiek en uitgekiend beheer, waardoor deze soorten – die in heel Europa sterk toenemen op elke plek waar ook maar grote plassen zijn met bomen – weer zijn teruggekeerd. Alle knelpunten zijn weggenomen! Gouden tijden voor de communicatiedeskundigen en leve het positivisme. Of het waar is of niet doet er niet toe. Maar achteruitgaande en verdwijnende soorten... wat is daar aan te doen? Wat zijn de knelpunten en kunnen die niet worden weggenomen als dat bij het rijtje tot de verbeelding sprekende reuzen wel kan? Laten we oppassen voor negativisme, maar ook zeker voor positivisme.

Het grote punt is, zoals wel vaker gememoreerd in dit boek, dat we van veel soorten die achteruitgaan in aantal niet goed weten wat

nu precies de knelpunten zijn (evenmin weten we altijd waarom andere soorten toenemen in aantal: hoe kunnen roodborsttapuiten nu in aantal toenemen in het agrarisch gebied terwijl diezelfde gebieden eerder verlaten werden? Hoe kunnen nachtzwaluwen zo in aantal zijn toegenomen tegen de negatieve nachtvlindertrend in?). Een ander belangrijk punt is dat we over het algemeen, ook bij tapuiten, pas laat gaan kijken wat er écht aan de hand is, wat er in het veld gebeurt. Pas wanneer populaties heel klein of te klein zijn sijpelt het besef bij overheden door dat er weer soorten op de nominatie staan om te verdwijnen uit ons land. De resterende populaties zijn dan te klein en te ver in de gevarenzone beland, zodat andere factoren een rol gaan spelen die wellicht de grootschalige, oorspronkelijke knelpunten versluieren en aan het oog onttrekken.

Het is daarom verheugend dat verschillende terreinbeheerders van dit laatste probleem doordrongen zijn en knelpuntonderzoeken mogelijk maken naar soorten die nog niet zo zeldzaam zijn als tapuiten. Kennis van deze soorten leert beheerders meer over het door hen beheerde natuurgebied – hoe passen soorten in hun landschap en waarom gebeurt er wat we zien in het veld? Vergelijkend onderzoek geeft een beeld van het functioneren van een aantal soorten met overeenkomende eigenschappen (dezelfde nestplaats bijvoorbeeld, of dezelfde prooikeuze) en een ogenschijnlijk overeenkomende ecologie, terwijl die soorten verschillen in hun populatiegrootte. Vergelijk maar eens een stabiele populatie met een achteruitgaande populatie: wat zijn de verschillen? Zo ben ik begonnen met de vergelijking van de broedecologie van tapuit, roodborsttapuit en graspieper, maar voor ieder landschap of iedere habitat kun je een set soorten bedenken. Ga niet alleen (kleur)ringen, want dan blijven de causale mechanismes van een eventuele slechte overleving buiten beeld. Doe ook veldonderzoek, gericht op de broedecologie, gedurende een aantal jaar en in een aantal gebieden, want dat kan veel relevante kennis opleveren over de eventuele knelpunten van een langzaam verdwijnende maar vooralsnog algemene zangvogelsoort.

Voor onderzoekers is dit ook aantrekkelijk, zeker wanneer grote landelijke geldschietters meer gaan inzetten op dit soort ‘ouderwetse’ veldecologie: er is in fundamenteel opzicht allerlei interessants te vinden, maar ondertussen speur je, in meer toegepaste zin, ook knel-

punten op. Kennis om de kennis als begin van een aaneenschakeling van feiten, hypothesen, van ideeën en wie weet zelfs inzichten en uiteindelijk betere bescherming.

Edward Wilson, de grote mierenkenner, schrijft over wolfsspinnen die hij toevallig zag, ronddwalend met een zaklamp door het nachtelijke Braziliaanse Amazonewoud: 'Wanneer ze werden beschoren, bleven de spinnen als bevroren staan, waardoor ik hen op handen en voeten kon benaderen en bijna op hun eigen niveau kon bestuderen. Ik kon een breed scala van soorten onderscheiden met betrekking tot grootte, kleur en harigheid. Ik realiseerde me hoe weinig er bekend is over deze schepsels van het regenwoud, en hoe enorm bevredigend het zou zijn om maanden, jaren, de rest van mijn leven op deze plek door te brengen, tot ik elke soort bij naam en elk detail van hun leven zou kennen.'¹⁵ Een heerlijk vooruitzicht, maar voor nu houd ik mij met tapuiten bezig, tot ik elk detail van hún leven ken. En wat iemand ook moge denken: ik zeg dit vrij van welke spot dan ook. Pas wanneer we in detail het leven van een vogel in zijn omgeving kennen, kunnen we gericht beschermingsmaatregelen nemen, omdat we dan een sterk vermoeden hebben wat de knelpunten zijn. En daarnaast is het leuk om te doen, ook niet onbelangrijk.

Maar, is er toekomst voor de tapuit in Nederland? Op dit moment houd ik me vast aan de gedachte dat de nog resterende tapuitenpopulaties, hoewel misschien niet allemaal, te redden zijn voor de korte termijn. Zowel in het Vogelduin als op het Aekingerzand is nestpredatie door vossen een knelpunt, maar dat is door nestbescherming te verhelpen. Predatie door marterachtigen, zoals in de Kop van Noord-Holland plaatsvond in recente jaren, is veel lastiger te verhelpen; de marter wringt zich door de mazen in het kippengaas heen. Nestkasten kunnen worden voorzien van een antimarteringang; in extremis kan zo elke vorm van nestpredatie worden ondervangen, als dat de wens is. Met nestbescherming en met een dosis geluk zijn deze populaties te redden, en die in de Kop van Noord-Holland ook.

Het is daarnaast noodzakelijk om omliggende terreinen geschikt te maken met behulp van beheermaatregelen zoals het chopperen van de verruigde vegetatie of het inscharen van bepaalde grazers. Hiermee zijn successen geboekt: in de Kop van Noord-Holland her-

vestigden tapuiten zich na chopperactiviteit in eerder verlaten, want verruigde, terreinen die omringd werden door nog bewoonde gebieden.¹⁶ Op de Landerummerheide op Terschelling zijn tapuiten teruggekomen als broedvogels en is de populatie toegenomen na drukbegrazing met schapen en geiten, gevolgd door nabegrazing met pony's. Als gevolg van deze begrazing of parallel met deze begrazing is hier ook het aantal konijnen toegenomen, waardoor er geschikte nestplekken voor tapuiten ontstonden. Voor zover bekend is het raadzaam eerst door tijdelijke drukbegrazing de verruigde vegetatie terug te zetten, waarna extensievere begrazing de vegetatie kort en afwisselend kan houden.¹⁷

Overigens blijkt begrazing door runderen, toch nog de norm in grote delen van de vastelandsduinen, geen positief effect te hebben op grondbroeders als tapuiten;¹⁸ de grazerkeuze is van belang, net zoals de manier van grazen: het jaar rond of alleen in de winter? Daarnaast is het van groot belang dat er nog tapuiten broeden in de te beheren gebieden of er zeer nabij, vanwege de plaatstrouwheid van tapuiten.

En als die populaties dan misschien gaan groeien, hoop ik dat de plaatstrouwheid afgaat nemen en dat daardoor, en doordat populaties vol raken, tapuiten over de grenzen van hun geboorteterrein heen gaan kijken. En als er dan geschikte terreinen aanwezig zijn achter hun horizon, wie weet wordt er dan weer gebroed in de nu stille duinvaleien van de Amsterdamse Waterleidingduinen, van Meijendel, van Berkheide en verschijnen nog veel later landinwaarts weer kleine populaties bij Terlet, bij Deelen, op het Rozendaalse Veld, op de Loenermark, op de Worth-Rhederheide en op de Kemperheide. Als vuurvliegjes, oplichtend als onverwachte bakens van hoop in toch wat sombere tijden.



Dankwoord

Er zijn er die het schrijven van een boek het leukste vinden wat er is, en er zijn er die daar andere gedachten over hebben – zoals Bertram Smythies, schrijver van *The Birds of Borneo*, die ten geleide een drietal citaten heeft opgenomen waaronder ‘If I’d knowed what a trouble it was to make a book, I wouldn’t a tackled it and ain’t a-going to no more’, uit *Huckleberry Finn*. Dat heeft Smythies er niet van weerhouden later nog een aantal boeken te schrijven. Ik zit ergens tussen beide categorieën schrijvers in, afhankelijk van de waan van de dag, de vooruitgang en het hoofdstuk waar ik mee bezig ben. Nu het boek voor me ligt overheersen louter gevoelens van vreugde en plezier, en gebrek aan opluchting lijkt mij ook een goed teken. Het is eigenlijk jammer dat het af is!

Er zijn nog veel niet beantwoorde vragen in dit boek, expliciet en impliciet vermeld. Dat is prima, want vogelwerk is leuk om te doen en zo blijven duin en hei roepen. Als de tapuiten dat ook maar blijven doen en niet *the way of the dodo* gaan. Het doen van onderzoek, zeg ik, mijn eigen ervaringen sterk veralgemeniserend, geeft dan ook zelden de voldoening van Het Antwoord. Onder de ontelbare onderzoekers zijn maar bitter weinig appelbomen te verdelen waaronder het aangenaam plaatsnemen is en waar je slechts door het zien van een vallende appel inzicht krijgt. Dat betekent: meer het duin in en meer lezen.

Naar aanleiding van een leuke tapuitencolumn van Caspar Jansen, schrijver en journalist, kwamen Emile Brugman, redacteur van de Vogelserie bij Atlas Contact, en ik met elkaar in contact. Of ik wel eens met de gedachte gespeeld had om een boek over tapuiten te schrijven. Ja, dat had ik wel – maar dat zou pas gebeuren over een jaar of dertig, wanneer ik fatsoenlijke kennis over de rankbenige (en daar meer of minder mee samenhangende zaken) zou hebben. Nu

ja, de wijn was smakelijk en hier is het boek! Dank voor je hulp, Emile. Ook dank ik Caspar Dullaart van Atlas Contact voor het vele gede-
tailleerde commentaar waardoor dit boek leesbaarder is geworden
door het bijschaven van al te barokke randjes!

Anderen hebben enkele hoofdstukken van commentaar voor-
zien: Rienk Slings, Nico van den Brink, Leo Zwarts en Rob Bijlsma,
zonder wie het Sahel-hoofdstuk niet geschreven had kunnen wor-
den wegens absentie van data. Chris van Turnhout heeft het hele
boek doorgenomen en veel punten ter verbetering en verduidelij-
king aangestipt, veel dank daarvoor. Ook mijn vader Adriaan van
Oosten heeft het hele boek doorgenomen en bovendien heeft hij de
Latijnse teksten over de tapuit in het Nederlands vertaald voor zijn
klassiek minder begaafde zoon. Dank pa. Mijn moeder, Welmoed
van Oosten-Douma, heeft mij gedurende het schrijven door en-
thousiast commentaar gestimuleerd en mij er daarmee, impliciet,
van overtuigd dat het wel goed zou gaan komen. Dank ma. Jos
Zwarts heeft de bijzonder mooie tapuitenschetsjes gemaakt die de
hoofdstukeinden sieren.

Dank aan Remco Versluijs, Stef Waasdorp en Frank Majoor voor
het medeverzamelen van velddata in de drie populaties. Dank aan
Chris van Turnhout en Arnold van den Burg, zonder wie de tapuite-
larij misschien al in een vroeg stadium was gestopt. Jan Westgeest
heeft mij, namens de Vogelwerkgroep Meijendel, de aantalsgegevens
(vanaf 1958) van de tapuit en de roodborsttapuit ter beschikking ge-
steld – waarvoor veel dank. Herman Wilms en Paul Marcus hebben
mij hun gedachten over de oorsprong van het woord ‘tapuit’ ge-
maild. Dank aan Ruud Vlek voor zijn inspanningen om nog onbe-
kende, oude afbeeldingen boven water te krijgen.

Voorts wil ik graag de opdrachtgevers van het duinvogelwerk be-
danken: Rienk Slings, Hubert Kivit en Dick Groenendijk (PWN),
Mark van Til en Vincent van der Spek (Waternet), Hans Lucas en
Harrie van der Hagen (Dunea). Van Vogelbescherming dank ik:
Bernd de Bruijn, Robert Kwak, Ruud van Beusekom en Anne Voor-
bergen. Van het RIKILT dank ik heel hartelijk Wim Traag, voor alles
wat met dioxines en hun analyses te maken heeft, en Stefan van
Leeuwen. Edo Knegtering van het ministerie van Economische Za-

ken dank ik voor financiering, net als programma O+BN van het voormalige ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit voor financiering aan het begin van het tapuitenproject.

Graag dank ik de studenten die aan het tapuitenwerk hebben meegeholpen: Koen Hendriks, Remco Versluijs, Astrid Bout, Jela Raaijmakers, Maarten van der Beek, Monique van Helvert, Daan Bomhoff en Joël Haasnoot.

Ten slotte dank ik Agata en onze kinderen Kamiel en Julia voor van alles en nog wat – bronnen van vreugde in dit ondermaanse!

Wageningen, 1 augustus 2018



Noten

Vooraf

- 1 Oskar Heinroth (1871-1945) heeft samen met zijn vrouw Magdalena duizenden Europese vogels vanuit het ei of een zeer pril jongenstadium opgekweekt. Hun observaties, samen met foto's van de verschillende levensstadia van de gekweekte vogels, zijn vastgelegd in hun vierdelige prachtwerk *Die Vögel Mitteleuropas* (1924-1934, Hugo Bermühler Verlag, Berlijn). De hoeveelheid werk is nauwelijks te bevatten, net als alle praktische moeilijkheden die het echtpaar tegenkwam. Soms gingen dingen natuurlijk niet goed, zoals met hun korhoen Siegfried, die na enkele jaren werd overgebracht naar een andere ruimte. De vogel schrok zó dat hij bij een ontsnappingspoging een longslagader scheurde en doodbloedde. Niet getreurd: 'Er wog an diesem Tage, dem 7. April 1933, 1370 g und war, wie sich beim Verzehren dieses gut gebratenen, sehr schmackhaften Hausgenossen herausstellte, sehr fett und von prächtig entwickelter Muskulatur' (boek vier, p. 122). Konrad Lorenz noemt in zijn necrologie over Heinroth (1958, 'Nachruf auf Oskar Heinroth', *Der Zoologische Garten* 24: 264-274) een opmerkelijke gebeurtenis: op een Zuidzee-expeditie werd Heinroths kuit doorboord door 'einen widerhakenbesetzten Hartholz-Speer' van inheemsen. Lorenz vervolgt: 'Es gehörte zu seinen grausig-humorvollen Erzählungen, wie er tief zusammengekrümmt, den Speer beiderseits der Wade mit beiden Händen haltend, zum Boote hinunterhumpelte' waarna een lokale soldaat het hout afzaagt, 'so daß die Spitze in Richtung der Widerhaken glatt durchgezogen werden konnte'. Onmiddellijk na deze operatie keerde Heinroth om naar zijn tent 'und kam, unter der Last der wertvollsten Sammlungs-Kisten fast zusammenbrechend, zum Boot zurück'!
- 2 Citaat uit 'Mijn vlakke land', gezongen door Jacques Brel, 1962.
- 3 v. E. 1897. 'Een vogel met een lokstaart', *De Levende Natuur* 2: 112 ('De staart kort en breed, als het stilzat moeilijk te zien, maar als het voor mij uitvloog, zag ik twee schitterende witte vlekken er op. Het was een echte lokstaart.'). De schrijver 'v. E.' uit Bussum is vast de schrijver Frederik

van Eeden. In later jaren is ‘de vogel met de lokstaart’ bekend geworden omdat Thijssse deze beschrijving aanhaalt in zijn boek *Het Vogeljaar*, waarvan de eerste druk in 1904 verscheen bij W. Versluys te Amsterdam (‘Het is onmogelijk, in den zomer eenigen tijd achtereen te vertoeven op de heide of in de duinen, zonder den Tapuit te ontmoeten, “den vogel met den lokstaart,” zooals een Hollandsch dichter hem eens zeer gelukkig kenschetste in een correspondentie aan “De Levende Natuur”).

- 4 Panov E.N. 1974. *Die Steinschmätzer der nördlichen Paläarktis*. Ziemsen, Lutherstadt Wittenberg.
- 5 Bouma J.P. 1926. *Het Haagsche Vogelboek*. Nederlands Instituut voor Handelsvoorlichting, Scheveningen.
- 6 Soler M. et al. 1999. ‘Weight lifting and health status in the black wheatear’, *Behavioral Ecology* 10: 281-286.
- 7 Leader N. en Yom-Tov Y. 1998. ‘The possible function of stone ramparts at the nest entrance of the blackstart’, *Animal Behaviour* 56: 207-217.
- 8 Ibid.: 222n6.
- 9 In 2009 zag ik op de geschetste locatie een mannetjestapuit een holte van een grote bonte specht in vliegen, die uitgehakt was in een telefoonpaal.

1 **Oenanthes ontstaan**

- 1 Ontleend aan Donald Kroodsmas’s geweldige boek *The Singing Life of Birds – The Art and Science of Listening to Birds* (2005, Houghton-Mifflin), met daarin het mooie beeld: ‘Somewhere, always, the sun is rising, and somewhere, always, the birds are singing.’
- 2 Een veer werd door Von Meyer gevonden, en getekend (‘with characteristic minuteness and care’, volgens Richard Owen) en beschreven in 1861 (Von Meyer C.E.H. 1861. ‘*Archaeopteryx lithographica* (Vogel-Feder) und *Pterodactylus* von Solnhofen’, *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, pp. 678-679); vervolgens werd een goeddeels compleet skelet gevonden dat door Richard Owen werd beschreven (Owen R. 1863. ‘On the *Archeopteryx* of von Meyer, with a description of the fossil remains of a long-tailed species, from the lithographic stone of Solenhofen’, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 153: 33-47).
- 3 Xu X. et al. 2003. ‘Four-winged dinosaurs from China’, *Nature* 421: 335-340.
- 4 Zhou Z. en Zhang F. 2002. ‘A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China’, *Nature* 418: 405-409.
- 5 Jarvis E.D. et al. 2014. ‘Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds’, *Science* 346: 1320-1331; Moyle R.G. et al.

2016. 'Tectonic collision and uplift of Wallacea triggered the global song-bird radiation', *Nature Communications* DOI: 10.1038/ncomms12709.
- 6 Hall R. 2013. 'The palaeogeography of Sundaland and Wallacea since the Late Jurassic', *Journal of Limnology* 72: 1-17.
 - 7 Kahki N.A. et al. 2016. 'Out of Africa: biogeographic history of the open-habitat chats (Aves, Muscicapidae: Saxicolinae) across arid areas of the old world', *Zoologica Scripta* 45: 237-251.
 - 8 Ibid.: 223n7.
 - 9 Ibid.: 223n7.
 - 10 Magyarország közigazgatási helynévkönyve 2015 január 1 / *Gazetteer of Hungary* 1. January 2015. Központi Statisztikai Hivatal / Hungarian Central Statistical Office, 2015, Boedapest.
 - 11 Kessler E. 2013. 'Neogene songbirds (Aves, Passeriformes) from Hungary', *Hantkeniana* 8: 37-149; Kessler E. 2014. 'Fossil and subfossil bird remains and faunas from the Carpathian Basin', *Ornis Hungarica* 22: 65-125.
 - 12 Ibid.: 223n11.
 - 13 Deze getallen komen uit: Tyrberg T. 1998. *Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue*, Nuttall Ornithological Club. Cambridge, Massachusetts. Tyrberg heeft daarin alle hem beschikbare literatuur over Pleistocene vogels geordend per vogelsoort – een stevig karwei! Ik heb zelf de originele artikelen niet gelezen en vertrouw op Tyrberg.
 - 14 Spoor F. et al. 2015. 'Reconstructed *Homo habilis* type OH 7 suggests deep-rooted species diversity in early *Homo*', *Nature* 519: 83-86; Villmoare B. et al. 2015. 'Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia', *Science* 347: 1352-1355.
 - 15 Conard N.J. en Richter J. (eds.) 2011. *Neanderthal Lifeways, Subsistence and Technology: One Hundred Fifty Years of Neanderthal Study*. Springer, Dordrecht, Heidelberg, Londen, New York.

2 Hoeveel tapuitensoorten zijn er?

- 1 Jonathan Weiner schreef *The Beak of the Finch: A Story of Evolution in Our Time* (vertaling: *De snavel van de vink. Een verhaal over evolutie in onze tijd* (1994, Contact, Amsterdam) over het echtpaar Peter en Rosemary Grant, dat galapagosvinken onderzoekt.
- 2 Blanford W.T. en Dresser H.E. 1874. 'Monograph of the genus *Saxicola*, Bechstein', *Proceedings of the Zoological Society of London* 42: 213-241.
- 3 Deignan H.G. et al. 1964. Volume x, in: Mayr E. en Paynter R.A. Jr. (eds.). *Check-list of Birds of the World: A Continuation of the Work of James L. Peters*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- 4 Tye A. 1989. 'Superspecies in the genus *Oenanthe* (Aves, Turdidae)', *Bonner Zoologische Beiträge* 40: 165-182.
- 5 Dickinson E.D.E. 2003. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- 6 Collar N.J. 2005. 'Family Turdidae (Thrushes)', in: Del Hoyo J., A. Elliott en D.A.Christie (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Volume 10, pp. 514-807. Lynx Ediciones, Barcelona.
- 7 Panov E.N. 2005. *Wheatears of Palearctic*. Pensoft, Sofia/Moskou.
- 8 Dickinson E.C. en Christidis L. 2014. *The Howard and Moore Complete Checklist to the Birds of the World*. Vierde editie. Eastbourne: Aves Press.
- 9 Gill F. en Donsker D. (eds.) 2017. *IOC World Bird List* (v 7.1). <http://www.worldbirdnames.org/>.
- 10 De dominee Christian Ludwig Brehm (1787-1864) was wars van de destijds heersende vorm van vogelstudie, namelijk die binnenskamers. Stresemann (1951, *Die Entwicklung der Ornithologie*, Verlag Hans Limberg, Aachen, pp. 303-304) citeert Brehm wanneer laatstgenoemde zijn mening geeft over de (Duitse) ornithologie in die dagen '... ein Namengeplapper geht aus dem Munde solcher Menschen hervor, das weder nützt, noch erfreut, und dem gefühlvollen Menschen die Naturgeschichte verhaßt macht; die Masse von Kenntnissen bringt ihren Besitzer endlich dahin, daß er vor lauter Bäumen den Wald nicht sieht'. Naar buiten! 'Einer Zeit, die es verlernt hatte, die Beziehungen zwischen dem Vogel und seiner Umwelt, zwischen Form und Function aufzusuchen, öffnet der Pfarrer Brehm die Augen für die "Ganzheitsbetrachtung".'
- 11 Brehm C.L. 1831. *Handbuch der Naturgeschichte aller Vögel Deutschlands*. B.F. Voigt, Ilmenau. Op pp. 403-405 worden de tapuiten en hun schedeltjes beschreven.
- 12 Brehm C.L. 1855. *Der vollständige Vogelfang*. B.F. Voigt, Weimar.
- 13 Tye A. 1989. 'Superspecies in the genus *Oenanthe* (Aves, Turdidae)', *Bonner Zoologische Beiträge* 40: 165-182.

3 De druivenbloem

- 1 Het boek van Aristoteles, bekend onder de Latijnse naam *Historia Animalium* en in het Nederlands *Dierkunde*, is geschreven in de vierde eeuw voor onze jaartelling. Aristoteles legde de nadruk op het bestuderen van het object, het beeld en niet slechts op studie van het idee (zoals Plato). Door deze belangrijke verschuiving kreeg natuurstudie een stimulans. Erwin Stresemann schrijft over Aristoteles: 'Als Naturforscher suchte Aristoteles diesen platonischen Dualismus zu überwinden, indem er den Sitz der Ideen in die Materie selbst verlegte. Da-

mit hatte er die Philosophen eindringlich auf das genaue Studium der Natur hingewiesen; aber sein Geist ragte in einsamer Größe aus den Zeiten, die für solche umfassende Konzeption noch nicht reif waren.’

- 2 Ik heb het werk van Niphus zelf niet ingezien, maar ik vertrouw op Ulyse Aldrovandi, die de woorden van Niphus aanhaalt in zijn boek uit 1599, dat wat verderop in dit hoofdstuk ter sprake komt.
- 3 Erwin Stresemann (1951) schrijft over Plinius en zijn tijdsgenoten: ‘Die nächsten Jahrhunderte haben nichts hervorgebracht als Epigonen, die sich bestenfalls des Meisters [Aristoteles] Wissen und seine Lehren anzueignen trachteten, seine Grundsätze aber nicht begriffen.’ En over het zevenendertigdelige boek van Plinius: ‘Fast anderthalb Jahrtausende lang ist dieser als Quelle zoologischen Wissens nahezu unbrauchbaren Enzyklopädie die größte Wertschätzung zuteil geworden (...)’.
- 4 *De arte venandi cum avibus*, in feite een boek over de ornithologie. Met een aantal gekleurde platen van tot op soort te herkennen vogels. Deze platen worden zo nu en dan in boeken opgenomen, zoals in Stresemann (1951) en, in kleur, in *The Wisdom of Birds* van Tim Birkhead (Bloomsbury, 2008. Vertaling: *De wijsheid van vogels. Een geïllustreerde geschiedenis van de ornithologie*. (2008, De Bezige Bij, Amsterdam)). Helaas heb ik geen tapuit kunnen ontdekken tussen de geïllustreerde dieren, maar ik heb ook niet alle afbeeldingen kunnen bekijken.
- 5 Het boek van Longolius, uitgegeven door William Turner (1544), heet *Dialogus de avibus et earum nominibus graecis, latinis et germanicis*.
- 6 Haffer J. et al. 2013. ‘The development of ornithology and species knowledge in Central Europe’, *Bonn zoological Bulletin – Supplementum* 59: 1-116.
- 7 Turner W. 1554. *Avium praecipuarum, quarum apud Plinium et Aristotelem mentio est, brevis et succincta historia*. Ioan. Gymnicum, Keulen.
- 8 Balis J. 1968. *Van diverse plumage, tien eeuwen vogelboeken*. N.V. Drukkerij Erasmus, Ledeberg, Gent. Overigens is Balis geen primaire bron; hij heeft de informatie over Turner uit Wood C.A. 1931. *An Introduction to the Literature of Vertebrate Zoology*. Oxford University Press, Londen.
- 9 Merk op dat dus al in 1544 bekend was dat tapuiten vaak in konijnenhollen broeden.
- 10 Wat later bleek ik natuurlijk niet de eerste te zijn die de blauwe rotslijster aan de *coeruleo* koppelde, tot mijn verdriet. ‘Belon and Gessner seem to think the [*coeruleo*] is the blue [rock] thrush’, aldus A.H. Evans (1903) in zijn moderne uitgave van Turners boek: *Turner on birds: a short and succinct history of the principal birds noticed by Pliny and Aristotle, first*

- published by Doctor William Turner, 1544. Cambridge University Press, Cambridge.
- 11 Wotton E. 1552. *De differentiis animalium, libri decem*. Vascosanus, Parijs.
 - 12 Pierre Belon was een onstuitbare reiziger en autodidact. Hij schreef dan ook in het Frans en niet in het Latijn; een reden tot hoon van generatiegenoten. Graag haal ik weer Stresemann (1951) aan, die over Belon schrijft: ‘Man vermißt bei ihm die Klarheit des Geistes, die wissenschaftliche Methodik und die unbedingte Wahrheitsliebe, die aus William Turners bescheidenem Büchlein hervorleuchten; aber als weitgereister und achtsamer Naturfreund weiß Belon über Aussehen, Lebensweise und Verbreitung von Vögeln viel neues zu sagen.’ Belon werd in 1564 neergestoken in het Bois de Boulogne bij Parijs, wat hem de zorgen om het dagelijks brood ontnam, aldus Stresemann (1951)!
 - 13 Belon P. 1555. *L’histoire de la nature des oyseaux: avec leurs descriptions & naïfs portraits retirez du naturel*. Guillaume Cavellat. Pp. 352-353.
 - 14 Het idee van *vitrec* als onomatopee komt uit: Eigenhuis K. 2004. *Verklarend en etymologisch woordenboek van de Nederlandse vogelnamen*. Dutch Birding Association, Amsterdam.
 - 15 Gessner C. 1555. *Historica Animalium liber 111 qui est de Avium natura*. Christoph Froschauer, Zürich Pp. 604-605, met vaak erg mooie tekeningen van de behandelde dieren.
 - 16 *Ficedula* is het tegenwoordige geslacht van vliegenvangers, maar dat wil zeker niet zeggen dat Gessners *ficedula* een vliegenvanger was. Overigens betekenen deze drie namen ‘vijgeneter’. *Beccafico* is, zoals Eigenhuis (2004) meldt, de huidige Italiaanse naam voor de tuinfluiter (*Sylvia borin*).
 - 17 Belon P. 1553. *Les observations de plusieurs singularitez et choses memorables trouvées en Grèce, Asie, Judée, Egypte, Arabie et autres pays étrangers*. Gilles Corrozet, Parijs.
 - 18 ‘He [Gessner] had heard of the ornithological publication by the Frenchman Pierre Belon (1555) but had not been able to see a copy, he wrote’, schrijven Haffer et al. *Ibid.*: 225n6. Dan weet Gessner inderdaad niet van het door Belon gelegde verband tussen *Oenanthe* en tapuit.
 - 19 Eerlijk gezegd vind ik dat de getekende tapuit in het boek van Belon niet bijzonder veel lijkt op een tapuit, vanwege de zware bandering op zijn buik; dit ondanks het feit dat hij zelf schrijft dat de tapuit van anderen helemaal wit is. En de Bürstner van Gessner heeft ook vlekken op de buik, min of meer als de afgebeelde vogel van Belon. Het lijkt wel om dezelfde soort te gaan! Maar wat is de Bürstner? In 2009 schrijven Springer en Kinzelbach, in hun boek over Gessner, dat de Bürstner de sper-

wergrasmus is. Springer K.B. en Kinzelbach R.K. 2009. *Das Vogelbuch von Conrad Gessner* (1516-1565). Springer, Heidelberg. Dat verklaart ook meteen de strepen op de buik: een sperwergrasmus heeft, net als de sperwer, gestreepte onderdelen. Daarmee is de Bürstner van Gessner opgelost, maar hoe zit het met het gestreepte dier van Belon? We gaan er bijna aan voorbij dat het boek van Belon verscheen vóór het boek van Gessner. Dus de afbeelding van Belons *oenanthe*, gestreept en wel, was verschenen voordat Gessner verscheen. Belon schrijft dat de tapuit wit van onderen is en schrijft niets over strepen, en toch is zijn afgebeelde *oenanthe* duidelijk gestreept. Ik ben geneigd te denken dat Belons afbeelding van een tapuit in feite ook een sperwergrasmus laat zien (en zelfs nog een betere afbeelding van die soort dan de afbeelding in Gessner). Maar waarom Belon deze gestreepte soort afbeeldt en niet een tapuit is mij een raadsel, want hij rept met geen woord over de Bürstner of een andere soort en zijn beschrijving gaat zeker over de tapuit. Wat is de wisselwerking tussen Belon en Gessner geweest aangaande deze merkwaardige afbeeldingen?

- 20 Stresemann 1951, p. 22: ‘Aber nur der Fleiß Aldrovandis, nicht sein Geist konnte sich mit dem seines Vorbildes Gessner messen (...) Wenn man von Aldrovandis Büchern der ‘Ornithologia’ das abzieht, was schon von Gessner und Belon stand oder was diese als unglaublich zurückgewiesen hatten, dann bleibt für den Naturforscher nicht viel Brauchbares über.’ Hiermee refereert Stresemann wellicht aan de woorden van Buffon (1707-1788), die schrijft dat het werk van Aldrovandi tot 10 procent is in te korten wanneer je ‘ôtoit toutes les inutilités et toutes les choses étrangères à son sujet’, dus wanneer je alle nutteloze en niet ter zake doende opmerkingen weg zou laten!
- 21 Aldrovandi U. 1599-1603. *Ornithologiae, hoc est de avibus historiae*. Boek XII, Vol. 1-3, Bononiae, Franciscum de Franciscis: apud Franciscum de Franciscis Senensem, Venetië en Bologna, pp. 762-764.
- 22 Het is aardig te vermelden, vanwege de verwisseling van tapuiten en sperwers en grasmussen, en de afbeelding, ook bij Aldrovandi, van tapuitenhaaksnavels, dat rond het einde van de negentiende eeuw de tapuit op Texel min of meer onder de roofvogels werd geschaard, althans onder de schadelijke vogels, en dat het de ‘enige kleine vogel was, waarvan je zonder schande de eieren mee mocht nemen. Die tijd is voorbij.’ Eigenaardig! (Bouma J.P. 1928. ‘Onze horsten’, *De Levende Natuur* 32: 12-17.)
- 23 Stresemann 1951, p. 24: ‘So war denn nach reicher Blüte, die viel erhoffen ließ, die Ornithologie der Renaissancezeit gar bald in dumpfer Gelehrtenstube verdorrt. Auf Aldrovandi folgt, das Übel verschlimmernd,

- John Jonston (1603-1675) (...). Sein... Historiae naturalis de avibus libri VII (Frankfurt am Main 1650)... ohne geringster eigene Erfahrung geschrieben, hat trotzdem... eine weite Verbreitung erlangt... Die schlechtesten Tierbücher fanden ja von jeher die meisten Käufer!’
- 24 Willughby. F. 1676. *Ornithologiae libri tres*. John Martyn, Londen. Ray J. 1678. *The ornithology of Francis Willughby*, John Martyn, Londen. Er is veel goeds over John Ray geschreven door Tim Birkhead in zijn *De wijsheid van vogels: een geïllustreerde geschiedenis van de ornithologie* (De Bezige Bij, Amsterdam, 2008); Birkhead noemt hem de meest invloedrijke ornitholoog aller tijden. Zevenenvijftig jaar voor Birkhead heeft Stresemann (1951) zich al lovend over Ray (en Willughby) uitgelaten: ‘Ray, der geniale Naturforscher, und Willughby, der genaue Untersucher.’
- 25 Albin E. 1731. *A Natural History of the Birds*. Innys, Londen, p. 53.
- 26 Vieillot L.P. 1816. *Analyse d’une ornithologie élémentaire*. D’Eterville, Parijs, p. 43.
- 27 Swainson W. 1827. ‘On several groups and forms in ornithology, not hitherto defined’, *The Zoological Journal* 3: 158-175 (172). Swainson reserveerde *Saxicola* voor de weidetapuiten. Zie voor nadere uitleg (‘the following note regarding the nomenclature of the Wheatears and Chats seems to be of sufficient importance to be recorded’): G.M. Mathews. 1911. ‘On some necessary alterations in the nomenclature of birds’, *Novitates Zoologicae, a Journal of Zoology* 18: 1-22 (Pp. 20-21).

4 Van Steinschmatz naar tapuit

- 1 Ik heb er vijfenzestig gevonden voor het Nederlandse (en Friese) taalgebied. Een deel is afkomstig uit Vlaams-België. Vermoedelijk zijn er nog wel meer te vinden, want ik heb vast nog niet alle bronnen opgespoord. Sommige namen lijken sterk op elkaar, maar ze worden wel afzonderlijk genoemd.
- 2 Citaat uit *Mei* van Herman Gorter, oorspronkelijk in 1889 uitgegeven. Het hier gebruikte exemplaar is in 1989 uitgegeven door uitgeverij Bert Bakker, Amsterdam.
- 3 Suolahti H. 1909. *Die deutschen Vogelnamen: eine wortgeschichtliche Untersuchung*. DuMont-Schauberg, Straßburg.
- 4 Harland J. (ed.) 1856. *The House and Farm Accounts of the Shuttleworths of Gawthorpe Hall, in the County of Lancaster at Smithills and Gawthorpe, from September 1582 in October 1621*. The Chetham Society, Manchester.
- 5 Gurney J.H. 1921. *Early Annals of Ornithology*. Whitherby, Londen. John Henry Gurney Jr. (1848-1922) was een Engelse ornitholoog en schrijver van enkele boeken. ‘His Early Annals of Ornithology was the book

which he most enjoyed writing for he had a real love of antiquarian research and of old time literature', weet de schrijver van het overlijdingsbericht, gepubliceerd in *British Birds* (1921, 16: 240-244). Overigens is Gurneys Pitta (*Hydrornis gurneyi*) niet naar hém vernoemd, maar naar zijn vader, John Henry Gurney Sr. (1819-1890).

- 6 Macpherson (1897) meldt dat geen van de zestiende-eeuwse namen clotburd, smatche, arlyng en steinchek, zoals de vogel onder Engelse vogelvangers bekendstond, bekend was aan Willughby. Laatstgenoemde introduceert in 1678 de namen *fallow-smich* en *wheat-ear*. Mogelijk was er weinig contact tussen Willughby en vogelvangers, hoewel Willughby waarschijnlijk wel veel tijd in het veld doorbracht. In de boeken *Birds of the Soviet Union* uit de jaren zestig van de twintigste eeuw wordt regelmatig bij een Russisch synoniem gezegd dat het 'bookish' is, een boekennaam, een naam voor bureaubiologen. Gold dat ook voor de namen van Willughby? Dementiev G.P. en Gladkov N.A. (eds.). 1954. *Birds of the Soviet Union*. Vol. VI. Moskou.
- 7 Suri R. 2006. *The Angami Nagas*. Mittal Publications, New Delhi.
- 8 Cygański M. 1584. *Myślistwo ptasze*. J. Siebeneicher, Krakau. Zie ook: Nowak E. 1985. 'Zur Kenntnis der Vögel im Königreich Polen des 16. Jahrhunderts: M. Cygański "Die Vogeljad"', *Journal für Ornithologie* 126: 421-429.
- 9 Uit het Pools vertaald door mijn vrouw Agata.
- 10 Swaen A.H.E. 1948. *Jacht-bedryff— naar het handschrift in de Koninklijke Bibliotheek te 's-Gravenhage*. E.J. Brill, Leiden.
- 11 Pieter Holsteyn de Jongere werd geboren in 1614 te Haarlem en werd in 1673 aldaar begraven. De tekening van de duinpetter wordt tegenwoordig níét toegeschreven aan Pieter Holsteyn de Oudere, de vader van, volgens het Rijksbureau voor Kunsthistorische Documentatie (zie: <https://rkd.nl/nl/explore/images/207220>).
- 12 Dit schilderij van Willem van Aelst (1627-1683) hangt in de National Gallery of Art, in Washington DC, onder the naam *Still Life with Dead Game*.
- 13 Houttuyn M. 1763. *Natuurlyke historie*. Eerste deel, vijfde stuk. Uitgegeven door F. Houttuyn, Amsterdam. Op p. 578 wordt de 'witstaart' genoemd.
- 14 Eigenhuis (2004) vindt het ook opmerkelijk dat Houttuyn (1763) 'tapuit' niet noemt maar wel 'witstaart'. Hij schrijft: 'Kennelijk was de naam niet algemeen in het Nederlands bekend.' Meer in het algemeen schrijft hij 'dat Houttuyns kennis van de Nederlandse avifauna beperkt is' (p. 13), dus misschien kende hij de tapuit niet, los van de vraag of de tapuit zeldzaam of algemeen was.

- 15 Eigenhuis K.J. 2004. *Verklarend en etymologisch woordenboek van de Nederlandse vogelnamen*. Stichting Dutch Birding Association, Amsterdam.
- 16 De verzameling van A. Vroeg, 'met oneindige moeite en kosten, in zeer veele jaaren verzameld', werd in september 1764 verkocht in Den Haag. De veilingcatalogus is opgesteld door Pieter van Os, 'boekverkoper op de Plaats in 's Gravenhage'. Wát een verzameling moet dat zijn geweest: 'alle de voorwerpen van deeze geheele Verzameling, zijn zoo verwonderlyk en verrukkend schoon behandeld en geschikt, als voor heen noch nimmer door eenig Liefhebber gedaan, of gezien is... De Natuur, de bloote Natuur alleen, is zonder enige andere dan eigene versierselen gevolgd; elk dier of diertje verwekt in den beschouwer die aandoeninge, die de ziel altoos van waarheden en de nabij komst der Natuur gevoeld!' Vroeg A. 1764. *Beredeneerde catalogus, van eene, by uitstek fraaye en weergaalooze verzameling, zoo van inlandsche als uitheemsche vogelen, viervoetige en gekorvene dieren*. Pieter van Os, 's-Gravenhage.
- 17 Het Internationaal Instituut voor Sociale Geschiedenis heeft een onlineomrekenaar, zie <http://www.iisg.nl/hpw/calculate-nl.php>.
- 18 Een mysterieuze lijst: zowel de auteur als de eigenaar van alle specimina is slechts door zijn acroniem bekend! "F.C.M." 1773. *Catalogus Musei N** ofte systematische naamlyst van eene uitmuntende verzameling van voorwerpen uit de drie ryken der natuur. Alles by een vergadert door den kundigen liefhebber den wel-ed. gestrenge heer mr. v. Z. v. N.** enz. (...) beredeneerd door F.C.M.**. J.C. Sepp, Amsterdam, p. 110.
- 19 Nozemann C. et al. 1784. *Nederlandsche vogelen*. Deel 2. J.C. Sepp, Amsterdam.
- 20 Voor dit stukje over de etymologie van 'tapuit' heb ik dankbaar gebruikgemaakt van e-mailwisselingen met Herman Wilms en Paul Marcus. Ook heb ik gebruikgemaakt van Eigenhuis' boek uit 2004, hierboven al genoemd.
- 21 Blok H. en Ter Stege H. 2000. *De Nederlandse vogelnamen en hun betekenis*. Eerste druk 1995, Blok, Leidschendam. Tweede en verbeterde druk: 2000, Blok, Leidschendam.
- 22 E-mail H. Wilms 13 januari 2017.

5 Strikken, netten en druivenbladeren

- 1 Hudson W.H. 1900. *Nature in Downland*. J.M. Dent and Sons, Londen.
- 2 Het gedicht heet 'The Wheat-Ear' en ik ken het uit: Phipson E. 2014. *The Animal-Lore of Shakespeare's Time*. Cambridge University Press, Cambridge. Mét moraal!

- 3 Macpherson M.A. 1897. *A History of Fowling, Being an Account of the Many Curious Devices by Which Wild Birds Are or Have Been Captured in Different Parts of the World*. David Douglas, Edinburgh. Met als eerste zinnen in de introductie: 'In the days of romance and chivalry, any amusement which afforded court-gallants the society of fair women was likely to excite the patronage of royalty. Small wonder need we feel that, when splintering of lances was impossible, brave and accomplished noblemen wiled away their intervals of enforced indolence by exhibiting their skill as fowlers to the graceful dames whose smiles they strove so earnestly to win.'
- 4 'Fowler' dat 'vogelaar' betekent: tot relatief recent het juiste Nederlandse woord voor een vogelvanger. Nu is dat anders.
- 5 Thalbitzer W. 1933. *Eskimo-liederen uit Oost-Groenland*. N.V. Uitgeverij vh. C.A. Mees, Santpoort. Op pp. 53-54 staat de fabel. 'Deze gedichten zijn uit het hart van Oost-Groenland opgeweld, aan de uiterste Noordgrens van de mensenwereld, op een van de meest eenzame en barsche kusten van de aarde. Daar zijn ze door mij in levende traditie aangetroffen bij een kleine, nog maar kort geleden ontdekte groep Eskimo's, op een studiereis die ik naar de streken waar zij woonden, maakte, om een nieuw Groenlandsch dialect te leren kennen... Ontdekt werd deze groep Eskimo's, de Ammassalik-Eskimo's, bij gelegenheid van Holm en Gardes beroemde expeditie van 1883-85, uitgezonden door de Deense staat, om de oostkust te onderzoeken.' De schrijver heeft daar in 1905-1906 overwinterd.
- 6 Gosset A.L.J. 1911. *Shepherds of Britain: Scenes from Shepherd Life Past and Present, from the Best Authorities*. Constable and Company, Londen, pp. 261-264.
- 7 Shrubbs M. 2013. *Feasting, Fowling and Feathers: A History of the Exploitation of Wild Birds*. Bloomsbury, Londen, pp. 166-168.
- 8 Hudson W.H. 1900. *Nature in Downland*. J.M. Dent and Sons, Londen.
- 9 Dit verhaal staat in een krant, namelijk *The Spectator* van 29 augustus 1908, pp. 10-11.

6 Teloorgang tot 1970

- 1 Citaat uit het gedicht: 'Steinschmätzer zum Beispiel', gepubliceerd in 1970 op p. 17 in het tijdschrift *Nebelspalter*.
- 2 European Bird Census Council (EBCC). 2016. *Trends of Common Birds in Europe, 2016 update*. EBCC, Praag.
- 3 Nadat hij drieëndertig jaar geschreven had aan dit magnifieke werk schrijft Urs Glutz von Blotzheim ten geleide bij het laatste deel: 'Gerne

hätten wir Perfekteres vorgelegt, aber letztlich dient auch höchste Qualität, nicht oder zu spät geliefert, niemandem.’ Ofwel: het betere is de vijand van het goede. Deze reeks boeken is tegenwoordig regelmatig tweedehands te koop voor een habbekrats – grijp uw kans!

- 4 Glutz von Blotzheim U.N. en Bauer K.M. 1985. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 10/II. Aula-Verlag, Wiesbaden. Gedeon K. et al. 2014. *Atlas Deutscher Brutvogelarten*. Stiftung Vogelmonitorung Deutschland und Dachverband Deutscher Avifaunisten, Münster.
- 5 Liebe K.T. 1878. ‘Die Brutvögel Ostthüringens und ihr Bestand’, *Journal für Ornithologie* 26: 1-80. Nu heet het tijdschrift *Journal of Ornithology*.
- 6 Grimm H.J. 2004. ‘Der Brutbestand des Steinschmätzers *Oenanthe oenanthe* im Jahre 2002 in Thüringen mit Anmerkungen zur historischen Entwicklung der thüringischen Kulturlandschaft und ihrer Eignung als Lebensraum für im Offenland brütende Vogelarten’, *Anzeiger des Vereins Thüringer Ornithologen* 5: 85-104.
- 7 Hudson W.H. 1900. *Nature in Downland*. J.M. Dent and Sons, Londen.
- 8 Parslow J.L.F. 1967. ‘Changes in status among breeding birds in Britain and Ireland’, *British Birds* 60: 400-401.
- 9 Pearson D.J. 1963. ‘The Dingle Bird Club – Walberswick: results of ten years observation and ringing’, *Transactions of the Suffolk Naturalists’ Society* 12: 293-300.
- 10 Easy G.M.S. 1964. ‘A report on the birds of Breckland’, *Report of the Cambridge Bird Club* 37: 38-42.
- 11 Devos K. 2004. ‘Tapuit *Oenanthe oenanthe*’, in: Vermeersch G. et al. (eds.) 2004. *Atlas van de Vlaamse broedvogels 2000-2002*. Instituut voor Natuurbehoud, Brussel.
- 12 Natuurpunt, nieuwsbericht 22 mei 2013.
- 13 Voor het voorkomen buiten heides en duinen zie bijvoorbeeld: Van Dijk A. 2001. ‘Ups and downs van in Drenthe broedende Tapuiten *Oenanthe oenanthe*’, *Drentse Vogels* 14: 25-39.
- 14 Van Oort E.D. 1930. *Ornithologia Neerlandica – De vogels van Nederland*. Deel vier. Martinus Nijhoff, ’s Gravenhage. Op p. 152: ‘De tapuit komt in de droge streken van ons land, voornamelijk in de duinen en op heidevelden, vrij algemeen als broedvogel voor.’
- 15 Edelman C.H. 1952. ‘Enige ongewone aspecten van de bodemkunde’, *Boor en Spade* 5: 184-193.
- 16 Oosting W.A.J. 1942. *Heideplaggen*. Gelderse Volksalmanak. Terwee, Putten.
- 17 Ibid.: 232n15
- 18 Nóg een keer haal ik Edelman (1952) aan, die schrijft dat de invoering

van kunstmest het ouderwetse potstalsysteem overbodig heeft gemaakt. Dat systeem wordt vrijwel nergens meer gebruikt, behalve dicht bij de Landbouwhogeschool Wageningen! 'De boeren van Wageningen behoren tot de weinigen die de ouderwetse methode nog volgen. Zij bevestigen de juistheid van het spreekwoord: *Hoe dicht bij Rome, hoe slechter Christen.*'

- 19 Fritz Haber (1868-1934). Naast uitvinder van kunstmest had Haber een andere kant. *The Guardian* schreef op 3 november 2013: '... Haber was an ardent German nationalist. He was happy his invention was used to make explosives and was a fervent advocate of gas weapons. As a result, on 22 April 1915 at Ypres, 400 tons of chlorine gas were released under his direction and sent sweeping in clouds over Allied troops. It was the world's first major chemical weapons attack. Around 6,000 men died. Haber later claimed asphyxiation was no worse than blowing a soldier's leg off and letting him bleed to death, but many others disagreed, including his wife, Clara, herself a chemist. A week after the Ypres attack, she took Haber's service revolver and shot herself, dying in the arms of Hermann, their only son.' Dat Haber voor zijn uitvinding de Nobelprijs voor Scheikunde ontving in 1918 leidde wereldwijd tot protest. Haber, afkomstig uit een Joodse familie, werd Duitsland uitgezet en vluchtte naar Zwitserland toen Hitler aan de macht kwam. Zijn insecticide Zyklon B werd in de Tweede Wereldoorlog gebruikt als dodelijk gas in de vernietigingskampen van de nazi's.
- 20 Hogeslag H.J. 1933. 'Een brief uit Twente', *De Levende Natuur* 38: 101-102.
- 21 CBS, PBL, Wageningen UR (2012). *Heide- en hoogveenareaal, 2008* (indicator 1133, versie 03, 29 juni 2012). www.clo.nl/printpdf/18889. CBS, Den Haag; Planbureau voor de Leefomgeving, Den Haag/Bilthoven en Wageningen UR, Wageningen.
- 22 E-mail Fide Rienk Slings, 7 december 2017.
- 23 Voor veel meer details en mooie afbeeldingen verwijs ik graag naar: Roos R. 2009. *Duinen en mensen, Kennemerland*. Uitgave Stichting NatuurMedia i.s.m. pwn Waterleidingbedrijf Noord-Holland. Op dit boek is ook mijn korte schets van de ontwikkelingen in de duinen gebaseerd, met aanvullingen van Rienk Slings.
- 24 Van Ommering G. en Verstrael T. 1987. *Vogels van Berkheide*. Werkgroep Berkheide en Stichting Publicatiefonds Duinen, Leiden.
- 25 Bouma J.P. 1926. *Het Haagsche Vogelboek*. Nederlands Instituut voor Handelsvoorlichting, Scheveningen.
- 26 Akkerman W.J. en Niesen F. 1966. 'De vogels van Zuid-Kennemerland', *Het Vogeljaar* 14: 22-82.

- 27 Haverschmidt F. 1942. *Faunistisch overzicht van de Nederlandsche broedvogels*. E.J. Brill, Leiden.
- 28 Kaboli M. et al. 2007. 'Ecomorphology of the wheatears (genus *Oenanthe*)', *Ibis* 149: 792-805.
- 29 *De Waarheid*, 8 september 1953.
- 30 *Algemeen Handelsblad*, 9 september 1953.
- 31 *Het Vrije Volk*, 12 september 1953.
- 32 *De Waarheid*, 14 september 1953.
- 33 Hoewel geen primaire bron staan de komst van de pest en het bijbehorende leed en de bijbehorende onzekerheid indringend beschreven in deel twee van de magnifieke reeks over ons weer, door Jan Buisman. Buisman J. 1996. *Duizend jaar weer, wind en water in de Lage Landen*. Deel 2. Uitgeverij Van Wijnen, Franeker, p. 169 e.v.
- 34 *De Waarheid*, 27 oktober 1953.
- 35 *De Telegraaf*, 15 december 1953.
- 36 *Het Vrije Volk*, 12 januari 1954.
- 37 *Het Vrije Volk*, 10 augustus 1954.
- 38 *Het Vrije Volk*, 18 augustus 1954.
- 39 *Algemeen Handelsblad*, 21 augustus 1954.
- 40 *Nieuwsblad van het Noorden*, 26 augustus 1954.
- 41 Drees J.M. 1988. *Rabbits in the Coastal Sand Dunes: Weighed and Counted*. Proefschrift Universiteit Leiden. Op p. 35: 'Also, rabbits found dead with myxomatosis (150 in 1954, 5634 in 1955, 203 in 1956) were collected, because the management thought myxomatose rabbits were an awkward sight for the public.'
- 42 *Het Vrije Volk*, 27 september 1955.
- 43 *De Telegraaf*, 29 december 1955.
- 44 Van Koersveld E. 1955. 'De verspreiding van myxomatose', *De Nederlandse Jager* 59: 760-764.
- 45 Thijsse vroeg zich in 1932 af wat er zou gebeuren bij het verdwijnen van konijnen: 'Ook kregen de tapuiten, kleine boschduiven [holenduiven], steenuiltjes en bergeenden moeite met hun nestgelegenheid. De bergeenden konden hun toevlucht zoeken onder duindoorns of dichte helmpollen, zooals ze dat al doen op Schiermonnikoog en Rottum, maar de uiltjes en boschduiven moesten weer terug naar de holle boomen en de tapuiten zaten misschien nog wel het meest verlegen.' (*De Levende Natuur* 1932, 10: 'Konijn', 300-303). In 1940 schrijft Thijsse (zijn ambivalente houding ten opzichte van het konijn is bekend): 'Maar, maar, we kunnen ook een ander boekje open doen en wel over het dikwerf en zeer terecht hartgrondig verwenschte konijn, den vijand van onze flora, den verwoester van ons

landschap' en dat al die vogels die in konijnenholen broeden zich wel zouden redden wanneer het konijn verdween, ook de tapuit: 'tapuiten vinden aan tuinwallen en elders ook hollen' (*De Levende Natuur* 1940, 45: 'Het Konijn', 1-6).

- 46 *Algemeen Handelsblad*, 18 juni 1954.
- 47 *Algemeen Handelsblad*, 27 september 1954.
- 48 *Nieuwsblad van het Noorden*, 29 januari 1956.
- 49 *De Waarheid*, 29 januari 1956.
- 50 *Leeuwarder Courant*, 9 juni 1956.
- 51 Mulder J.L. 1990. 'The stoat *Mustela erminea* in the Dutch dune region, its local extinction, and a possible cause: the arrival of the fox *Vulpes vulpes*', *Lutra* 33: 1-21. Lezenswaardig artikel waarin relaties tussen konijnen, marters en vossen worden beschreven, in de kustduinen. Daarin staat onder andere een kaartje met de uitbreiding van de vos in de duinen, met jaartallen. Ook grafiekjes met aantal gevangen en geschoten marters: wat een aantallen! Deels is dit artikel gebaseerd op eerdere rapporten van Mulder, maar die zijn wellicht moeilijker te verkrijgen.
- 52 Bijvoorbeeld: *Algemeen Handelsblad*, 29 januari 1958 (de Veluwe); *Leeuwarder Courant*, 15 augustus 1959 (Vlieland).
- 53 *Leeuwarder Courant*, 13 september 1962.
- 54 Drees J.M. 1988. *Rabbits in the Coastal Sand Dunes: Weighed and Counted*. Proefschrift Universiteit Leiden. Op pp. 36 en 37 staan afschotgegevens van konijnen uit de Kennemerduinen, uit Meijndel en uit het Noordhollands Duinreservaat.
- 55 Fenner F. en Ross J. 1994. 'Myxomatosis', in: Thompson H.V. en King C.M. *The European Rabbit: The History of a Successful Colonizer*. Oxford Science Publications, Oxford.
- 56 Salman A. en Van der Meijden E. 1985. 'De opmars van de Meidoorn in de Wassenaarse duinen', *Duin* 8: 6-10.
- 57 Tye A. 1992. 'Assessment of territory quality and its effects on breeding success in a migrant passerine, the Wheatear *Oenanthe oenanthe*', *Ibis* 134: 273-285.
- 58 Anoniem 1973. 'Inventarisatie van enige broedvogels in de A.W. duinen in 1971', *Publicaties Vogelwerkgroep Haarlem* 4: 56-60.
- 59 Walters J. 1970. 'Enige broedvogels van de A.W. duinen in vergelijking tot andere duinterreinen', *Fitis* 6: 10-14. Walters noemt in zijn vergelijking van de tapuitenstand in de AWD met Meijndel dat in laatstgenoemd gebied 10-15 paren voorkomen en dat de tapuit 'de laatste vijf jaren in Meijndel behoorlijk is toegenomen'.
- 60 Gegevens vwg Berkheide/Meijndel; zie hoofdstuk 'Voedselknelpunt'.

- 61 Verkerk W. 1967. 'Vogels van de duinen. Avifauna van het Noordhollands Duinreservaat', *KNNV Wetenschappelijke Mededelingen* nr. 70. p. 33.
- 62 De Groot O. 1969. 'Broedvogelinventarisatie "De Wieringen" in de Kennemerduinen, voor jaar 1969', *Fitis* 5: 2-5.
- 63 Thijssse J.P. 1897. 'Een allerbelangrijkste uitgave', *De Levende Natuur* 2: 127-128.
- 64 RAF-luchtfoto's in te zien op <http://library.wur.nl/WebQuery/geoportal/raf>. Een aanrader om een indruk te krijgen hoe het tapuitenduin bij Castricum er in 1945 (bijvoorbeeld) uitzag.
- 65 Van IJzendoorn E.K. 1968. 'De broedvogels van Duin en Kruidberg', *De Levende Natuur* 71: 201-212. Daarin staat bij de tapuit: 'Deze soort is broedvogel... in konijnholen, maar ook bij oude bunkers', p. 208.
- 66 Om maar een, vergeleken met het grauwe Nederland waar ik al genoeg over schrijf, exotischer voorbeeld van het broeden in steenhopen te geven: Erwin Heer kende in 1940 een tapuitennest in een steenhoop op het schoolplein Nieuw-Borodino en hij trof de tapuit ook algemeen aan 'auf den vielen Steinhöfen, die zum Bau an der breiten Landstraße Borodino-Beresina angefahren wurden'. Dat geeft de dag weer wat kleur, niet? (Heer E. 1971. *Die Vogelwelt Süd-Bessarabiens*. J.F. Steinkopf, Stuttgart.)
- 67 Panov 2005: Stone-crusher, p. 74; nestkasten: p. 137. Vliegtuig: Brouwer G.A. 1950. 'Broedvogels 1946', *Ardea* 38: 193-224. De primaire bronnen staan in Panov vermeld; die waren voor mij onbereikbaar.
- 68 'A reason for its unpopularity is its habit of frequenting old ruins and burial grounds. Its common clear note is not unlike the sound made in breaking stones with a hammer, and as it utters that note from the top of the heap which covers the bones of one who perished by the storm or by his own hand, or from the mound beneath which there lie the slain of a battlefield, magnified through the mist of years, it is no very unnatural stretch to associate the wheatear with all the superstitious that unphilosophically, but not irreverently, belong to the place of graves.' Dit is vast ook de reden waarom hij in een deel van Duitsland *Totenvogel* werd genoemd (Schalow H. 1919. *Beiträge zur Vogelfauna der Mark Brandenburg*. Deutsche Ornithologische Gesellschaft, Berlin, p. 504).
- 69 Swainson C. 1885. *Provincial Names and Folklore of British Birds*. Trübner and Co., Londen. Op pp. 10-11 staan de fragmenten.
- 70 Dieperink P. 1983. 'Tapuit, incidentele broedvogel in het Gooi: een broedgeval in Blaricum in 1983', *De Korhaan* 17: 117.
- 71 Van Dijk A. 2001. 'Ups and downs van in Drenthe broedende Tapuiten *Oenanthe oenanthe*', *Drentse Vogels* 14: 25-39.

7 Ontwikkelingen vanaf 1970

- 1 Erisman J.W. et al. 1987 *Depositie van voor verzuring in Nederland belangrijke componenten in de jaren 1980 t/m 1986*. RIVM Rapportnummer 2284473001. Laboratorium voor Luchtonderzoek, Bilthoven. Dit heb ik zelf niet te pakken gekregen, maar ik vertrouw op de referentie zoals gegeven in Langeweg F. (ed.) 1988. *Zorgen voor Morgen. Nationale milieukennering 1985-2010*. RIVM Rapport 010198801, RIVM, Bilthoven, p. 108. Afname zure neerslag van 5800 mol per hectare in 1980, 4900 mol per hectare in 1986 tot 2400 mol per hectare in 2015.
- 2 Graveland J. 1993. *Verzuring, kalkgebrek en problemen bij de eischaalvorming bij vogels in de Nederlandse bossen*. Rapport Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek, Heteren.
- 3 Heil G.W. en Diemont W.H. 1983. 'Raised nutrient levels change heathland into grassland', *Vegetatio* 53: 113-120.
- 4 Heil G.W. en Bruggink M. 1987. 'Competition for nutrients between *Calluna vulgaris* (L.) Hull and *Molinia caerulea* (L.) Moench', *Oecologia* 73: 105-107.
- 5 Brunsting A.M.H. en Heil G.W. 1985. 'The role of nutrients in the interactions between a herbivorous beetle and some competing plant species in heathlands', *Oikos* 44: 23-26.
- 6 Vitousek P.M. en Howarth R.W. 1991. 'Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur?', *Biogeochemistry* 13: 87-115.
- 7 Noordijk H. et al. 2014. *Ammoniakdepositie in de duinen langs de Noordzee- en Waddenzeekust*. RIVM Rapport 680030001/2014. RIVM, Bilthoven, p. 17.
- 8 Centraal Bureau voor de Statistiek. 2016. *Internationaliseringsmonitor 2016-II. Agribusiness*. Centraal Bureau voor de Statistiek, Den Haag/Heerlen/Bonaire, p. 8.
- 9 Veer M. et al. 1993. 'Ecotoopbeheer in droge duinen: sturende processen en limiterende factoren', in: Cals M., De Graaf M. en Roelofs J. (eds.) 1993. *Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in natuurerreinen*. Katholieke Universiteit, Nijmegen, pp. 147-170.
- 10 Veer M.A.C. en Kooijman A.M. 1997. 'Effects of grass-encroachment on vegetation and soil in Dutch dry dune grasslands', *Plant and Soil* 192: 119-128. Ten Harkel M.J. en Van der Meulen F. 1996. 'Impact of grazing and atmospheric nitrogen deposition on the vegetation of dry coastal dune grasslands', *Journal of Vegetation Science* 7: 445-452. Kooijman A.M. et al. 1998. 'Nutrient limitation and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes: lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands', *Journal of Ecology* 86: 511-526.

- 11 Kooijman A.M. en Besse M. 2002. 'On the higher availability of N and P in lime-poor than in lime-rich coastal dunes in the Netherlands', *Journal of Ecology* 90: 394-403.
- 12 Vogels J.J. et al. 2013. 'Impact of changed plant stoichiometric quality on heathland fauna composition', in: Siepel H.H., Heijman W.J.M., Webb N.R. en Diemont W.H. (eds.). *Economy and Ecology of Heathlands*. KNNV, Zeist.
- 13 Van den Burg A. et al. 2014. *Voedselkwaliteit en biodiversiteit in bossen van de hogere zandgronden*. Directie Agrokenntnis. Ministerie van Economische Zaken. Rapport 2014 / OBN186-DZ, Den Haag.
- 14 Groenendijk D. en Ellis W.N. 2011. 'The state of the Dutch larger moth fauna', *Journal of Insect Conservation* 15: 95-101.
- 15 Hallmann C.A. et al. 2017. 'More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas', *PLoS ONE* 12: e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>.
- 16 Bijlsma R.G. 2004. 'Long-term population trends of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on Pleistocene sands in the central and northern Netherlands', *Lutra* 47: 3-20.
- 17 Siebenga S. 1991. 'Virusziekte bij hazen (EHBS) en konijnen (VHS) nu ook in Nederland', *De Nederlandse Jager* 96: 4-6. Uit dit artikel wordt me niet helemaal duidelijk of het nu om 1989 of 1990 gaat. In een artikel over integrale begrazing in Meijndel wordt gesproken over 'ongeveer 1989' (Dewaard G. en Van der Hagen H. 2008. 'Integrale begrazing door vee in Meijndel', *Holland's Duinen* 51: 4-21, p. 4).
- 18 Drees J.M. en Van Manen Y.J. 2004. *De situatie van het konijn in Nederland sinds het optreden van RHD*. Rapport in opdracht van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.
- 19 Van Ommering G. en Verstrael T. 1987. *Vogels van Berkheide*. Stichting Publicatiefonds Duinen, Leiden, p. 176.

8 De trektochten

- 1 Uit: Hindley C. (ed.) 1872. *Works*. Reeves & Turner, Londen.
- 2 Panov E.N. 2005. *Wheatears of Palearctic*. Pensoft, Sofia/Moskou.
- 3 Moreau R.E. 1972. *The Palearctic-African Bird Migration Systems*. Tweede druk 1981. Academic Press, Londen/New York, p. 25.
- 4 Panov E.N. 2005. *Wheatears of Palearctic*. Pensoft, Sofia/Moskou.
- 5 Scott B. Wilson schrijft in 1887 over de tapuit in de Zwitserse Alpen: 'It deserves mention as it is one of the few birds which enliven the solitude of the glacier.' ('Notes on some Swiss birds', *Ibis* 18: 130-150.)
- 6 Tsjechow A.P. 1887. 'Te vroeg', uit: *Verzamelde werken*. Deel III, verhalen

- 1887-1891. Vierde druk 1987. G.A. van Oorschot, Amsterdam, pp. 34-35.
- 7 Uit het bijzonder aardige boek van H.E. Evans, *Pioneer Naturalists, the Discovery and Naming of North American Plants and Animals*. Henry Holt and Company, New York. Het citaat is te vinden op p. 33 in de Owl Book Edition uit 1994.
 - 8 Baird S.F. 1864. *Review of American Birds*. Vol. II. Smithsonian Institution, Washington, p. 61.
 - 9 Leonard Hess Stejneger, 1851-1943, was geboren in Noorwegen en verhuisde naar Amerika in 1881, waar hij samen met Spencer Baird werkte op het Smithsonian Institution. Thomas Barbour schreef een gloedvolle treurzang op Stejneger in *The Auk* (1944) 61: 201-203, met daarin de mooie observatie: 'Stejneger's deep affection for Spencer Baird was constantly held uppermost in his mind. He was so innately modest that he never realized that he, himself, was by far the greatest discovery that Baird ever made.'
 - 10 Stejneger L. 1901. 'On the wheatear (*Saxicola*) occurring in North America', *Proceedings of the U.S. National Museum* 23: 473-481.
 - 11 Dementiev G.P. en Gladkov N.A. (eds.) 1954. *Birds of the Soviet Union*. Vol. VI. Moskou. Vertaald uit het Russisch en uitgegeven door het Israel Program for Scientific Translation, Jeruzalem, in 1968. Op p. 571 staat de kaart.
 - 12 Beechey F.W. (ed.) 1839. 'The zoology of captain Beechey's voyage, compiled from the collections and notes made by captain Beechey, the officers and naturalist of the expedition, during a voyage to the Pacific and Behring's Straits performed in her Majesty's ship 'Blossom', under the command of Captain F.W. Beechey in the years 1825, '26, '27 and '28, Vigers N.A. *Ornithology*, pp. 13-40. Op p. 19 staat de tapuit.
 - 13 Stejneger L. 1885. 'Results of ornithological explorations in the Commander Islands and in Kamtschatka', *Bulletin of the United States National Museum*, nummer 29. Government Printing Office, Washington, pp. 349-350.
 - 14 In het Plioceen kwamen verschillende albatrossoorten voor in de noordelijke Atlantische Oceaan, waarvan er één, *Diomedea anglica*, ook in de Oude Wereld is aangetroffen, in Engeland (Tyrberg T. 1998. *Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue*. Cambridge, Massachusetts).
 - 15 Informatie uit: Tickell W.L.N. 2000. *Albatrosses*. Pica Press, Sussex, met daarin de soms aangehaalde uitspraak van Robert Murphy: 'I now belong to a higher cult of mortals, for I have seen the albatross!' (p. 13). Peter Harrison schrijft dat 'an indication of the Southern Ocean origins of the family is... that the three Pacific albatrosses nest during the southern hemisphere spring and summer.' (*Seabirds*, 1996, Christopher Helm, Londen, p. 221.)

- 16 Snow D.W. 1953. 'The migration of the Greenland Wheatear', *Ibis* 95: 376-378.
- 17 Bulte M. et al. 2014. 'Can wheatears weather the Atlantic? Modelling nonstop trans-Atlantic flights of a small migratory songbird', *The Auk* 131: 363-370.
- 18 Thorup K. et al. 2006. 'Do Nearctic Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe leucorhoa*) migrate nonstop to Africa?', *The Condor* 108: 446-451.
- 19 Bairlein F. et al. 2012. 'Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird', *Biology Letters* 8: 505-507.
- 20 DaLuca W.V. et al. 2015. 'Transoceanic migration by a 12 g songbird', *Biology Letters* 11: 20141045.
- 21 Bairlein F. et al. 2012. 'Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird', *Biology Letters* 8: 505-507.
- 22 In Moreaus boek uit 1972 (*The Palaearctic-African Bird Migration Systems*) staat op p. 39 een kaart met de meest waarschijnlijke routes van trekvogels uit Oost-Rusland richting Afrika. De route Jakoetsk-Tomsk-Aralzee-zuidoosthoek van Kaspische Zee-Bagdad-Khartoum lijkt als twee druppels water op het kaartje in Bairlein et al. (2012).
- 23 ... waar veel geleden is; Paustovskij K. 1998. *De Baai van Kara-Bogaz*. De Arbeiderspers, Amsterdam/Antwerpen.
- 24 Dit zijn de laatste zinnen uit het tapuitenboek van Peter Conder, p. 284 (Conder P. 1989. *The Wheatear*. Christopher Helm, Londen).
- 25 Voor meer detail en nuance aangaande de hierna volgende informatie zie: Newton I. 2008. *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press, Londen.
- 26 Sauer F. 1954. 'Die Entwicklung der Lautäußerungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken (*Sylvia c. communis*, Latham) im Vergleich mit später isolierten und mit wildlebenden Artgenossen', *Zeitschrift für Tierpsychologie* 11: 10-93. Het *Zeitschrift für Tierpsychologie* heet tegenwoordig *Ethology*.
- 27 Gwinner E. 1968. 'Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln: untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und am Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*)', *Journal für Ornithologie* 109: 70-95.
- 28 Voor tapuiten uit IJsland, Noorwegen en Marokko zie: Maggini I. en Bairlein F. 2010. 'Endogenous rhythms of seasonal migratory body mass changes and nocturnal restlessness in different populations of Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*', *Journal of Biological Rhythms* 25: 268-276. Voor Alaskanse tapuiten zie: Bulte M. en Bairlein F. 2012. 'Endogenous control of migratory behaviour in Alaskan Northern Wheatears

- Oenanthe oenanthe*', *Journal of Ornithology* 154: 567-570.
- 29 Maggini I. en Bairlein F. 2010. 'Endogenous rhythms of seasonal migratory body mass changes and nocturnal restlessness in different populations of Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*', *Journal of Biological Rhythms* 25: 268-276. Voor Alaskaanse tapuiten zie: Bulte M. en Bairlein F. 2012. 'Endogenous control of migratory behaviour in Alaskan Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe*', *Journal of Ornithology* 154: 567-570.
 - 30 Sauer F. 1954. 'Die Entwicklung der Lautäußerungen vom Ei ab schall-dicht gehaltener Dorngrasmücken (*Sylvia c. communis*, Latham) im Vergleich mit später isolierten und mit wildlebenden Artgenossen', *Zeitschrift für Tierpsychologie* 11: 10-93.
 - 31 Bairlein F. et al. 2015. 'Routes to genes: unravelling the control of avian migration – an integrated approach using Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe* as model organism', *Journal of Ornithology* 156: supplement 1, 3-14.
 - 32 Perdeck A.C. 1958. 'Two types of orientation in migrating Starlings, *Sturnus vulgaris* L., and Chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments', *Ardea* 46: 1-37.
 - 33 Perdeck A.C. 1967. 'Orientation of Starlings after displacement to Spain', *Ardea* 55: 194-202.
 - 34 Kramer G. 1952. 'Experiments on bird orientation', *Ibis* 94: 265-185. Hoffman K. 1954. 'Versuche zu der im Richtungsfinden der Vögel enthaltenen Zeitschätzung', *Zeitschrift für Tierpsychologie* 11: 453-475. Sauer (1957) meldt: 'Wie Von Frisch bei Bienen, entdeckte Kramer bei Vögeln das Vermögen, die Sonne als Kompaß zu benützen.' Overigens stierf deze Gustav Kramer (1910-1959) in het harnas bij een poging om jonge rotsduiven uit hun nest te nemen; hij stortte naar beneden van een Calabrische berg. Konrad Lorenz schrijft bij de dood van Kramer in 1959: 'Jeder weiß, daß er es war, der die Sonnenorientierung der Vögel nachgewiesen und damit der exakten Kausalforschung ein neues Feld zugänglich gemacht hat' en over Kramer zelf: 'Äußerste Sparsamkeit affektiven Ausdrucks kennzeichnete Gustav Kramer auch im persönlichen Verkehr, selbst mit seinen ältesten und besten Freunden... Warum jeder seiner seltenen und kurzen Besuche bei uns nicht nur für seine alten Freunde, sondern auch für alle jungen Leute... ein Fest war, ist schwer in Worten wiederzugeben!' (*Journal für Ornithologie* 100: 265-269.)
 - 35 Sauer F. 1957. 'Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *curruca*)', *Zeitschrift für Tierpsychologie* 14: 29-70.
 - 36 Wiltshko W. 1968. 'Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*)', *Zeitschrift für*

Tierpsychologie 25: 537-558. Wiltschko W. en Wiltschko R. 1972. 'Magnetic compass of European Robins', *Science* 176: 62-64. Voor de volledigheid: Alexander von Middendorff vermoedde al in 1855 dat vogels het magneetveld van de aarde kunnen waarnemen (zijn *Isepiptesen Russlands. Grundlagen zur Erforschung der Zugzeiten und Zugrichtungen der Vögel Russlands* werd in 1855 geschreven, maar pas in 1859 opgenomen in de *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg*, zesde serie, 'Sciences Naturelles', volume VIII en verder, pp. 1-144; isopiptesen zijn lijnen die datapunten verbinden waar een trekvogel in het voorjaar voor het eerst verschijnt; zo kun je op de kaart van Europa door middel van isopiptesen de voortschrijdende noordwaartse trek weergeven). In zijn artikel geeft Von Middendorff onder andere voor de tapuit de eerste aankomstdatums voor het gehele Russische rijk van de negentiende eeuw, voor zover hij die datums te pakken kon krijgen. Hoe zouden die datums afsteken tegen de huidige eerste datums?

- 37 Åkesson S. en Hedenström A. 2007. 'How migrants get there: migratory performance and orientation', *BioScience* 57: 123-133.
- 38 Van Oosten H.H. et al. 2014. 'Twee Nederlandse tapuiten in de Sahel: trekroutes en winterlocaties ontrafeld', *Limosa* 87: 168-172.
- 39 Schmaljohann H. et al. 2016. 'Proximate causes of avian protandry differ between subspecies with contrasting migration challenges', *Behavioral Ecology* 27: 321-331. Hierin staat een kaartje met de overwinterplaatsen van tapuiten, die bepaald zijn aan de hand van geolocators.
- 40 <http://nl.climate-data.org/location/715730/>.
- 41 <http://nl.climate-data.org/location/881474/>.

9 Sahel

- 1 Moreau R.E. 1952. 'The place of Africa in the palaeartic migration system', *The Journal of Animal Ecology* 21: 250-271.
- 2 BirdLife International (2017) 'Species factsheet: *Oenanthe oenanthe*'. Gedownload van <http://www.birdlife.org> op 28 september 2017.
- 3 Moreau R.E. 1972. *The Palaearctic-African Bird Migration Systems*. Tweede druk 1981. Academic Press, Londen, New York, p. 158.
- 4 Andere auteurs hebben andere oppervlakten berekend: BirdLife houdt het op maar liefst 83 miljoen km² en de Wikipedia-pagina over tapuiten op een schamele '2.3 million square kilometres'. Dat is frappant! Een korte speurtocht in de *Times Atlas of the World* wijst uit dat de oppervlakte van heel Europa 9,8 miljoen km² is en die van Azië 45,0 miljoen km², samen 54,8 miljoen km². Dan lijkt me het getal van BirdLife wel heel ruim en dat van Wikipedia heel krap.

- 5 Zeker al sinds 'bijbelse tijden', getuige de in dit verband regelmatig aangehaalde woorden van Jeremia: 'Zelfs de ooievaar aan de hemel kent zijn vaste tijden en tortelduif en zwaluw nemen de tijd van hun komst in acht' (Jeremia 8, vers 7. NBG-vertaling 1951. Veertiende druk 1989. Nederlands Bijbelgenootschap, Haarlem).
- 6 Brooke R.K. 1986. 'Historical sketch of Afrotropical ornithology', *Revue Zoologique Africaine* 100: 7-12. Kennisontwikkeling van Afrikaanse vogels is relatief laat op gang gekomen: 'The first manifestation of ornithology, as far as Africa and the tropics generally were concerned, was the accumulation of curiosities brought back to amuse and astonish the stay-at-homes. The obtainers of such curiosities normally worked from European bases in remote lands. At that time there were fewer bases in Africa (the most important being Cape Town, Dakar and Luanda) than in the Oriental and Neotropical Regions and thus fewer curiosities were obtained. The relative neglect of Afrotropical birds in 18th century natural history writing may be thus explained.'
- 7 Levaillant F. 1805. *Histoire naturelle des oiseaux d'Afrique*. Volume 4. J.J. Fuchs, Parijs. Op pp. 88-118 worden de tapuiten besproken en fraai afgebeeld.
- 8 Buffon G.L.L. 1778. *Histoire naturelle*. l'Imprimerie Royale, Parijs. Vol. 20, p. 249.
- 9 Gmelin J.F. 1788-1793. *Caroli a Linné, Systema Naturae*. G.E. Beer, Leipzig. Een door Gmelin bijgewerkte versie van Linnaeus' werk. Tapuiten worden in 1789 behandeld, op de pagina's 966 en 967.
- 10 Stejneger (1901) meldt dat Hartlaub de vogel van Buffon heeft opgemeten in Parijs en de grootte van de vogel wijst uit dat het om de *leucorhoa*-ondersoort van de tapuit gaat. Stejneger L. 1901. 'On the wheatear (*Saxicola*) occurring in North America', *Proceedings of the U.S. National Museum* 23: 473-481. Overigens beschouwt Hartlaub *leucorhoa* als aparte soort. Voor wie over Hartlaubs tapuiten wil lezen: Hartlaub G. 1857. *System der Ornithologie West Africa's*. C. Schünemann, Bremen, pp. 64-65.
- 11 Dresser H.E. 1871-1881. *The History of the Birds of Europe, Including all the Species Inhabiting the Western Palaearctic Region*. Londen. De tapuit is beschreven in 1874 en staat in deel II op de pagina's 187-197, voorzien van een mooie plaat.
- 12 Brehm A. 1882. *Brehms Thierleben. Allgemeine Kunde des Thierreichs*. Vijfde deel. Bibliographisches Institut, Leipzig, p. 145.
- 13 Stejneger L. 1901. 'On the wheatear (*Saxicola*) occurring in North America', *Proceedings of the U.S. National Museum* 23: 473-481.

- 14 Stejneger L. 1901. 'The two races of *Saxicola oenanthe*', *The Auk* 18: 186-187.
- 15 Reichenow A. 1904-1905. *Die Vögel Afrikas*. Derde deel. J. Neumann, Neudamm, pp. 723-724.
- 16 Hartert E. 1910. *Die Vögel der Paläarktischen Fauna*. Band 1. R. Friedländer & Sohn, Berlijn, pp. 679-682.
- 17 Witherby H.F. (ed.) 1920. *A Practical Handbook of British Birds*. Volume 1. Witherby & Co., Londen, p. 429.
- 18 Intrigerend is natuurlijk dat zowel Stejneger als Reichenow schrijft dat tapuiten ook in India overwinteren. Dat is ten onrechte, en vermoedelijk berust hun bewering op een misverstand: de tapuit lijkt in winterkleed bijzonder veel op de izabeltapuit *Oenanthe isabellinus* en laatstgenoemde overwintert wél in India. Dresser, hierboven al aangehaald, zag dit gevaar al goed en schrijft vriendelijk: 'It [de tapuit] occurs in India in the winter season; but Dr. Jerdon and several other ornithologists have confused *Saxicola isabellina* and the present species, which in winter plumage are not very dissimilar, and therefore it is rather difficult to define the range of the present species in that part of Asia.' Dat verklaart vast het wintervoorkomen van de tapuit in India.
- 19 Wilson J.M. en Creswell W. 2010. 'The Northern Wheatear in the Sahel of West Africa: distribution, seasonal variation and habitat associations', *Ostrich* 81: 115-121.
- 20 Stand van zaken d.d. 20 oktober 2017.
- 21 Zwarts L. et al. 2009. *Living on the Edge*. KNNV, Zeist, p. 15.
- 22 Zwarts L. en Bijlsma R.G. 2015. 'Detection probabilities and absolute densities of birds in trees', *Ardea* 103: 99-122; Zwarts L. et al. 2015. 'Moreau's paradox reversed, or why insectivorous birds reach high densities in savanna trees', *Ardea* 103: 123-144.
- 23 Top drie gemiddelde aantal/ha: 15° N 0,079 tapuit/ha, 16° N 0,133 en 17° N 0,049 tapuit/ha.
- 24 Browne P.W.P. 1982. 'Palaeartic birds wintering in southwest Mauritania: species, distributions and population estimates', *Malimbus* 4: 67-104.
- 25 Morel G. 1968. *Contribution a la synécologie des oiseaux du Sahel Sénégalais*. Mémoires O.R.S.T.O.M. nr. 29, Parijs. Uitgebreid rapport met vogel en insectengegevens.
- 26 Wilson J.M. en Creswell W. 2010. 'The Northern Wheatear in the Sahel of West Africa: distribution, seasonal variation and habitat associations', *Ostrich* 81: 115-121.
- 27 Jones P., Vickery J., Holt S. en Creswell W. 1996. 'A preliminary assessment of some factors influencing the density and distribution of palearctic pas-

- serine migrants wintering in the Sahel zone of West Africa', *Bird Study* 43: 73-84. Zie vorige noot: ook hier is alleen in Noord-Nigeria gekeken en niet in een groot deel van de Sahel, zoals de titel wel doet vermoeden.
- 28 Lamarche B. 1981. 'Liste commentée des oiseaux du Mali', *Malimbus* 3: 73-102.
- 29 Morel G.J. en Morel M. 1992. 'Habitat use by palaeartic migrant passerine birds in West Africa', *Ibis* 134 (supplement): 83-88.
- 30 Keith S. et al. (eds.) 1992. *The birds of Africa*. Deel IV. Academic Press, Londen, pp. 509-512.
- 31 Zwarts L. et al. 2009. *Living on the Edge*. KNNV, Zeist, pp. 50 en 52.
- 32 Wilson J.M. en Creswell W. 2010. 'The Northern Wheatear in the Sahel of West Africa: distribution, seasonal variation and habitat associations', *Ostrich* 81: 115-121.

10 Eilandjes

- 1 Quammen D. 1996. *The Song of the Dodo*. Jonathan Cape, Londen, 2004. (Nederlandse vertaling: *Het lied van de dodo*, Atlas, Amsterdam, 1998). Mooi geschreven en buitengewoon toegankelijk boek dat ook over de kwetsbaarheid van kleine populaties gaat. Voor veel diersoorten zijn kleine populaties al wat er over is van hun eens grote, aaneengesloten verspreidingsgebied. Dat geldt ook voor de tapuit in West-Europa.
- 2 Van Turnhout C. et al. 2006. *Jaar van de Tapuit 2005*. sovoN Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- 3 MacArthur R. en Wilson E.O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- 4 Soulé M.E. 'Where do we go from here?', in: Soulé M.E. (ed.) 1987. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 181.

11 Klappen voor de theorie

- 1 Longley M. 2004. 'Wheatear', in: *Snow water*. Wake Forest University Press, Winston-Salem.
- 2 Lebreton J.D. et al. 1992. 'Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies', *Ecological Monographs* 62: 67-118.

12 Onbeperkte zon

- 1 Thijsse J.P. *Het intieme leven der vogels*. Derde druk 1965, L.J. Veen's uitgeverijmaatschappij N.V., Amsterdam, p. 15. Oorspronkelijk in 1906 uitgegeven door Erven Loosjes, Haarlem.

- 2 Informatie en het rapport staan op <https://www.sovon.nl/nl/content/jaar-van-de-tapuit-2005>.
- 3 Het rapport *Broedsucces en voedsel生态学 van Tapuiten in de Nederlandse kustduinen* is downloadbaar op de pagina van Sovon. Van Turnhout C. et al. 2006. *Broedsucces en voedsel生态学 van Tapuiten in de Nederlandse kustduinen*. soVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen. Link: <https://www.sovon.nl/nl/content/broedsucces-en-voedsel生态学-van-tapuiten-de-nederlandse-kustduinen>.
- 4 Ik heb Hans niet zo goed gekend als veel anderen van Stichting Bargerveen en daarbuiten. Hans overleed plotseling op 30 augustus 2008. Graag verwijs ik naar een necrologie die Rob Bijlsma heeft geschreven voor *De Takkeling*, in 2008, volume 16: 183-187. Ook online te vinden.
- 5 Gelukkig verscheen in in 2009 het veelgeprezen boek *Living on the Edge* (Zwarts L. et al., KNNV Publishing, Zeist), waarin de onderzoekers onder andere, door cijfers gestaafd, correlaties onderzoeken tussen afname van soorten in de Europese broedgebieden en de winteromstandigheden in de Sahel. Ook bevat het boek een gedetailleerde schrijving van de veranderingen in landgebruik, die uiteindelijk gerelateerd is aan de sterke bevolkingstoename, daar te lande. Helaas voor mij komt de tapuit er maar bekaaid van af.
- 6 Thijsse J.P. *Het Vogeljaar*. Zevende druk 1972. A.G. Schoonderbeek, Laren, p. 155. Sint-Jan als laatste dag voor de nachtegaal en koekoek wordt ook genoemd in Heuvel H.W. 1927. *Oud-Achterhoeksche boerenleven, het gehele jaar rond*. Zevende druk 1973. Uitgeverij Ankh-Hermes, Deventer, p. 234.
- 7 Van Oosten H.H. et al. 2015. 'Site-specific dynamics in remnant populations of Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* in the Netherlands', *Ibis* 157: 91-102.

13 Overleven op eilanden

- 1 Conder P. 1989. *The Wheatear*. Christopher Helm, Londen, p. 87.
- 2 Voor de volledigheid de overleving van de mannetjes in dezelfde jaren, in percentages teruggeziene vogels: 81-61-50-61. De overleving van de mannetjes is dus veel hoger geweest in de 'vossenjaren' omdat die niet werden gepredeerd op het nest, zoals de vrouwtjes.
- 3 Zweden, Uppsala: Arlt D. et al. 2008. 'Habitat-specific population growth of a farmland bird', *PLoS One* 3: e3006; Groot-Brittanië, Fair Isle: Seward A.K. et al. 2013. 'The impact of increased food availability on survival of a long-distance migratory bird', *Ecology* 94: 221-230; Frankrijk, Normandië: Henry P.-Y. en Ollivier P. 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.

- 4 Deel 1, p. 17: 'Ihre Bewegungsweise zu Fuß ist sehr eigenartig, sie ist ein Mittelding zwischen Rennen und Hüpfen, und da man die dünnen, schwarzen Beine unter dem noch kurzschwänzigen, also sehr rund wirkenden braunen Vogel bei ihrer Hurligkeit nicht erkennen kann, so sieht es aus, als würden Kartoffel durchs Zimmer gerollt.' Heinroth O. en Heinroth M. 1926. *Die Vögel Mitteleuropas*. Band 1. Hugo Bermühler Verlag, Berlin, p. 17.
- 5 Dan hebben wij het maar makkelijk, tegenwoordig! Hoe anders was dat anderhalve eeuw geleden: rond het midden van de negentiende eeuw stierf, landelijk gezien, twintig procent van de levend geboren kinderen voor de eerste verjaardag. Voor 1880 waren er pieken in de sterfte gedurende warme zomers. Ook was er een verband met het geven van borstvoeding: in streken waar borstvoeding in zwang was was de sterfte aanzienlijk lager dan in streken waar dit niet het geval was, door verschillende oorzaken. In laatstgenoemde streken was de sterfte soms meer dan dertig procent! Informatie uit: Treffers P.E. 2008. 'Zuigelingensterfte en geboorten in de 19e en begin 20e eeuw', *Nederlands Tijdschrift voor Geneeskunde* 152: 2788-2794.

14 Ga weg, kom terug

- 1 Soulé M.E. 'Introduction', in: Soulé M.E. (ed.) 1987. *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. Misschien voor velen een open deur, maar het was voor mij een nooit gedachte: wat bedoelen we met beschermen? Welke kans op uitsterven hoort daarbij en welke termijn?
- 2 Dat is niet helemaal waar: lokale terreinkennis kan tot voordeel zijn en waarom zou je verkassen naar een onbekende streek wanneer je een geschikte plek al goed kent? Zoals Peter Conder in zijn tapuitenboek schrijft op bladzijde 85: 'That older and colour-ringed pairs or individuals returned so consistently for a further year or years to the same territory does indicate that the value of knowing a territory was greater than the desire to find a better feeding ground.'
- 3 Van Oosten H.H. et al. 2016. 'Genetic structure among remnant populations of a migratory passerine, the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*', *Ibis* 158: 857-867.
- 4 Santure A.W. et al. 2010. 'Population structure in the Barn Swallow, *Hirundo rustica*: a comparison between neutral DNA markers and quanti-

- tative traits', *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 306-314.
- 5 Prochazka P. et al. 2011. 'Low genetic differentiation among Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* populations across Europe', *Journal of Avian Biology* 42: 103-113.
 - 6 Veit M.L. et al. 2005. 'Population genetic structure and dispersal across a fragmented landscape in Cerulean Warblers (*Dendroica cerulea*)', *Conservation Genetics* 6: 159-174; Lindsay D.L. et al. 2008. 'Habitat fragmentation and genetic diversity of an endangered, migratory songbird, the golden-cheeked warbler (*Dendroica chrysoparia*)', *Molecular Ecology* 17: 2122-2133.

15 Gedeelde mannen

- 1 Ik kon niet alle literatuur te pakken krijgen en vertrouw daarom op Glutz von Blotzheim en Bauer (1988, p. 561): 'Bisher sind mindestens 12 Fälle von Bigynie und ein Fall von Trigynie dokumentiert; die Anteile von einem bzw. zwei Fälle unter 42 bzw. 53 untersuchten Bruten lassen auf mehr oder weniger regelmäßiges Vorkommen polygamer Verhältnisse schließen.' Er is geen reden om aan te nemen dat daar sinds 1988 veel in is veranderd, lijkt me. Glutz von Blotzheim U.N. en Bauer K.M. 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- 2 Orians G.H. 1969. 'On the evolution of mating systems in birds and mammals', *American Naturalist* 103: 589-603.
- 3 Leisler B. en Schulze-Hagen K. 2011. *The Reed Warblers – Diversity in a Uniform Family*. KNNV Publishing, Zeist. Dit is voor mij hét voorbeeld van hoe een populair-wetenschappelijk boek geschreven zou moeten worden. Verhalend en vertellend geschreven door betrokken onderzoekers, geen droge wetenschappelijke opschepperij. Met een sterke nadruk op beschrijvend veldwerk als basis voor alles wat bureauwetenschappers – zonder die laatste af te willen vallen of hun werk te kritiseren! – gebruiken om voorspellingen te doen. Natuurhistorie als de basis van verder vogelonderzoek.
- 4 Forstmeier W. et al. 2001. 'Polygyny in the dusky warbler, *Phylloscopus fuscatus*: the importance of female qualities', *Animal Behaviour* 62: 1097-1108.
- 5 Mannetjes zijn op eenjarige leeftijd wel als zodanig te herkennen, maar eenjarige en oudere vrouwtjes zijn niet uit elkaar te houden. Daardoor liepen er nogal wat vrouwtjes rond waarvan ik de precieze leeftijd niet wist omdat ik ze als volwassen vogel heb geringd.
- 6 De frequentie waarmee jonge vrouwtjes de primaire of secundaire partner zijn wijkt significant af van de frequentie waarmee oudere vrouwtjes

de primaire of secundaire vrouw zijn, getuige de uitkomst van de chi-kwadraattoets, $\chi^2 = 5,04$, $df = 1$, $P = 0,025$.

- 7 Schmaljohann H. et al. 2015. 'Proximate causes of avian protandry differ between subspecies with contrasting migration challenges', *Behavioral Ecology* 27: 321-331.
- 8 Stewart R.E. en Aldrich J.W. 1951. 'Removal and repopulation of breeding birds in a spruce-fir forest community', *The Auk* 68: 471-482; Hensley M.M. en Cope J.B. 1951. 'Further data on removal and repopulation of the breeding birds in a spruce-fir forest community', *The Auk* 68: 483-493.
- 9 Gallacher H. *Gids voor Vogelonderzoek*. Deel 1 en 2. Het Spectrum, Utrecht/Antwerpen. Ik heb beide ooit van mijn ouders gekregen om mijn buiten rondhangen wat meer inhoud te geven. Tevergeefs! Maar bij het tapuitenonderzoek kwamen ze goed van pas.
- 10 Dit eenzame tapuitenmannetje dat maar geen vrouwtje kon vinden greep me aan en drukte me met de neus op de feiten: niet omdat hij een mannetje vol slechte eigenschappen was kreeg hij geen vrouwtje (hij was immers enkele jaren oud en had vaak succesvol jongen grootgebracht), maar om de reden dat er simpelweg geen vrouwtjes over waren in de kleine Vogelduin-populatie. Alle aanwezige vrouwtjes waren bezet. Voor een andere fase in het uitstervingsproces beschreef Martjan Lammertink een soortgelijke waarneming voor de keizerspecht uit Mexico, nu uitgestorven: 'A particular tragic example is the extinction of the Imperial Woodpecker in the surroundings of Los Altares in central Durango. Mr. Juventino Herrera of that village said that by 1948 all males had been shot for their red crest feathers. A lonely female, constantly calling, roamed the forest for another four or five years.' (Lammertink M. et al. 1996. 'Status and conservation of old-growth forests and endemic birds in the pine-oak zone of the Sierra Madre Occidental, Mexico', *Universiteit van Amsterdam, Verslagen en Technische Gegevens* 69: 1-89, p. 34.) Nigel Collar schreef over dezelfde specht enkele jaren eerder: '... with the loss of the closely related Ivory-billed Woodpecker to contemplate, the conservation and ornithological communities of North America and indeed the "developed" world would do well at least to avoid posterity's imminent judgement that the planet's largest and most spectacular woodpecker disappeared in a climate of indifference and inertia.' (Collar N.J. et al. 1992. *Threatened birds of the Americas: The ICBP/IUCN Red Data Book*. Smithsonian Institution Press, Washington/Londen en International Council for Bird Preservation, Cambridge, p. 578.)
- 11 Buchmann M. 2001. 'Die Brutbiologie des Steinschmätzers (*Oenanthe*

- oenanthe*) auf intensiv genutzten Flächen in Rheinland-Pfalz', *Die Vogelwarte* 41: 1-17.
- 12 Ribeiro A. et al. 2012. 'Microgeographic socio-genetic structure of an African cooperative breeding passerine revealed', *Molecular Ecology* 21: 662-672.
 - 13 Griffiths S.C. et al. 2002. 'Extra pair paternity in birds: a review of inter-specific variation and adaptive function', *Molecular Ecology* 11: 2195-2212.
 - 14 Voor meer achtergrond over de ontdekking van frequent vreemdgaan, eventuele voor- en nadelen voor beide sekses verwijs ik graag naar de leesbare boeken van Tim Birkhead, zoals zijn *De wijsheid van vogels* uit 2008 of zijn *Ten Thousand Birds* uit 2014. (Princeton University Press, Princeton).
 - 15 Weer refereer ik naar Tim Birkheads *Ten Thousand Birds*, en wel naar de pagina's 345-349.
 - 16 Andere tapuitengetallen uit de literatuur zijn: 26 procent onechte kinderen en 46 procent van de nesten met ten minste één onecht jong, en 11 procent onechte kinderen (Kudernatsch et al. 2010. 'Extrapair paternity in a German population of the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*', *Journal of Ornithology* 151: 491-498). Anderen hebben ook naar de frequentie van buitenechtelijke jongen gekeken, maar in een meer experimentele set-up; deze getallen zijn dus niet goed te vergelijken (ofschoon de frequentie grofweg 11-14 procent van de jongen betreft en 33-40 procent van de nesten een of meerdere buitenechtelijke jongen bevat; Currie D. et al. 1999. 'The effect of experimental male removals on extrapair paternity in the wheatear, *Oenanthe oenanthe*', *Animal Behavior* 57: 145-152).

16 Seizoensdiëten

- 1 Ray J. 1678. *The Ornithology of Francis Willughby*. Martyn, Londen, p. 233.
- 2 Legio zijn de (veelal Duitse) referenties naar de vogel die 'de Lappen de vogel met duizend stemmen noemen'. Glutz van Blotzheim en Bauer (1988) refereren echter naar de 'Hundertzüngige Vogel' (volume 11/1, p. 215). Het is mij niet duidelijk waar dit vaak aangehaalde citaat vandaan komt en het is opvallend dat Bengt Berg, jeugdheld bij uitstek, op zijn trektocht in Lapland en zich omringd wetende door Lappen, zich bij het vermelden van de blauwborst, inclusief foto van een zingend mannetje, niet uitlaat over hoe de Lappen deze vogel toch noemen! (Berg B. 1931. *Mein Freund der Regenflecker*. Dietrich Reimer/Ernst Vohsen, Berlijn, pp. 30-32.) Ik ben benieuwd hoe het zit. Dat allemaal neemt niet weg dat

de blauwborst verbluffend veel en verbluffend goed kan imiteren, en het beeld is natuurlijk fantastisch.

- 3 Weathers W.W. en Sullivan K.A. 1989. 'Juvenile foraging proficiency, parental effort, and avian reproductive success', *Ecological Monographs* 59: 223-246; Sullivan K.A. 1990. 'Daily time allocation among adult and immature yellow-eyed juncos over the breeding season', *Animal Behaviour* 39: 380-387.
- 4 Dieet van eerste legsels staat in detail in: Van Oosten H.H. et al. 2014. 'Habitat selection of brood-rearing Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* and their invertebrate prey', *Ardea* 102: 61-69. Het dieet van jongen uit late legsels staat in: Van Oosten H.H. 2016. 'Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands', *Ardea* 104: 199-212 (waarin ook het vroege dieet wordt gegeven ter vergelijking).

17 Voedselknelpunt

- 1 Hallmann C.A. et al. 2017. 'More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas', *PLoS ONE* 12: e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>.
- 2 Van Oosten H.H. 2016. 'Comparative breeding ecology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands', *Ardea* 104: 199-212.
- 3 Weathers W.W. 1992. 'Scaling nestling energy requirements', *Ibis* 134: 142-153.
- 4 Anoniem 1973. 'Inventarisatie van enige broedvogels in de A.W. duinen in 1971', *Publicaties Vogelwerkgroep Haarlem* 4: 56-60.
- 5 Van Oosten H.H. et al. 2014. 'Habitat selection of brood-rearing Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* and their invertebrate prey', *Ardea* 102: 61-69.
- 6 Veenstra B. Website Broedvogels Noordhollands Duinreservaat 1982-2014. <http://www.eco-on-site.nl/mirrors/pwn-puur-natuur/pwn-broedvogels/NHD/site8214/INTRODUCTIE.HTM>.

18 Dubbeltjes en kwartjes

- 1 Buchmann M. 2001. 'Die Brutbiologie des Steinschmätzers (*Oenanthe oenanthe*) auf intensiv genutzten Flächen in Rheinland-Pfalz', *Die Vogelwarte* 41: 1-17, p. 5. Suhrkamp, Frankfurt am Main 1977.
- 2 Een recent artikel waar een overzicht staat van de theorie en praktijk is bijvoorbeeld: Podlas K.A. en Richner H. 2013. 'The adaptive function of hatching asynchrony: an experimental study in great tits', *Animal Behaviour* 86: 567-576.

- 3 Van Oosten H.H. et al. 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.
- 4 Tinbergen J.M. et al. 1985. 'Density dependent survival in an isolated great tit population: Kluyver's data reanalysed', *Ardea* 73: 38-48.
- 5 Recent is bij andere zangvogels vastgesteld dat jongen uit vroege nesten het broedterrein al verlaten voor de jongen uit late nesten dat doen, net als bij tapuiten – dat is bemoedigend. Meller K. et al. 2013. 'The effects of hatching date on timing of autumn migration in partial migrants – an individual approach', *Journal of Avian Biology* 44: 272-280. Mitchell G.W. et al. 2012. 'Timing of breeding carries over to influence migratory departure in a songbird: an automated radiotracking study', *Journal of Animal Ecology* 81: 1024-1033.
- 6 Heinroth O. en Heinroth M. 1926. *Die Vögel Mitteleuropas*. Band 1. Hugo Bermühler Verlag, Berlin, p. 84.
- 7 Glutz von Blotzheim en Bauer 1988, p. 537.
- 8 De vleugellengte, als maat voor de grootte van de vogels, verschilt significant tussen de seksen (Mann-Whitney U-test, $U = 5944,5$, $P = 0,033$, 86 mannelijk en 84 vrouwelijk), maar het gewicht verschilt niet officieel ($U = 10043,5$, $P = 0,058$).
- 9 Both C. et al. 1999. 'Density dependent recruitment rates in Great Tits: The importance of being heavier', *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266: 465-469.
- 10 Dit lijkt in te druisen tegen de evolutionaire regel dat het over het algemeen raadzaam is om jongen van de zeldzame sekse te produceren. Zijn er meer mannen dan vrouwen? Produceer dan meer dochters, want die komen wel aan de man, terwijl extra zonen een grote kans hebben niet aan de vrouw te komen, waardoor je genen niet verder verspreid raken. Maar wanneer de zeldzame sekse in het veld, waar het gebeurt, té vaak de verliezende concurrent is en daardoor de trektocht niet overleeft worden je genen met volle zekerheid niet verspreid. Een interessante casus!
- 11 De sekseratio wijkt significant af van 50:50, getuige de uitkomst van de chi-kwadraattoets, $\chi^2 = 4,38$, $df = 1$, $P = 0,036$.

19 Jonge vrouwen, oude vrouwen en het tikken van de tijd

- 1 Hesse H. *In den Dünen. Die Gedichte*. Derde druk 1995. Suhrkamp Verlag, Berlijn, p. 266.
- 2 Van Oosten H.H. 2016. 'Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands', *Ardea* 104: 199-212.

- 3 Met als minimum en maximum aantal dagen 33 en 60. In Rheinland-Pfalz is deze periode nagenoeg hetzelfde, namelijk eenenveertig dagen (Buchmann 2001).
- 4 Hussell D.J.T., Bairlein F. en Dunn E.H. 2014. 'Double brooding by the Northern Wheatear on Baffin Island', *Arctic* 67: 167-172.
- 5 ...getuige de uitkomst van de chi-kwadraattoets die in het voordeel is van de gedachte dat oude vrouwtjes vaker dan verwacht een tweede legsel maken: $\chi^2 = 6,18$, $df = 3$, $P = 0,022$.
- 6 Uitkomst van de chi-kwadraattoets, $\chi^2 = 14,10$, $df = 3$, $P = 0,012$. Getest of de frequentie oud mannetje-jong vrouwtje, oud-oud, jongjong en jong-oud zoals waargenomen in het veld afwijkt van een verwachte verdeling, aangenomen dat er geen voorkeur is voor combinaties. Er is dus wél een voorkeur.

20 Hopen zand

- 1 Heinroth O. en Heinroth M. ~1924, *Die Vögel Mitteleuropas*. Band 1. Hugo Bermühler Verlag, Berlin-Lichterfelde, p. 6.
- 2 Zanette L.Y. et al. 2011. 'Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year', *Science* 334: 1398-1401.
- 3 Van vijftien van de zeventien vrouwtjes uit 2010 wist ik de precieze leeftijd omdat zij in de voorgaande jaren als nestjong waren geringd. De twee overige vrouwtjes waren als volwassen vrouwtje in voorgaande jaren geringd en waren minimaal drie en vier jaar oud. In 2011: 24 vrouwtjes, waarvan eenentwintig als nestjong geringd. Vrouwtje 22 was in 2008 als volwassen vrouwtje geringd, dus die was minimaal vier jaar oud, vrouwtjes 23 en 24: in 2011 geringd, en dat moeten jonge vrouwtjes zijn geweest, omdat er in 2010 geen ongeringde volwassen vrouwtjes in het Vogelduin waren. De jaren 2008-2009 heb ik niet gebruikt omdat een groter deel van de vrouwtjes van onbekende leeftijd was, hoewel ook in 2009 het gemiddelde vrouwtje 1,6 jaar oud was. Ik heb geen kalenderjaar gebruikt maar de menselijke leeftijd afgerond op jaar: een jong geboren op 10 mei 2008 is in 2009 één jaar.
- 4 Bowers E.K. et al. 2012. 'Sex-biased terminal investment in offspring induced by maternal immune challenge in the house wren (*Troglodytes aedon*)', *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279: 2891-2898.

21 Vossen en tapuiten

- 1 Verstraet T. en Van Dijk A.J. 1997. 'Vos of grassen? Broedvogels in de Nederlandse duinen sinds 1984', *Limosa* 70: 163-178.

- 2 Versluijs R. en Van Oosten H. 2011. 'Gekraagde wespvinders in tapuitiesnavels', *Vlinders* 26: 14-15.
- 3 Van Turnhout C. et al. 2018. 'Tapuiten en duinbeheer in de Noordkop', *De Levende Natuur* 119: 124-128.
- 4 Van der Meer H.P. 1996. *Atlas van broedvogels tussen Katwijk en Scheveningen. Een inventarisatie in het kader van de MER diep-infiltratie fase 2*. Duinwaterbedrijf Zuid-Holland, Scheveningen, p. 48.
- 5 Aartse E. 1998. 'Goede vrienden kwamen niet terug. De tapuit in Gijs Kokkieshoek', *Nieuwsbrief natuuronderzoek Amsterdamse Waterleidingduinen* 8: 1-3.
- 6 Verrips M. 2000. 'De Tapuit in Berkheide sinds 1990', *Duinstag* 15: 13-18.
- 7 Van Dijk A.J. 2001. 'Ups and downs van in Drenthe broedende Tapuiten *Oenanthe oenanthe*', *Drentse Vogels* 14: 25-39, p. 25.
- 8 Henry P.-Y. en Ollivier P. 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.
- 9 Van Deursen C. 2011. 'Al bijna verdwenen', *Fitis* 47: 42-71, p. 61.
- 10 Gouw A. 1997. *Studentenrapportages over vossen en tapuiten*. PWN. Nog een paar cijfers uit deze rapporten: in 1995-1997 zijn 14, 19 en 25 eerste legfels gevolgd in en rond het Vogelduin, waarvan in totaal verloren gingen: 7, 58 en 80 procent. Dat is niet mis. Gouw A. en Van der Hoorn B. 1996. *Enkele factoren die van invloed zijn op het aantalsverloop van de tapuit *Oenanthe oenanthe* in het Noordhollands Duinreservaat*. Stageverslag Vakgroep Oecologie en Oecotoxicologie & Vakgroep Systematiek, Evolutie en Paleobiologie. Vrije Universiteit & Universiteit van Amsterdam, Amsterdam. Gouw A. 1997. *Het broedsucces van de Tapuit 1997*. PWN, Velsersbroek. Gouw A. 1998. *Vossenproject: Tapuitrapport *Oenanthe oenanthe**. PWN, Velsersbroek
- 11 De juistheid van dit citaat is helaas niet te controleren: het staat op p. 96 van: Hellebrekers A.W. 2004. *Heeft de koekoek overlevingskansen?* Uitgegeven in eigen beheer.
- 12 Verrips M. 'In memoriam Herman de Beer', in *Jaarverslag 2002 van de Stichting Vogelringstation Meijendel*, p. 3.
- 13 E-mail Maarten Verrips 22 april 2016.
- 14 Verrips M. 2000. 'De Tapuit in Berkheide sinds 1990', *Duinstag* 15: 13-18.
- 15 Van Ommering G. en Verstrael T. 1987. *Vogels van Berkheide*. Stichting Publicatiefonds Duinen, Leiden, p. 176.
- 16 Vergeet niet dat in jaar 3 vanaf eind mei nestbescherming plaatsvindt in het Vogelduin en op het Aekingerzand een jaar of twee eerder. Daardoor

zijn afnames natuurlijk beïnvloed (afgeremd, neem ik aan), maar dan komt het adagium van ‘klein is kwetsbaar’ om de hoek kijken: nestbescherming leidt niet meteen tot populatiegroei bij een te kleine populatie.

- 17 Intrigerend is dat sinds 2016 de tapuitenvalleien in het Vogelduin aan het vergrassen zijn door een nieuwe konijnenziekte (RHD-2). De tapuiten nemen hier sinds 2011 af, onder andere door nestpredatie. Zou over een jaar of tien de tapuitenafname ook worden gekoppeld aan de nu optredende vergrassing wanneer we niet precies hadden gekeken naar het wel en wee van alle individuele nesten?

22 Dode eieren en stervende jongen

- 1 Koenig W.D. 1982. ‘Ecological and social factors affecting hatchability of eggs’, *The Auk* 99: 526-536.
- 2 Spottiswoode C. en Møller A.P. 2004. ‘Genetic similarity and hatching success in birds’, *Proceedings of the Royal Society of London B*. 271: 267-272; Heber S. en Briskie J.V. 2010. ‘Population bottlenecks and increased hatching failure in endangered birds’, *Conservation Biology* 24: 1674-1678; Frankham R. 2010. ‘Inbreeding in the wild really does matter’, *Heredity* 104: 124.
- 3 Hansson B. et al. 2007. ‘No evidence for inbreeding avoidance in a great reed warbler population’, *Behavioral Ecology* 18: 157-164.
- 4 Van Oosten H.H. et al. 2016. ‘Genetic structure among remnant populations of a migratory passerine, the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*’, *Ibis* 158: 857-867.
- 5 Malisch R. en Baum F. 2007. ‘PCDD/FS, dioxin-like PCBs and marker PCBs in eggs of peregrine falcons from Germany’, *Chemosphere* 67: 1-15.
- 6 Sinkkonen S. en Paasivirta J. 2000. ‘Degradation half-life times of PCDDs, PCDFs and PCBs for environmental fate modeling’, *Chemosphere* 40: 943-949.
- 7 White D.H. en Seginak J.T. 1994. ‘Dioxins and furans linked to reproductive impairment in wood ducks’, *Journal of Wildlife Management* 58: 100-106.
- 8 Van Oosten H.H. et al. 2019. ‘Hatching failure and accumulation of organic pollutants through the terrestrial food web of a declining songbird in Western Europe’, *Science of the Total Environment* 650: 1547-1553.

23 Een nieuwe lente

- 1 Wulf A. 2015. *The Invention of Nature: The Adventures of Alexander von Humboldt, the Lost Hero of Science*. John Murray, Londen. Op p. 59 staat

- het citaat. Helaas heb ik de brief van Humboldt zelf niet gelezen. Prachtig boek.
- 2 Visser M.E., et al. 1998. 'Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*)', *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B 265: 1867-1870; Visser M.E. et al. 2004. 'Global climate change leads to mistimed avian reproduction', *Advances in Ecological Research* 35: 89-110.
 - 3 Both C. et al. 2010. 'Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats', *Proceedings of the Royal Society B*. 277: 1259-1266; Halupka L. et al. 2008. 'Climate change affects breeding of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*', *Journal of Avian Biology* 39: 95-100.
 - 4 Halupka L. et al. 2008. 'Climate change affects breeding of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*', *Journal of Avian Biology* 39: 95-100.
 - 5 De Beer H.F.M. 1981. 'Het ringen van tapuiten', *Op het Vinkentouw* 38: 7-8.
 - 6 Dat is opvallend: sommige vrouwtjes die laat arriveren beginnen binnen enkele dagen na aankomst met nestbouw. In 2008 waren we erg vaak in het duin en daar verscheen op zekere dag 'supervrouw'. Een dag na aankomst begon ze als secundair vrouwtje al met nestbouw. Het zou me niet verbazen dat dit vrouwtje (en andere vrouwtjes) gedurende de trek opvetten en zo klaar zijn voor broederij wanneer ze aankomen in het duin. Andere vrouwtjes komen eerder in het duin, maar moeten daar nog opvetten. Ik heb hier geen bewijs voor overigens.
 - 7 Lany N.K. et al. 2016. 'Breeding timed to maximize reproductive success for a migratory songbird: the importance of phenological asynchrony', *Oikos* 125: 656-666.
 - 8 Zoals voor kleine karekieten: Halupka L. et al. 2008. 'Climate change affects breeding of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*', *Journal of Avian Biology* 39: 95-100.
 - 9 E-mail Maarten Verrips 18 oktober 2017.
 - 10 Tapuiten gaan niet eerder leggen omdat de hogere temperatuur ze bevalt, maar vast omdat er eerder in het jaar voldoende geschikte insecten zijn. Helaas weten we dit niet! Daarnaast kun je volhouden dat, gezien de frequentie waarmee tweede legsels nu worden geproduceerd én de waarneming dat jongen van late nesten (tegenwoordig?) eigenlijk nooit van de honger omkomen in het nest, laat broeden geen verspilde energie lijkt te zijn. Je kunt daartegen inbrengen dat de jaarlijkse overleving van late jongen lager is dan van vroege jongen (hoofdstuk 'Dubbeltsjes en kwartjes'). Het laatste woord over nut en schade van en door tweede broedsels is nog niet gesproken.

24 Tapuitenzang

- 1 'Tapuit, tapuit/ op dit moment/ verdraagt mijn borst geen gezang/ behalve dat van jou.' Citaat uit het gedicht 'Spör', van de IJslander Stefán Hörður Grímsson. Ik vind dit prachtige regels en om het meer in het persoonlijke te trekken: ze verwoorden in een paar zinnen het fundament dat vogels vormen onder mijn bestaan.
- 2 Buchanan K. en Catchpole C.K. 2000. 'Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267: 321-326.
- 3 Forstmeier W. en Leisler B. 2004. 'Repertoire size, sexual selection, and offspring viability in the great reed warbler: changing patterns in space and time', *Behavioral Ecology* 15: 555-563.
- 4 Balsby T.J.S. 2000. 'Song activity and variability in relation to male quality and female choice in Whitethroats *Sylvia communis*', *Avian Biology* 31: 56-62.
- 5 Suthers R.A. 1990. 'Contributions to birdsong from the left and right sides of the intact syrinx', *Nature* 347: 473-477.
- 6 Suthers R.A. 2004. 'How birds sing and why it matters', in: Marler P. en Slabbekoorn H. (eds.) 2004. *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Elsevier, Londen, San Diego, pp. 272-295. Een wetenschappelijk en toch betrekkelijk leesbaar boek!
- 7 Er is allerhande (gratis) software beschikbaar om sonogrammen te maken en tegelijkertijd naar de zang te luisteren, bijvoorbeeld het gratis Raven Lite van het Cornell Laboratory for Ornithology.
- 8 Natuurlijk is de naam tapuit niet onopgemerkt gebleven in kringen van cafébezoekers en lektuurdichters. Zo verscheen in de *Leeuwarder Courant* op 27 augustus 1988 het volgende gedicht van Hoatse:
Over een tapuit
Hij sprong bijtijden uit de band,
Dat was bekend in vogelland,
Eens schelde luid een paartje vinken:
'die zit zich weer eens zat te drinken',
En een fazantehaan riep vals:
'de drank staat alweer tot zijn hals!'
Hoe reageerde de tapuit?
Hij grinnikte en lalde luid:
'Dat is nog lang niet tot mijn kin,
Dus waard, tap mij maar gauw weer in.'
- 9 Conder P. 1989. *The Wheatear*. Christopher Helm, Londen, p. 121.
- 10 Panov E.N. 2005. *Wheatears of Palearctic*. Pensoft, Sofia/Moskou, p. 71.

- 11 Kroodsmas D.E. en Parker L.D. 1977. 'Vocal virtuosity in the Brown Thrasher', *The Auk* 94: 783-785.
- 12 Constantine M. en The Sound Approach. 2006. *The Sound Approach to birding*. The Sound Approach, Dorset. De pagina's 115-118 gaan over de fluisterzangen en over de subzangen. '... there is nothing "plastic" or undeveloped about them. Rather, they might be seen as an "ultra crysallisation" of the subsongs some birds spend so long in the bushes practising until the bird's singing skills have reached their highest level of perfection.' (p. 118)
- 13 Collins S. 2004. 'Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong', in: Marler P. en Slabbekoorn H. (eds). 2004. *Nature's music: The Science of Birdsong*. Elsevier, Londen, San Diego, pp. 39-79. Ik heb de door haar aangehaalde studies niet gelezen; ik vertrouw op Collins.
- 14 Nozemann C. et al. 1784. *Nederlandsche vogelen*. Deel 2. J.C. Sepp, Amsterdam.
- 15 Wilson E.O. 1994. *Het veelvormige leven*. Contact, Amsterdam/Antwerpen. De vertaling van *The Diversity of Life* uit 1992. Op p. 4 staat het citaat. Voor in mijn exemplaar staat: '17 februari 1999, van Heineken Studentenservice'. Dat was een mooie actie: bij het afnemen van voldoende bier kreeg je dit soort prachtige boeken cadeau. Wilson E.O. 1992. *The Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge.
- 16 Van Turnhout C. et al. 'Tapuiten en duinbeheer in de Noordkop', *De Levende Natuur* 119: 124-128.
- 17 Van Turnhout C. en Van Beusekom R. 2014. *Toevlucht voor de tapuit. Bescherming van een bijzondere trekvogel*. Vogelbescherming Nederland, Zeist.
- 18 Nijssen M. et al. 2014. *Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunage-meenschappen in droge duingraslanden. Eindrapportage 2009-2013*. Rapport 2014/OBN190-DK, Driebergen.

Illustratieverantwoording

- 1 Foto: Eugen Kessler
- 2 Eddie Gerald/Alamy Stock Photo
- 3 Uit: W.F. Jashemski, *The Gardens of Pompeii, Herculaneum, and the Villas Destroyed by Vesuvius*. Caratzas Brothers, New Rochelle 1979
- 4 Uit: W.F. Jashemski, *The Gardens of Pompeii, Herculaneum, and the Villas Destroyed by Vesuvius*. Caratzas Brothers, New Rochelle 1979
- 5 Getty Research Institute, coll. nr. 19181
- 6 Getty Research Institute, coll. nr. 19181
- 7 Universiteitsbibliotheek Gent, BIB.HN.000126 vol. 2
- 8 Biodiversity Heritage Library
- 9 Coll. nr. 832, Stephen Ongpin Fine Art, Londen
- 10 Coll. nr. NL-HlmNHA_53003014_K, Noord-Hollands Archief, Haarlem
- 11 Coll. nr. 1982.36.1, National Gallery of Art, Washington
- 12 Foto: Herman van Oosten
- 13 Foto: Herman van Oosten
- 14 Foto: Rob Bijlsma
- 15 Foto: Rob Bijlsma

Remco Daalder

De meerkoet

Meerkoeten zijn overal waar water is. Het zijn alledaagse dieren die een alledaags bestaan lijken te leiden, maar schijn bedriegt. Sommige koeten zijn hun hele leven trouw aan hun nestplek en hun partner, andere zijn ongebonden avonturiers, die de Middellandse Zee overvliegen om op de Nijl te overwinteren of de Sahara oversteken om neer te strijken in Liberia. Meerkoeten hebben een enorm verspreidingsgebied. Ze komen voor op de Herengracht in Amsterdam, maar ook in de bergen van Nieuw-Guinea. Ze redden zich overal, bijten fel van zich af en maken zelf wel uit wat ze met hun leven doen. Remco Daalder gaat op expeditie naar het Markermeer, het IJ en de grachtengordel om de geheimen van deze meest menselijke aller vogels te doorgronden.

Louis Beyens

De raaf

De raaf is niet echt de Caruso van het dierenrijk. Toch is hij net als de kraai een heuse zangvogel, de grootste zelfs. Was hij vroeger een gewone broedvogel in Nederland en België, door zijn duistere, zwarte uiterlijk, de vermeende concurrentie met jagers en zijn slechte naam als aaseter (hij was vaak bij galgen en dood vee te vinden) hadden we hem bijna uitgeroeid. Halverwege de vorige eeuw is hij heruitgezet en nu leven er weer honderden broedparen in de Lage Landen.

Daar mogen we blij mee zijn, want de raaf is een van de intelligentste diersoorten ter wereld. Bij de Inuit en de indianen van de noordwestkust van Amerika was het Vader Raaf die de mensen schiep en al het leven op aarde. In vrijwel alle culturen neemt de raaf een belangrijke plaats in, mede door zijn incarnatie van de eeuwige tegenstelling van goed versus kwaad. Louis Beyens is als bioloog gespecialiseerd in het Arctisch gebied en gepassioneerd geïnteresseerd in de raaf. In dit deel van de vogelserie vertelt hij aanstekelijk en toegankelijk over deze prachtige mythische vogel waarmee de mens al zo lang een speciale relatie heeft.

Kees Camphuysen
De zilvermeeuw

De zilvermeeuw is een vogel die bij veel mensen weerstand oproept. Weerstand gevoed door vooroordelen. Als soort is de zilvermeeuw misschien opportunistisch, maar veel individuen blijken heel traditioneel. Aan de hand van dagboek aantekeningen en het meest recente meeuwenonderzoek op Texel beschrijft Kees Camphuysen het leven van de zilvermeeuw. 'Door twaalf jaar achtereen door dezelfde kolonie te lopen heb ik individuele vogels als persoonlijkheden leren kennen. Ik hoef hun ringen niet te lezen om te weten wie ze zijn. De kennismaking was in veel gevallen wederzijds. Veel meeuwen weten precies wie ik ben, wanneer ik kom, wat ik kom doen.' Het is deze persoonlijke kennis, ondersteund door wetenschappelijk onderzoek, die van *De zilvermeeuw* een buitengewoon leesbare kennismaking maakt met de wereld van een van onze veelvoorkomende, maar minst begrepen vogels. Niemand mag zich na lezing van deze fascinerende monografie nog op vooroordelen beroepen.

