



## Over de broedbiologie van Nachtegalen in de duinen van Meijendel

Karakteristiek beeld van een zingende Nachtegaal in een Meidoorn, Meijendel, 8 mei 2020 (foto: Wim Verhagen). *Typical image of a singing Nightingale in a Hawthorn in the dunes of Meijendel.*

**De Nachtegaal is een algemene broedvogel in de duinen van Meijendel en dit mooie landschap vormt dan ook een uitstekende plek voor wie meer over deze soort te weten wil komen. Zo opvallend als ze zingen in de toppen van witbloeiende Meidoorns, zo onopvallend lopen Nachtegalen op hun roze poten tussen brandnetels, richting nest. Hier, onder Duindoorns en ander struweel, heb ik hun nesten gezocht om een indruk te krijgen van hun broedbiologie.**

### Herman van Oosten

De Nachtegaal *Luscinia megarhynchos* is een algemene broedvogel in kalkrijke kustduinen, waar de soort voorkomt van de zeereep tot in het binnenduin, in droge zandige struwelen en in vochtige bosschages die de infiltratieplassen omzomen. Zo algemeen als ze in de duinen zijn, zo schaars zijn Nachtegalen in grote delen van Nederland geworden vanaf de jaren zeventig, waarbij verruiging van de bosbodem en veranderingen in humusvorming en bodemfauna door een lage grondwaterstand en een hoge stikstofdepositie een rol wordt toegedicht, naast veranderingen in het bosbeheer (Bijlsma *et al.* 2001, van Ommering 2018).

Deze insecteneter arriveert rond midden april na een lange reis vanuit het Afrikaanse overwinteringsgebied in de (bos)savanne tussen Sahel en tropisch regenwoud (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988, Emmenegger *et al.* 2014). Na de eileg verstomt de zang en lijken gepaarde Nachtegalen grotendeels verdwenen, om enkele weken later weer tevoorschijn te komen in gezelschap van hun kortstaartige jongen, getuige de vaak gehoorde alarmroepen. Mannetjes

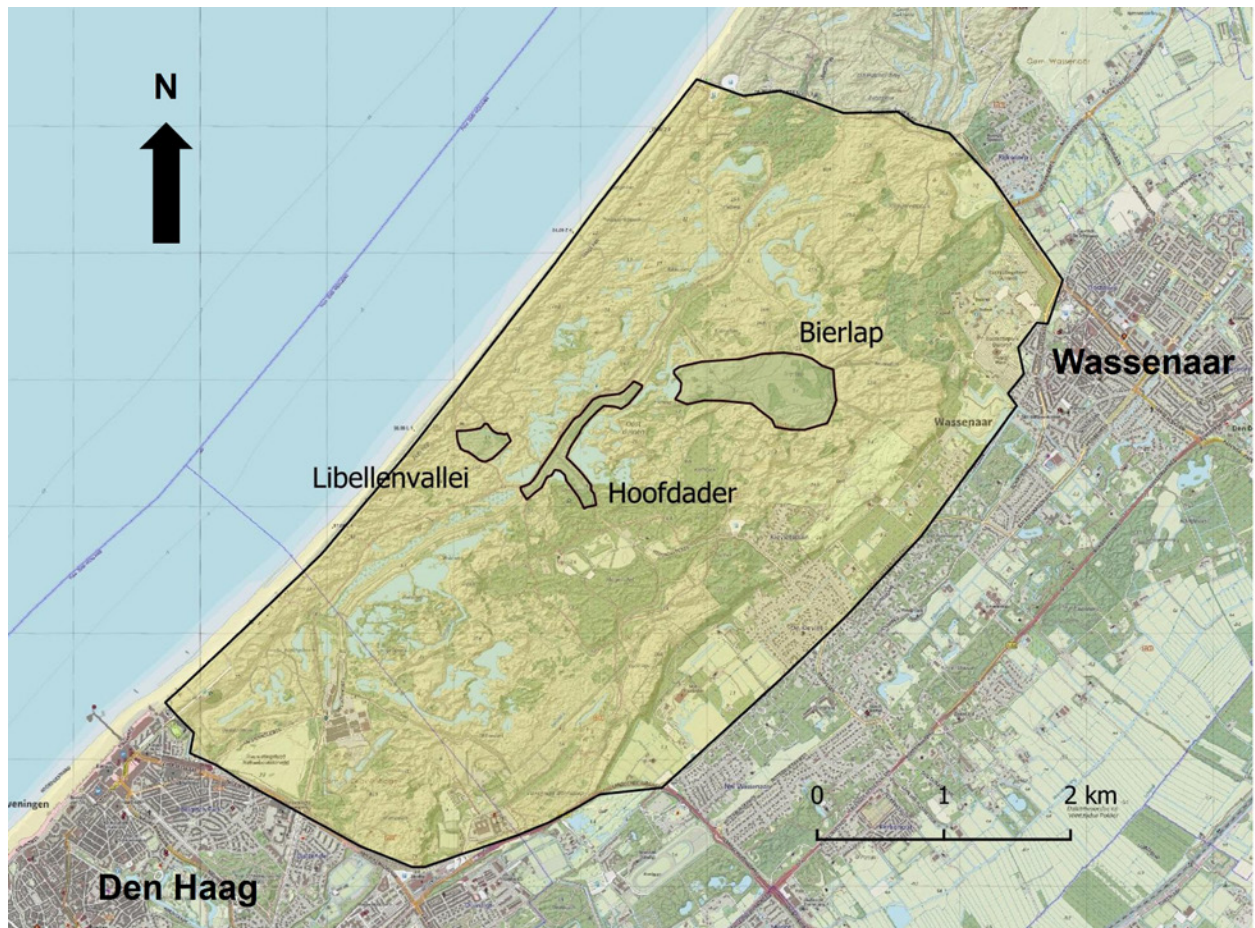
waarvan het nest is mislukt gaan weer zingen als opmaat voor een eventueel vervolglegsel, mannetjes die ongepaard zijn gebleven zingen door tot in juni.

In duingebied Meijndel nabij Den Haag ZH komt de soort al decennia in stabiele aantallen voor als broedvogel en het gebied is waarschijnlijk verzadigd wat het aantal territoria betreft (Spierenburg & Pot 2019). Maar hoe leven ze hier? In de periode 2021-23 heb ik in Meijndel de broedbiologie onderzocht aan de hand van 29 gevonden nesten, waarvan in dit artikel verslag wordt gedaan. Ik ga in op een aantal basale parameters die voor Nederlandse Nachtegalen niet zo goed bekend zijn: datum legbegin, legselgrootte, nestsucces, habitat, het voedsel voor de jongen en hoe vaak de jongen gevoerd worden. In hoeverre komen de resultaten overeen met andere nachtegalenstudies, veelal van decennia geleden (o.a. Hilpricht 1954, Horstkotte 1965, 1969)?

## METHODE

### Beschrijving gebied en Nachtegaal

Het afwisselende kalkrijke duingebied Meijndel (1800 ha) ligt tussen Den Haag, Wassenaar en de Wassenaarse Slag in Zuid-Holland. Grote delen van het gebied worden extensief begraasd door geïntroduceerde grote grazers, zoals Galloway runderen en Konik paarden (van der Hagen 2023). De Nachtegaal is een algemene broedvogel in dit gebied. In 2023 werden in geheel Meijndel 339 territoria vastgesteld (1988-2022 gemiddeld  $372 \pm 35$  SD per jaar, Vogelwerkgroep Meijndel: [www.vwg-m.nl](http://www.vwg-m.nl)). Binnen Meijndel heb ik mij geconcentreerd op grofweg het centrale deel: het gebied rond de Libellenvallei, rond de Hoofdader plus Sparregat en de Bierlap; figuur 1). De eerste twee locaties bestaan uit een afwisselend landschap van meidoorn- en duindoornstruweel, afgewisseld met lage grasvegetatie en wat hoger



**Figuur 1.** Kaart van Meijndel (geel) met daarin de drie onderzoeksgebieden Libellenvallei, Hoofdader/Sparregat en de Bierlap. Ten zuidwesten ligt Den Haag, in de noordoostpunt Wassenaar. *Map of Meijndel (yellow) with research sites Libellenvallei, Hoofdader/Sparregat and Bierlap. Southwest of Meijndel is the city of The Hague and in the northeast corner the city of Wassenaar.*



opgaand hout en open water in de nabijheid. De Bierlap bestaat ook uit een meidoornlandschap met hoger opgaand hout (Zomereik *Quercus robur*, abelen *Populus*), maar is droger en zandiger, zonder water in de nabijheid.

### **Nesten zoeken, nestparameters en ringen**

Nesten werden gevonden door vrouwtjes met nestmateriaal te volgen, door vrouwtjes tijdens een broedpauze terug naar het nest te volgen of door voerende ouders te volgen. Dit klinkt eenvoudig, maar het aantal gevonden nesten wordt beperkt door de lastige zichtbaarheid van Nachtegalen door zowel zijn terrestrische voorkomen als zijn voorkomen in struweel, en doordat Nachtegalen één nest per jaar maken (met eventueel vervolglegsel na mislukking van het eerste legsel) met gepiekte eerste legfels. Daarnaast stoppen mannetjes grotendeels met zingen zodra het vrouwtje is begonnen met de eileg, waardoor ze van de aardbodem verdwenen lijken te zijn. Het is dus van belang om de territoria van zingende mannen in te tekenen om later de nesten te zoeken wanneer de vogels stil zijn.

Niet zelden is een Nachtegaal buiten een struweel zichtbaar, tot hij of zij door de muur van het struweel heenvliegt en verdwijnt. Na enkele keren een Nachtegaal naar binnen te hebben zien vliegen, is het zaak ergens binnen in het, vaak behoorlijk open, struweel te gaan zitten of liggen, om zo de precieze nestplaats te vinden tussen brandnetels (of Hondсроos *Rosa canina*, wanneer het tegenzit). Soms is het struweel te klein om zonder verstoring in plaats te nemen, waardoor op verschillende locaties rondom moet worden gepost. Wanneer de nestplek niet goed bepaald kan worden en de vogel lijkt te broeden, dan loont het om, met grote voorzichtigheid, het aanwezige brandnetelboschage uit te pluizen om zo het nest te vinden. Het nest zelf is soms opvallend en hoog, waardoor het afsteekt wanneer je liggend op de grond om je heen kijkt. Soms is het dusdanig onopvallend dat het wegvalt in de aanwezige warreling van ingevangen bladeren en afgebroken takjes. Soms zit het hoger dan je denkt, bijvoorbeeld hoger dan 50 centimeter, waardoor je er onderdoor kijkt, en soms is het nest zo gevonden!

Om de leeftijd van de nestjongen te schatten heb ik gebruik gemaakt van de vleugellengte. Van één nest wist ik de precieze leeftijd, omdat ik de eieren heb zien uitkomen; op moment van meten waren de jongen dag 7 en de bijbehorende vleugellengte was 28-30 mm. Een ander nest heb ik twee keer gemeten: op 4 juni toen de jongen dag 8 waren (vanwege 32 mm vleugel) en op 31 mei, met een vleugel van 12 mm (dag 4). De vleugel is dus met 5 mm per dag gegroeid en deze maat heb ik bij andere jongen toegepast om hun leeftijd te bepalen. Om de legdatum van het eerste ei te berekenen heb ik aangenomen dat dagelijks één ei werd gelegd en dat de broedduur 13 hele dagen was met uitkomst op dag 14 (Horstkotte 1965). Op de dag van uit-

komst hebben jongen de leeftijd dag 1 (dus niet dag nul).

Ook heb ik de legselgrootte (als aantal eieren en als aantal jongen plus eventueel niet-uitgekomen eieren) bepaald, en de jongen eenmalig gemeten (maximaal gestrekte vleugel op halve mm en gewicht op een kwart gram nauwkeurig met een Pesola 50 g veerunster). Een nest werd beschouwd als succesvol als tenminste één jong was uitgevlogen. Nesten werden als mislukt beschouwd wanneer eieren of jongen in het nest aanwezig hadden moeten zijn, maar afwezig waren. Succesvolle nestverlaters zijn makkelijk vast te stellen door fel alarm van de oudervogels rond het nest. Het nestsucces is gemeten als het percentage succesvolle nesten van het totaal aantal gevolgde nesten met bekende afloop.

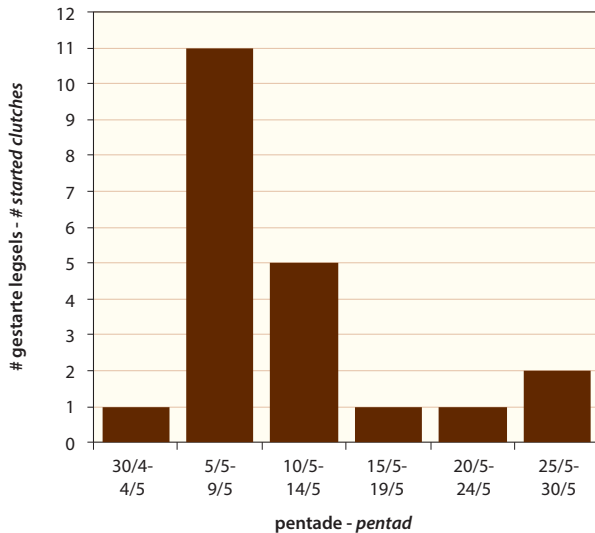
In totaal heb ik 91 nestjongen gekleurringd in de hoop een idee te krijgen over de plaatstrouweid van jonge Nachtegalen. Daarnaast worden op het Vogelringstation Meijndel bij het Sparregat (dus in het onderzoeksgebied) Nachtegalen gevangen en geringd (door ze met het afspe-len van de zang naar mistnetten te lokken), en door het eventueel terugvangen van uitgevlogen nestjongen in het seizoen krijgen we een idee tot wanneer jonge Nachtegalen in het broedgebied aanwezig zijn.

### **Broedhabitat**

De broedhabitat wordt beschreven gebaseerd op dominante boom- en struiksoorten van het broedbosje, de vegetatie waar het nest in wordt gebouwd, hoogte van het nest en afstand tot rand van het bosje.

### **Nestjongendieet**

Bij negen nesten is het gelukt om filmopnames te maken door een videocamera (Sony HDR-CX11, Sony HDR-SR10E, Canon HF10 en Canon HF100) op een laag statiefje verdekt bij het nest op te stellen, om zo een beeld te krijgen wat voor prooien Nachtegalen aan hun jongen voeren in de verschillende habitats binnen Meijndel. Per nest heb ik op een dag gefilmd (behalve nest 7, waar ik twee dagen filmde, zij het dat de jongen op de eerste filmdag erg jong waren, 4 dagen), met een gemiddelde filmtijd van 07:39 ± 00:49 uur per dag, waarbij per nest gemiddeld 191 ± 55 prooien per nest konden worden gedetermineerd (meestal tot op orde of familie, soms tot op geslacht of soort). De leeftijd van de jongen op moment van filmen was 7.9 ± 1.5 dagen (dag 1=geboorte). Aan de hand van de filmopnames kon ik ook bepalen hoe vaak de jongen per uur werden gevoerd en hoe vaak per jong gevoerd werd, door het totale aantal voeringen te delen door het aantal jongen (daarmee aannemend dat ieder jong even vaak gevoerd wordt). Waar van toepassing worden gemiddelden ± standaardafwijkingen gegeven.



**Figuur 2.** Het aantal gestarte legfels per pentade piekt tussen 5 en 9 mei. *Peak of first eggs in the period 5-9 May.*

## RESULTATEN

### Nestparameters, nestsucces en ringgegevens

Legselgrootte kon bepaald worden bij 26 van de 29 nesten die ik in 2021-23 vond. De paartjes hadden vrijwel altijd een legsel van 5 eieren (N=25). Een legsel van 4 eieren was een vervolglegsel (het eerste mislukte nest van dit paar heb ik niet gevonden, op 27 mei weer nestbouw) en bevatte naast drie gewone eieren een dwergei (afbeelding 1). De datum



Herman van Oosten

**Afbeelding 1.** Vervolglegsel van een Nachtegaal met drie gewone eieren en een dwergei, 4 juni 2022. *Replacement clutch of a Common Nightingale containing three normal eggs and one atypical dwarf egg.*

van het eerste ei kon worden berekend voor 21 nesten en werd in de helft van de gevallen (52%) in de pentade 5-9 mei gelegd (figuur 2; min-max 30 april-27 mei), met een onzekerheidsmarge van een dag, omdat de leeftijd van de nestjongen op één dag nauwkeurig kon worden geschat. Voltallige legfels van 5 eieren piekten van 9-13 mei, met als uitersten 4-31 mei. In totaal waren 18 van de 29 nesten succesvol (62%). De overige 11 nesten werden waarschijnlijk alle gepredeerd door (onbekende) roofdieren.

Van de 91 geringde nestjongen werden er in hetzelfde jaar 13 (14%) teruggevangen door het vogelringstation. Deze 13 jongen werden 39 dagen (mediaan, min-max 13-56 dagen) na uitvliegen teruggevangen, en wel op 15 juli (mediaan, min-max 22 juni-11 augustus). Jonge Nachtegaalen vliegen op dag 14 uit, dus deze jongen waren op het moment van terugvangen 53 (27-70) dagen oud. Geen van deze vogels is een jaar later teruggevangen en geen van deze nestjongen is een jaar later teruggezien in het duin. Gebaseerd op de terugvangsten lijkt het erop dat de jongen tot maximaal midden augustus aanwezig waren.

### Broedhabitat

Nesten zitten veelal of aan de rand van lager struweel, of tussen bijvoorbeeld brandnetels onder hoger struweel. In laatstgenoemde situaties is de vegetatie onder het overkoeplende struweel goed toegankelijk, omdat brandnetels vrij ver uit elkaar staan, zodat een Nachtegaal er tussendoor kan lopen. De 29 gevonden nesten werden met name tussen brandnetels gebouwd, al dan niet wat gemengd met een enkele dode tak of rietopslag (tabel 1). De broedbosjes waar de nesten werden gebouwd werden gedomineerd door verschillende boom- en struweelsoorten, meestal Meidoorn *Crataegus monogyna* of Witte Abeel *Populus alba* (tabel 2). Van de 29 nesten werden er 11 op de bodem gebouwd, 12 maximaal 30 cm boven de bodem, 4 op een halve meter en 2 op 1 m hoogte. Zeventien nesten (59%) bevonden zich binnen een meter van de rand van het struweel, zeven binnen 10 m, drie op een afstand van 10-20 m en twee op 20-30 m van de rand. Vegetatie korter dan 5 centimeter en/of ijle grasvegetatie was bij alle nesten binnen 30 meter van het nest bereikbaar om te foerageren. Nesten zaten vooral dicht bij de rand van het struweel wanneer broedbosjes dicht begroeid waren of met een dichte rand omringd.

### Dieet nestjongen en voerfrequentie

In tabel 3 staan de ordes die meer dan 5% van het dieet uitmaakten (gemeten als aantal prooien, niet als gewicht). In bijlage 1 staat het nestjongendieet in meer detail.

In de Libellenvallei verschilden de leeftijden van de jongen van de drie filmnesten nauwelijks van elkaar, gezien de overeenkomende vleugellengte en veerontwikkeling (respectievelijk 31, 30 en 35 mm; de lengte van nest 3 is op 10/06 bepaald, zijnde 30 mm: voor 11/06 heb ik er 5 mm bij

**Tabel 1.** De specifieke plantensoort waar het nest in werd gebouwd (N=29 nesten). *Forb or shrub species in which the nest was built.*

nestplaats vegetatie – nest vegetation	aantal nesten - number of nests
brandnetel (dode takken/riet) - nettle (dead branches/common reed)	12
gras (dode takken) – grasses (dead branches)	4
Duindoorn - Sea Buckthorn	3
braam sp. (hop/kleefkruid) - bramble sp. (hop/cleaver)	2
dode takken - dead branches	2
Hondsroos – Dog Rose	2
Koninginnekruid - Hemp Agrimony	2
kruidlaag bos – herb layer forest	1
Wilde Liguster – Wild Privet	1

**Tabel 2.** De dominante struik- of boomsoorten die de broedbosjes rond de nestplaatsen vormen (N=29 nesten). *Dominant shrub or tree species on the nesting site.*

struiksoort broedbosje – species nest site	aantal bosjes - number sites
Meidoorn (vlier/dood hout) – Hawthorn (elder/dead branches)	16
Abeel – White Poplar	6
Duindoorn – Sea Buckthorn	2
berk/Gele Kornoelje – birch/Cornelian Cherry	1
eik – oak	1
loofhout (essenbos) – deciduous trees (ash tree)	1
vlier – elder	1
Wilde Liguster – Wild Privet	1

geteld), waardoor er geen leeftijdseffect op prooikeuze zal zijn. Eind mei bestond het dieet in de Libellenvallei bij nest 1 en nest 2 voor 75% en 45% uit kleine groene rupsen (grotendeels rupsen van de Kleine Wintervlinder *Operophtera brumata*). Daarnaast bestond 10% uit tweevleugeligen, namelijk roofvliegen en langpootmuggen, 5% en 15% uit kevers (voornamelijk Rozenkevers *Phyllopertha horticola*). Twee weken later (nest 3) bestond slechts 15% uit rupsen, een kleine 5% uit tweevleugeligen, maar 51% uit kevers: bijna allemaal Rozenkevers. Ook werden enkele (adulte) libellen gevoerd, een Glassnijder *Brachytron pratense* en acht Gewone Oeverlibellen *Orthetrum cancellatum*.

Rond de Hoofdader/Sparregat zijn bij vier nesten filmopnames gemaakt: bij nest 4 en 7 waren de jongen 7-8 dagen oud (vleugel 32-33 mm) en bij nest 5 en 6 waren ze 10-11 dagen oud (vleugel 47-49 mm). Dit gebied lijkt op de Libellenvallei, maar het is wat dichter begroeid met struweel. Vergelijken met de Libellenvallei vormden rupsen een minder vaak gevoerde groep met 13% en 6%, bij nesten 4

(31 mei 2022) en 7 (4 juni 2022; tabel 3). Tweevleugeligen vormden 8% en 5% van het dieet, en verder werden wat meer spinnen gevoerd (ongeveer 5%). Kevers werden veel gevoerd, 54% en 65% van het totaal aantal prooien. Voor het grootste deel waren dit weer Rozenkevers, maar er werden ook enkele soldaatjes, kniptorren en snuitkevers gevoerd. Libellen vormden 9% van de prooiaantallen bij nest 4.

De jongen van de nesten 5 en 6 kregen op 1 en 2 juni 2023 een iets ander dieet: 27% en 8% rupsen, maximaal 6% tweevleugeligen, 41% en 18% kevers (alle Rozenkevers bij nest 5, bij nest 6 evenveel Rozenkevers als kniptorren en daarnaast enkele soldaatjes en een boktor). Ten slotte waren de grotere aantallen libellen opvallend: 24% en 32%! Een groot deel van de libellen betrof uitsluitende imago's, in verschillende stadia van uitsluipen (soms nog grotendeels larf, soms een net uitgevlogen imago). Waarom in de Libellenvallei, waar ook een duinmeertje ligt, veel minder libellen werden gevoerd weet ik niet goed, maar vermoedelijk speelt een combinatie van beschikbaarheid van andere prooien een rol, samen met jaarlijkse verschillen in fenologie van insecten (timing uitsluipen libellen).

De Bierlap is een ander gebied dan de Libellenvallei en de Hoofdader: een droog en zandig, door Meidoorns gedomineerd landschap met bosschages, van water verwijderd. De jongen in beide nesten waren even oud, met vleugels van 29 mm en daarmee 7 dagen oud. Het dieet wordt gedomineerd door kleine groene rupsen (51-33%, grotendeels waarschijnlijk Kleine Wintervlinder) en tweevleugeligen (26-47%, voor een groot deel langpootmuggen), terwijl



**Afbeelding 2.** Typische open broedplek: tussen brandnetels, onder Meidoorns en Witte Abeel. Het nest zit bij de voet van het kale boompje, 31 mei 2022. *Open nesting site: between nettles, under Hawthorn and White Poplar. The nest is located at the base of the small tree.*



**Tabel 3.** Percentages van belangrijke prooigroepen ( $\geq 5\%$  in dieet bij minimaal 1 nest) per nest, per locatie. *Nestling diet per nest, grouped per site, as percentage of the number of prey provided to nestlings for those prey being fed  $\geq 5\%$  in at least 1 nest.*

>5% in dieet	Libellenvallei			Hoofdader/Sparregat				Bierlap	
	28/5/21	28/5/21	11/6/21	31/5/22	01/6/23	02/6/23	04/6/22	01/6/23	01/6/23
orde / nestnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Aranea	1.8	2.3	1.2	4.8	0.9	3.2	5.1	2.1	0.6
Odonata	0.4	0.9	5.4	8.7	24.1	31.7	3.1	0.5	0.0
Coleoptera imago	5.0	13.2	51.2	54.3	40.5	17.5	64.7	4.2	6.5
Hymenoptera	0.0	0.0	0.0	2.6	0.0	0.0	6.7	0.5	0.6
Lepidoptera larva	75.4	45.9	14.5	12.6	26.7	7.9	6.3	51.3	32.7
Diptera imago	10.3	12.3	4.8	8.3	2.6	6.3	5.1	25.7	47.0
snavel vol - beak full	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	6.3	0.0	0.5	0.0
prooi sp. - prey sp.	3.9	24.1	16.9	3.5	2.6	23.0	2.7	11.5	8.9

spinnen, kevers en libellen vrijwel ontbraken (tabel 3); uitsluipende libellen zullen in de droge Bierlap niet worden aangetroffen. Een jonge Nachtegaal werd  $3.1 \pm 0.7$  keer per uur gevoerd op een leeftijd van  $7.9 \pm 1.5$  dagen (dag 1=uitkomst, min-max 7-11 dagen, N=9 nesten).

## DISCUSSIE

In deze bijdrage heb ik een indruk gegeven van de broedbiologie van Nachtegalen in Meijndel en hieronder vergelijk ik mijn bevindingen met de literatuur. In kleine populaties kunnen broedbiologische getallen afwijken van die in (oorspronkelijke) grote populaties en daarmee een vergelijking tussen populaties beïnvloeden. Zo beginnen oudere Tapuiten *Oenanthe oenanthe* in een kleine populatie ( $\leq 24$  paar) bij Castricum NH gemiddeld acht dagen eerder met de eileg dan tweede-kalenderjaar vrouwtjes (van Oosten 2018), waardoor het gemiddelde legbegin in jaren volgend op een jaar met een laag broedsucces vroeger zal vallen, ook vanwege de geringe immigratie. Hierdoor kunnen legbegindatums in verschillende kleine populaties onderling sterker verschillen dan legbegindatums binnen grote populaties, waardoor er haken en ogen aan een vergelijkende broedbiologische studie zitten. Gelukkig zullen de broedbiologische gegevens van Nachtegalen in Meijndel veel minder blootstaan aan beïnvloeding door het toeval vanwege de grote aantallen territoria, waardoor de broedbiologische parameters goed te vergelijken zijn met die uit andere (grote) populaties in de internationale literatuur. De legselgrootte van vijf eieren in Meijndel komt sterk overeen met die in andere studies uit het verleden en het heden: legselgrootte 4.9 in Engeland (Mayall 1932-35), Duitsland (Hilpricht 1954, Horstkotte 1965, 1969), Slowakije (Baláz 2006) en 4.8 in Duitsland (Wink 1971), Engeland (Morgan

1982) en Frankrijk (Amrhein *et al.* 2002). Al deze aantallen zijn inclusief vervolglegels die wat kleiner zijn (Mayall 1932-35, Glutz von Blotzheim & Bauer 1988), maar volgens Hilpricht (1954) toch ook vaak vijf eieren bevatten.

Niet alleen de legselgrootte is hetzelfde als in andere studies, ook de legdatum is niet heel verschillend. De piekperiode in Midden-Europa is 1-20 mei (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988) en Hilpricht (1954) noemt 'vroegle gels' tussen 2-8 mei. Horstkotte (1969) zag de eerste eieren vanaf 1 mei, met het grootste deel gelegd tussen 1-15 mei en met een opvallende piek op 7 en 8 mei, wat mooi overeenkomst met de piek 5-9 mei in Meijndel, met 30 april als vroegste datum. Wink (1971) noemt 28 april als eerste datum bij zijn Nachtegalen in de Eifel. In Engeland piekt de leg van de eerste eieren tussen 11-16 mei (Morgan 1982), met als vroegste vondst van het eerste ei 28 april. In tegen-



**Afbeelding 3.** Eindelijk gevonden! Nest in basis ligusterstruik (nest 8, 1 juni 2023). *Found at last! Nest in Wild Privet.*

Herman van Oosten



**Afbeelding 4.** Nachtegaal met, van links naar rechts, rupsen van de Kleine Wintervlinder (nest 1, 28 mei 2021), twee langpootmuggen (nest 9, 1 juni 2023) en zeker twee Rozenkevers (nest 7, 4 juni 2022). *Nightingale feeding nestlings with, left to right, caterpillars of Winter Moth Operophtera brumata, two crane fly sp. and two Garden Chafers Phyllopertha horticola.*

stelling tot andere zangvogels die een vervroeging van de legdatum laten zien (Jonzén *et al.* 2006, Schmaljohann & Both 2017), lijkt het erop dat de legdatum van Nachtegalen in Meijndel niet opvallend anders is dan die in studies van meer dan 50 jaar geleden, hoewel signalen van fenologische vervroeging eigenlijk binnen een populatie gezocht moeten worden voor een goede vergelijking van heden en verleden. Hiermee zouden Nachtegalen zich in het gezelschap bevinden van Fitis *Phylloscopus trochilus*, Grauwe Vliegenvanger *Muscicapa striata* (Schmaljohann & Both 2017) en Paapje *Saxicola rubetra* (H. van Oosten & W. van Manen), die hun legdatum niet hebben vervroegd in weerwil van opwarmende voorjaren.

Nachtegalen leggen hun enige legsel per jaar gepiekt, waardoor de nachtegalenonderzoeker beperkt is in zijn succeschansen, ook omdat vervolglegels na mislukking van het legsel niet altijd worden geproduceerd (ten hoogste 50%, Horstkotte 1965, ook Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Niet alle nesten in de onderzochte terreindelen zijn dan ook gevonden, terwijl ze wel aanwezig waren getuige de oplevende zangactiviteit eind mei, begin juni: dit duidt op mislukking van nesten. In Meijndel bleek 62% van de gevonden nesten succesvol te zijn. Horstkotte (1969) noemt een nestsucces van 76% (31 van 41 nesten succesvol) en Morgan (1982) geeft een Mayfield-nestsucces van 69%. Mayall (1933) vond in 1932 een nestsucces van 78%, wat volgens hem lager was dan anders, en in 1934 vond hij een nestsucces van 64% (45 van de 70 (!) nesten succesvol) en vond dat erg laag, vergeleken met de jaren ervoor (*“The destruction of eggs and of broods of young has, however, been very marked.”*; Mayall 1935). Glutz von Blotzheim & Bauer (1988) geven nog enkele cijfers: 77% (Oostenrijk), 85% (Duitsland). Het nestsucces in Meijndel lijkt dus wat lager dan in genoemde studies. Welke predatoren een eind maakten aan de nesten in Meijndel is onbekend; Eekhoorns *Sciurus vulgaris* en Gaaien *Garrulus glandarius* worden als predatoren genoemd door Horstkotte (1965,

1969). Zou de ongetwijfeld sterke vervolging van vermoede nestpredatoren in Mayalls jaren in Engeland de Nachtegalen in de kaart hebben gespeeld, waardoor nestsucces hoog was vergeleken met tegenwoordig?

De habitat van Nachtegalen wordt beschreven als struweelrijk en als de randen van loofbos met een dichte ondergroei, vaak dicht bij water (Cramp 1988), wat goed overeenkomt met de situatie in Meijndel. De vegetatiestructuur binnen het territorium/rond het nest is afwisselend, met zowel struweel plus een toegankelijke kruidlaag, als een laag en/of ijl begroeide vegetatie nabij. Vermoedelijk vinden Nachtegalen in deze laatstgenoemde vegetatie de Rozenkevers en de langpootmuggen die worden gevoerd aan de jongen, en kunnen ze zich bij onraad snel terugtrekken in struweel. Een te hoge of te dichtbegroeide graslaag als enige grondhabitat nabij het broedbosje is naar alle waarschijnlijkheid ongeschikt, omdat grondfoerageerders belemmerd worden door een te dichte grasvegetatie (Atkinson *et al.* 2005, Vandenberghe *et al.* 2009). Anderen voeren de afwisselende vegetatiestructuur eveneens aan als een belangrijke component bij het voorkomen van Nachtegalen (Grüll 1981, Wilson *et al.* 2005). Grill (1981) heeft de nachtegalenbiotoop onderzocht in Oostenrijk en het is opvallend hoezeer die situatie hetzelfde is als veel territoria en nestplekken in Meijndel. Wilson *et al.* (2005) hebben de broedhabitat in detail bestudeerd in Engeland, en schetsen een voorkeurs-habitat dat grotendeels overeenkomt met de habitat in Oostenrijk en Meijndel, hoewel kale grond binnen het struweel meer belang wordt toegedicht in Engeland.

Nestjongen werden met een aantal prooien grootgebracht: rupsen, Rozenkevers en tweevleugeligen, vooral langpootmuggen. Daarnaast valt het aandeel libellen op bij sommige nesten, een wat onverwachte nachtegalenprooi. De rupsen zijn grotendeels loofhoutsoorten, onder andere Kleine Wintervlinders werden frequent gevoerd. Ook rupsen van bijvoorbeeld het Karmozijnrood Weeskind *Catocala sponsa*, Kleine Voorjaarsspanner *Agriopis leucophaea*

aria, Variabele Voorjaarsuil *Orthosia incerta* en Krakeling *Diloba caeruleocephala* werden herkend op beeld. Grote rupsen van uiltjes, zoals de Bonte Grasuil *Cerapteryx graminis* en *Apamea*-soorten, werden nauwelijks gevoerd, terwijl deze rupsen in de strooisellaag en aan de basis van grassen voorkomen, dus op de bodem waar Nachtegalen foerageren. Het is een interessante vraag waar Nachtegalen de groene rupsen vandaan halen: scharrelen ze onder de talrijke eikjes rond of vliegen ze de bomen in om ze van het blad te plukken, zoals Horstkotte (1965) beschrijft? Hij noemt het frequente voedselzoeken in eikjes, waar onder andere 'kleine groene rupsen' werden verzameld, dus net als in Meijendel. Hij observeerde de volwassen vogels ook in de eiken, waar ze de rupsen van de bladeren afpikten, soms ook vastgeklemd aan de schors van de boom en soms als een vliegenvanger achter een insect aanjagend.

Rozenkevers worden vaak gevoerd in de Libellenvallei en in de Hoofdader, maar nauwelijks op de Bierlap. Dat laatste is raadselachtig, omdat de habitat geschikt lijkt. Mogelijk zijn de vele gevoerde rupsen en langpootmuggen geschiktere prooien of was 2023 een slecht jaar voor Rozenkevers? Tellingen in het Noord-Hollands Duinreservaat in 2018-21 laten zien dat 2018 het laatste jaar in de telperiode was met grote aantallen (H. van Oosten); in 2007-18 werden hier jaarlijks grote zwermen gezien (H. van Oosten), hoewel deels ongeteld. Mogelijk speelt de grote droogte van de zomer van 2018 een rol bij de afwezigheid in 2019 (en daarna).

Tot mijn verrassing werden bij een aantal nesten frequent libellen gevoerd, met name rond de Hoofdader (tot 32% van het aantal gevoerde prooien). Van imago's werden vaak de stijve vleugels en de kop door de oudervogels verwijderd, waardoor deze grote prooien wat makkelijker te verwerken zijn door de nestjongen. Gezien het frequente voeren van uitsluitende en net uitgeslopen libellen hebben de vogels toegang tot water, om de insecten van de oevervegetatie te plukken. Waarschijnlijk zijn de zachte, grote en makkelijk te vangen uitsluiters uitstekende prooien.

Gegevens over het nestjongendiet in de literatuur zijn schaars. Horstkotte (1965) vermeldt, naast het voeren van kleine groene rupsen, ook het voeren van langpotige prooien -dat zijn vast langpootmuggen geweest. In een andere Duitse studie worden genoemd: 26% kevers (79% imago), 25% tweevleugeligen (meest langpootmuggen), 12% vliervleugeligen (58% larven, vooral bladwespen), en 11% vlinders (waarvan 82% rupsen; Bösenberg 1964 in Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Het dieet in Meijendel vertoont grote overeenkomsten met deze twee studies wat betreft de kleine groene rupsen, kevers en langpootmuggen. Vliervleugeligen spelen een veel kleinere rol in Meijendel, maar mogelijk worden larvale bladwespen gemist op de videobeelden (want als rups gedetermineerd). Blijkbaar zijn deze twee onderzoeken niet in de buurt van water

uitgevoerd, gezien het ontbreken van libellen. Nachtegalen gebruiken dus een aantal prooigroepen, waarvan het belang tussen gebieden varieert, al naar gelang de lokale omstandigheden en wellicht ook al naar gelang het jaar.

De verwante Blauwborst *Luscinia svecica* voerde in open droog duin op 17 mei 2021 bij twee nesten een wat ander dieet aan haar jongen dan Nachtegalen, met 52-74% kevers (met name larvale kniptorren, familie *Elateridae*, Rozenkevers vliegen midden mei nog niet), 15-33% rupsen (familie *Noctuidae*, de uiltjes) en 7% tweevleugeligen (van Oosten 2022). Waarom voeren Nachtegalen dan geen larvale uiltjes en larvale kniptorren, zouden die niet beschikbaar zijn of zijn de kleine groene rupsen zowel makkelijker vindbaar als in grotere aantallen aanwezig en daarmee aantrekkelijker prooien? Hoewel het dieet tussen beide *Luscinia*-soorten verschilt, is de gemiddelde voerfrequentie nagenoeg hetzelfde en ook niet verschillend van duinbewonende Graspiepers *Anthus pratensis* en Roodborsttapuiten: 3.1 keer per jong per uur bij Nachtegalen (adult weegt 21 g), 3.4 bij Blauwborsten (17.5 g) en 3.3 bij zowel Graspiepers (17.5 g) als Roodborsttapuiten (15.5 g). Ik vind het frappant dat de voerfrequentie bij deze vier soorten hetzelfde is, ondanks de verschillen in lichaamsgewichten. De nog zwaardere Tapuiten (24.5 g) voeren wel vaker in de duinen, 5.1 keer (van Oosten 2016). Dat de voerfrequentie in Meijendel niet uitzonderlijk is, blijkt uit de studie van Hilprich (1954, p. 60) die zijn Nachtegalen 3.4 keer zag voeren (leeftijd dag 9 en 10) en ook Horstkotte (1965) geeft 2.9 keer (leeftijd 6-10 dagen).

Zoveel als er over de vocale prestaties van Nachtegalen is geschreven in zowel wetenschappelijke als literaire zin, zo weinig is er over het toch niet zeldzame dier zelf geschreven. Ik hoop dat deze bijdrage, hoewel gebaseerd op een magere 29 nesten, ook de interesse in de vogel *per se* aanwakkert, of dan ten minste in het doen van broedbiologische studies van vrij-broedende zangvogels. Die komen er maar bekaaid vanaf vergeleken met een aantal andere groepen!

## DANKWOORD

Dank aan de opdrachtgever en terreinbeheerder Dunea en het plezierige contact daarmee bij monde van Harrie van der Hagen en Maarten Werink. Willem van Manen wordt bedankt voor het gebiedskaartje en Rayan Majoor determineerde een aantal prooirupsen op het forum van Waarneming.nl, waarvoor dank. Vogelringstation Meijendel heeft een aantal Nachtegalen van kleurringen voorzien en jonge vogels teruggevangen: bedankt daarvoor Vincent van der Spek, Rinse van der Vliet, Maarten Verrips, Peter Spierenburg en anderen. Namens de redactie van Limosa gaven Casper van Leeuwen en Morrison Pot zinvol commentaar op eerdere versies, waarvoor dank.



## LITERATUUR

- Amrhein V., P. Korner & M. Naguib 2002. Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Animal Behaviour* 64: 939-944.
- Atkinson P., R. Fuller, J. Vickery, G. Conway, J. Tallowin, R. Smith, K. Hayson, T. Ings, E. Asteraki & V. Brown 2005. Influence of agricultural management, sward structure and food resources on grassland field use by birds in lowland England. *Journal of Applied Ecology* 42: 932-942.
- Baláz M. 2006. Hniezdna biológia slávikov krovinového (*Luscinia megarhynchos*) vo vetrolamoch (JZ Slovensko). *Tichodroma* 18: 97-103.
- Bösenberg K. 1964. Beitrag zur Nestlingsnahrung der Nachtigall. *Aufsätze zu Vogelschutz und Vogelkunde* 1: 37-41.
- Bijlsma R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen 2001. Avifauna van Nederland deel 2. GMB Uitgeverij, Haarlem/KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Cramp S. (ed) 1988. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North-Africa. The Birds of the Western Palearctic. Volume 5: Tyrant Flycatchers to thrushes. Oxford University Press, Oxford.
- Emmenegger T., S. Hahn & S. Bauer 2014. Individual migration timing of common nightingales is tuned with vegetation and prey phenology at breeding sites. *BMC Ecology* 14: 9.
- Glutz von Blotzheim U.N. & K.M. Bauer. 1988. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 11/1. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Grüll A. 1981. Untersuchungen über das Revier der Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*). *Journal für Ornithologie* 122: 259-285.
- van der Hagen H.G.J.M. 2023. Rabbits Rule. Evaluating livestock grazing in coastal sand dunes of Meijendel, the Netherlands. Proefschrift, Wageningen University.
- Hilpricht A. 1954. Nachtigall und Sprosser. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Horstkotte E. 1965. Untersuchungen zur Brutbiologie und Ethologie der Nachtigall. *Berichte des Naturwissenschaftlichen Verein für Bielefeld* 17: 67-145.
- Horstkotte E. 1969. Studien über Zeit, Zahl und Größe von Brutten der Nachtigall (*Luscinia megarhynchos* Brehm). *Journal für Ornithologie* 110: 62-70.
- Jonzén N., A. Lindén, T. Ergon, E. Knudsen, J.O. Vik, D. Rubolini, D. Piacentini, C. Brinch, F. Spina, L. Karlsson, M. Stervander, A. Andersson, J. Waldenström, A. Lehtikainen, E. Edvardsen, R. Solvang & N.C. Stenseth 2006. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science* 312: 1359-1361.
- Mayall A. 1932. Size of clutches of Nightingale. *British Birds* 25: 79-80.
- Mayall A. 1933. Size of clutches of Nightingale. *British Birds* 26: 163-164.
- Mayall A. 1934. Size of clutches of Nightingale. *British Birds* 27: 73.
- Mayall A. 1935. Numbers and destruction of broods of Nightingales in Suffolk. *British Birds* 28: 145-146.
- Morgan R. 1982. The breeding biology of the Nightingale *Luscinia megarhynchos* in Britain. *Bird Study* 29: 67-72.
- van Ommering G. 2018. Nachtegaal *Luscinia megarhynchos*. In: Sovon Vogelonderzoek Nederland, Vogelatlas van Nederland, p. 508-509. Kosmos Uitgevers, Utrecht/Antwerpen.
- van Oosten H.H. 2016. Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands. *Ardea* 104: 199-212.
- van Oosten H. 2018. De Tapuit. Atlas Contact, Amsterdam/Antwerpen.
- van Oosten H. 2022. Aantekeningen over de broedbiologie van Blauwborsten in de kustduinen. *Limosa* 95: 80-88.
- Schmaljohann H. & C. Both 2017. The limits of modifying migration speed to adjust to climate change. *Nature Climate Change* 7: 573-576.
- Spierenburg P. & M. Pot 2019. Hoe staan de Nachtegalen in Meijendel ervoor? Holland's Duinen 73: 9-15.
- Vandenbergh C., G. Prior, N.A. Littlewood, R. Brooker & R. Pakeman 2009. Influence of livestock grazing on meadow pipit foraging behaviour in upland grassland. *Basic and Applied Ecology* 10: 662-670.
- Wilson A.M., R.J. Fuller, C. Day & G. Smith 2005. Nightingales *Luscinia megarhynchos* in scrub habitats in the southern fens off East Anglia, England: associations with soil type and vegetation structure. *Ibis* 147: 498-511.
- Wink M. 1971. Die Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*) in der Eifel. *Charadrius* 7: 41-56.

Herman van Oosten, Oenanthe Ecologie, Ooststeeg 144, 6708 AZ Wageningen; herman\_vanoosten@yahoo.co.uk

---

## On the breeding biology of Common Nightingales *Luscinia megarhynchos* in Dutch coastal dunes

The Common Nightingale is a common breeding bird in the calcareous coastal dunes of N2000 nature reserve Meijendel (1800 ha), northeast of The Hague. Here, more than 300 singing males are counted annually. Between 2019-21, I found 29 nests in three sub-sites (Fig. 1), in order to study laying date, clutch size, nest success, breeding habitat, nestling diet and provisioning frequency. Dates of first eggs were determined for 21 nests: 52% were laid in 5-9 May (Fig. 2; min-max 30 April-27 May). Clutch size (26 nests) was 5.0 (25x5 eggs, 1x4 eggs, the latter being a replacement clutch, including one very small egg, Pic. 1). Out of 29 nests, 18 were successful (62%), the other 11 were most likely depredated. Nests were built mostly on the ground (N=11) or at most 30 cm above the ground (N=12) 6 nests were built at 50-100 cm above ground, mostly in Nettles (Tab. 1). Nesting sites were dominated by different

shrub and tree species, mostly Hawthorn (Tab. 2). Nests were often built at at most 1 m from the shrub edge (17 out of 29 nests), but also deeper inside the quite open shrubs (7 nests 1-10 m from edge, 3 nests 10-20 m and 2 nests 20-30 m). Nestling diet was determined by filming feeding parents at 9 nests during 28 May-11 June. Per nest 191 ± 55 prey items were identified and the age of filmed nestlings was 7.9 ± 1.5 days (min-max 7-11 days, day 1=hatching). Depending on date and sub-site (the presence of water bodies), nestlings were fed with a variety of invertebrates (Tab. 3, Appendix 1), mostly caterpillars (30 ± 23%), imagoes of beetles (29 ± 24%) and dipterans (14 ± 14%). In a few nests, a lot of dragonflies were provided, up to 32% of prey, but not in the dry sub-site. Nestlings were fed 3.1 ± 0.7 times per nestling per hour.

**Bijlage 1.** Overzicht dieetsamenstelling per nest van alle prooien in percentages van het totale aantal prooien. *Information on nestling diet as percentage of all prey per nest, including number of prey, number of feedings, wing length.*

#prooien	281	220	166	255	230	116	126	255	191	168
flimtijd	08:08	07:27	06:57	07:36	08:55	08:28	06:51	07:36	08:04	06:10
#voer/luur/heest	12,9	15,0	16,3	21,2	15,7	15,1	16,3	21,2	9,8	10,4
# juvs	5	5	4	5	5	5	5	5	4	5
max. vleugellengte (mm)	31	30	30 (10/06)	32	29 (30/05)	47	49	32	29	29
flimdatum	28/05/21	28/05/21	11/06/21	04/06/22	31/05/22	01/06/23	02/06/23	04/06/22	01/06/23	01/06/23
<b>orde</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>7</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>
<b>familie</b>	<b>soort</b>									
Aranea	1.8	2.3	1.2	5.1	4.8	0.9	3.2	5.1	2.1	0.6
Opliones	-	-	0.6	1.6	0.9	-	-	1.6	-	-
Isopoda	2.8	0.9	4.2	0.8	2.6	-	1.6	0.8	1.0	0.6
Dermaptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.8
Diplopoda	-	-	-	2.7	-	-	2.4	2.7	-	-
Glomerida	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	-
Odonata	0.4	0.9	5.4	3.1	8.7	24.1	31.7	3.1	0.5	-
Aeshnidae	0.4	-	0.6	0.4	0.9	0.9	0.8	0.4	0.5	-
Libellulidae	-	0.5	4.8	2.0	6.1	14.7	11.9	2.0	-	-
Coenagrionidae	-	-	-	0.8	1.7	4.3	2.4	0.8	-	-
Orthoptera	0.4	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-
Heteroptera	-	-	-	0.4	-	-	-	0.4	0.5	-
Coleoptera	5.0	13.2	51.2	64.7	54.3	40.5	17.5	64.7	4.2	6.5
Cantharidae	-	-	-	1.2	3.9	-	3.2	1.2	-	1.2
Cerambycidae	-	-	-	-	-	-	0.8	-	-	-
Curculionidae	-	-	1.8	3.5	-	-	-	3.5	-	-
Elateridae	1.8	3.2	0.6	3.5	1.3	-	6.3	3.5	-	-
Scarabeidae	2.1	9.5	46.4	55.3	47.0	40.5	6.3	55.3	3.1	3.0
Staphylinidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.6
Hymenoptera	-	-	-	6.7	2.6	-	-	6.7	0.5	0.6
Formicidae	-	-	-	6.7	2.2	-	-	6.7	-	-
Lepidoptera	75.4	45.9	14.5	6.3	12.6	26.7	7.9	6.3	51.3	32.7
cf. Operophtera brumata	56.9	21.4	3.0	-	1.3	18.1	-	-	0.5	1.2
cf. Erannis defoliaria	0.4	1.4	-	-	-	0.9	-	-	-	-
Noctuidae	5.0	0.9	3.0	-	0.4	-	-	-	1.0	-
Nymphalidae	-	-	-	3.1	-	-	-	3.1	-	-
Diptera	10.3	12.3	4.8	5.1	8.3	2.6	6.3	5.1	25.7	47.0
Asilidae	6.8	4.1	3.6	1.6	2.6	1.7	4.0	1.6	6.8	2.4
Tipulidae	2.8	6.4	1.2	2.4	4.3	0.9	0.8	2.4	18.3	43.5
Therevidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.6
snavel vol	-	-	-	-	-	0.9	6.3	-	0.5	-
ongefidentificeerde larf	-	-	1.2	0.8	1.7	1.7	-	0.8	1.0	1.2
ongefidentificeerde prooi	3.9	24.1	16.9	2.7	3.5	2.6	23.0	2.7	11.5	8.9
<b>totaal aantal prooien</b>	<b>281</b>	<b>220</b>	<b>166</b>	<b>255</b>	<b>230</b>	<b>116</b>	<b>126</b>	<b>255</b>	<b>191</b>	<b>168</b>