

Broedbiologie van Nachtegalen in Meijendel en relaties tot het beheer 2021-2023



In opdracht van: Dunea duin & water

Broedbiologie van Nachtegalen in Meijendel en relaties tot het beheer 2021-2023

Herman van Oosten

Wijze van citeren:

Van Oosten H.H. 2023. Broedbiologie van Nachtegalen in Meijendel en relaties tot het beheer 2021-2023. Oenanthe Ecologie, Wageningen.

Oenanthe Ecologie is niet aansprakelijk voor gevolgschade, noch voor schade die voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van de opstellers van dit rapport; opdrachtgevers vrijwaren de opstellers van dit rapport alsmede Oenanthe Ecologie van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

Overname van gegevens uit dit rapport is uitsluitend toegestaan met bronvermelding.

Inhoud

Dankwoord	4
1. Inleiding	5
1.1 Onderzoeksvragen.....	7
2. Methode	8
2.1 Nesten zoeken, nestparameters en kleurringen.....	8
2.2 Broedhabitat	10
2.3 Nestjongendieet.....	10
3. Resultaten en discussie.....	11
3.1 Nestparameters, nestsucces en lichaamsconditie nestjongen.....	11
3.1.1 Nestsucces.....	12
3.1.2 Lichaamsconditie nestjongen	12
3.1.3 Kleurringen.....	12
3.2 Habitat: het belang van een afwisselende vegetatiestructuur	13
3.3 Dieet nestjongen	19
3.4 Landschappelijke context Meijndel	23
4. Conclusies en punten voor beheer	25
5. Beantwoording onderzoeksvragen	26
6. Punten voor vervolgwerk	28
Literatuur	29
Bijlage 1. Detailkaarten met nestlocaties.....	31
Bijlage 2. Overzicht dieetsamenstelling per nest van alle prooien in percentages.	33

Dankwoord

Namens de opdrachtgever Dunea werkte ik plezierig samen met Harrie van der Hagen en Maarten Werink. Ook de leden van werkgroep struweelbroeders waren erg geïnteresseerd, waardoor het werk extra energie kreeg, dank daarvoor. Vogelringstation Meijndel is al jaren gericht op het vangen en ringen van Nachtegalen en hebben een aantal nachtegalen van kleurringen voorzien: bedankt daarvoor Vincent van der Spek, Rinse van der Vliet, Maarten Verrips, Peter Spierenburg en anderen!



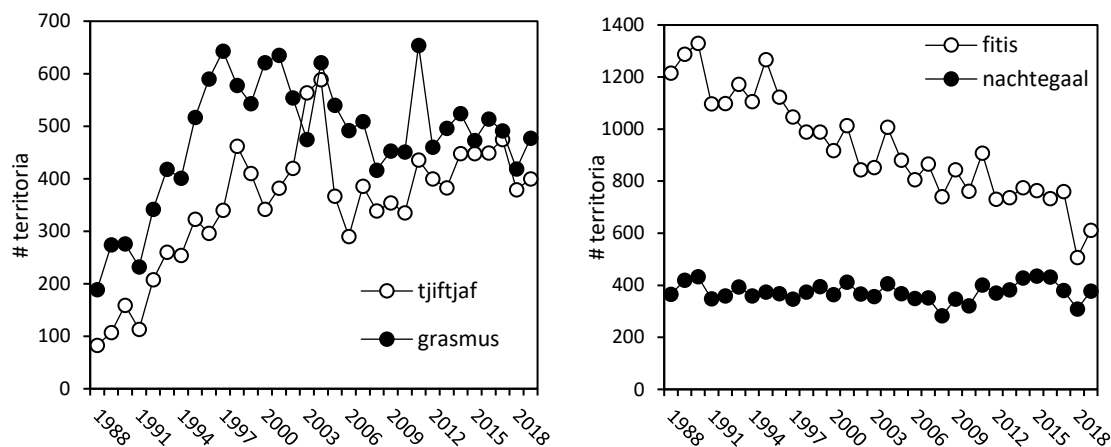
Nachtegaal metaalrood-zwartpaars met een libelle bij nest Huisje (31 mei 2022), op 7 mei 2022 geringd op het ringstation.

1. Inleiding

Niet alle veranderingen in het ecosysteem van de droge duinen zijn zo makkelijk zichtbaar als verstruweling en vergrassing van het duin (Verstrael & Van Dijk 1997, Kooijman et al. 1998). Sommige veranderingen worden vaak pas zichtbaar in populatiefluctuaties van vogels. Kennis van de relaties tussen beheer en duinvogels heeft vooral betrekking op soorten van het open duinlandschap, vooral graslanden van de grijze duinen. Met name de ecologie van Tapuiten is goed onderzocht (Van Oosten 2018), maar ook Roodborsttapuiten krijgen de aandacht, een soort van struwelen in duingraslanden (Van Oosten 2016ab). Vogels van het open duin, zoals tapuiten, zijn bedreigd door aantasting van hun leefmilieu door verruiging en verstruweling. Aandacht voor grijze duingraslanden is groot, omdat het een bedreigd habitattype is waarvoor Nederland een grote verantwoordelijkheid draagt (N2000 habitattype H2130).

De toename van (meidoorn)struweel als gevolg van afgenomen konijnenbegrazing na 1954 (Salman & Van der Meijden 1985, Van der Hagen et al. 2020) heeft geleid tot een grootschalige beschikbaarheid van habitat voor struweelbroeders zoals de Nachtegaal, maar ook bijvoorbeeld Fitis en Grasmus. Door toename van struweel en toename van struweelvogels is de algemene notie ontstaan dat het met deze soorten goed gaat (bijvoorbeeld van Ommering & Verstrael 1987, Ruitenbeek et al. 1990). Toch, wanneer we meer in detail kijken, vertonen struweelbroeders niet allemaal dezelfde positieve trend, bijvoorbeeld in Meijendel, ondanks een waarschijnlijk grotendeels overeenkomende ecologie (fig. 1 en 2). Het is opmerkelijk dat de trends tussen deze vogelsoorten zo sterk verschillen, omdat ze alle vier insecteneters zijn, alle vier hun nesten vlakbij de bodem bouwen en alle vier in struweel voorkomen.

De achterliggende oorzaken hiervan zijn onbekend. Mogelijk spelen lokale factoren een rol, bijvoorbeeld terreinbeheer. Daarnaast kunnen grootschalige veranderingen een sturende rol spelen, zoals veranderingen in voedselkwaliteit onder invloed van vermesting of gifstoffen, die zich gemakkelijk aan het menselijk oog onttrekken. Ook kunnen veranderingen in de wintergebieden een rol spelen. Voor struweelvogels is dit alles nauwelijks bekend, omdat ze weinig bestudeerd zijn. De causale mechanismen van veranderingen in dierpopulaties zijn vaak onduidelijk, waardoor het moeilijk is om adequate maatregelen te treffen op het gebied van natuurbeheer en -beleid.



Figuur 1 (links). De Tjiftjaf neemt aanvankelijk toe maar vlakt na 2006 af (83 naar 400 in 1988-2019) en voor de Grasmus (189 naar 477) geldt hetzelfde als voor de Tjiftjaf. **Figuur 2** (rechts). Fitis neemt sinds 1988 gestaag af (gehalveerd: 1215 naar 611 in 2019), maar Nachtegaal blijft constant (365 naar 377; gegevens VWG Meijendel).

De keerzijde van focus op graslanden van open grijze duinen is dat duinstruwelen minder aandacht hebben gekregen, en dat lijkt zeker te gelden voor de relaties tussen de daar voorkomende vogelsoorten en het beheer van struwelen. Ook door de algemene notie dat struweelvogels het goed doen in de Nederlandse duinen is er weinig beheer-gerelateerd en verdiepend ecologisch onderzoek naar gedaan. Dit blijkt wel nodig te zijn, omdat niet alle soorten meer succesvol blijken te zijn. Zo

neemt de Fitis al decennia sterk af (maar is nog steeds erg algemeen) en is de Nachtegalenpopulatie in grote lijnen stabiel, ondanks veranderingen in oppervlakte struweel (Van der Hagen *et al.* 2020). Een aantal jaar geleden zijn in het OBN Duinbegrazingsonderzoek de effecten van begrazing op de avifauna van open duin en struweel onderzocht (Van Oosten *et al.* 2012, Nijssen *et al.* 2014). Struweelsoorten zijn toegenomen in onbegaasde terreinen maar reageren negatief op begrazing. Deze relaties vragen om gericht onderzoek naar het reproductiesucces van duinsoorten. Eén van de mogelijke knelpunten voor struweelsoorten betreft dus graasdruk: in Engeland is gebleken dat Nachtegalen in een hertenrijk gebied bij voorkeur in exclusures broeden waar de vegetatie geschikt is (Holt *et al.* 2010). Ook in de AWD zijn er indicaties dat een hoge graasdruk en Nachtegalen niet goed samengaan (Noordzij & Van der Spek 2016). Hoewel in Meijndel geen sprake is van een hoge graasdruk, zou begrazing een rol kunnen spelen bij aantalsontwikkelingen van de Nachtegaal. Mogelijk is een geringe graasdruk gunstig door een verwachte toenemende variatie in vegetatiestructuur.

Met dit onderzoek is onder andere onderzocht in hoeverre beheer (begrazing) een rol speelt bij populatieontwikkelingen van Nachtegalen (een icoon van Meijndel, aldus Spierenburg & Pot 2019), onder de loep worden gelegd in terreinen met en zonder grazers. Daarnaast gaat het in op de ecologische eisen van de Nachtegaal en de relaties tussen begrazing en Nachtegalen, en het richt zich met name op de basis, namelijk de broedbiologie.



Figuur 3. Typische broedplek: tussen brandnetels, onder meidoorns. Het nest zit bij de voet van het kale boompje (nest roosterN, 31 mei 2022).

Box 1: Beheerrelevantie

Het is relevant voor terreinbeheerders om de effecten van ingezette beheermaatregelen te bepalen door middel van veldonderzoek. Zonder getallen is geen zinvolle bijsturing mogelijk. Effecten op de flora zijn relatief eenvoudig en snel vast te leggen en te begrijpen, wat waarschijnlijk de reden is dat terugkeer bepaalde plantensoorten of plantengemeenschappen een maat is voor het al dan niet slagen van een beheeringreep. De ervaring leert dat fauna niet altijd deelt in de feestvreugde: soorten van duingraslanden zoals Tapuiten keren niet altijd terug. Hoewel de entomofauna in beheerde en niet-beheerde (begrasde en onbegrasde) terreinen soms is vergeleken, bijvoorbeeld in het OBN Duinbegrazingsonderzoek (Van Oosten *et al.* 2012, Nijssen *et al.* 2014), wordt de link tussen beheer, insecten en insecteneters nauwelijks onderzocht. Uit het OBN Duinbegrazingsonderzoek kwam naar voren dat vogelsoorten van ruigte en struweel zijn toegenomen in onbegrasde terreinen maar zijn afgenomen in begrasde terreinen. Waarom dat zo is, is nooit onderzocht, terwijl dat voor het terreinbeheer een zeer relevante vraag is. Hoge graasdruk wordt geassocieerd met een afname van grootte en dichtheid van prooi-soorten, en een grotere mate van fysieke verstoring, zoals het vertrappen van broedsels. Mogelijk maakt een lage graasdruk terreinen juist heterogener waardoor struweelsoorten meer kansen krijgen. Dit verband tussen verschillende maten van begrazing en populatieontwikkelingen van struweelsoorten vraagt om gericht onderzoek naar het reproductiesucces van duinsoorten.

1.1 Onderzoeksvragen

Begrazing heeft effecten op vegetatiestructuur en daarmee ook effect op de insectenfauna. De vraag is of begrazing via deze schakels doorwerkt op Nachtegalen: verschilt de conditie van de nestjongen tussen begrasde door geïntroduceerde grazers en onbegrasde delen? En wordt die conditie logischerwijs verklaard door een ander nestjongendieet in begrasde gebieden dan in onbegrasde delen? Naast nog onbekende effecten op de relatie entomofauna-conditie nestjongen kan de mate van nestpredatie een effect van begrazing zijn: misschien worden struwelen door begrazing opener, waardoor bijvoorbeeld vossen meer de struwelen in kunnen trekken en nesten vaker prederen dan in onbegrasde terreinen. Of juist andersom: door begrazing worden struwelen aan de randen wellicht dichter en daardoor minder toegankelijk voor predatoren? Voor een beter begrip van de relaties tussen terreinbeheer en de populatieontwikkelingen bij struweelvogels moeten de volgende vragen worden beantwoord die betrekking hebben op de broedbiologie:

1. Verschilt de legselgrootte van Nachtegalen tussen begrasde en onbegrasde terreindelen?
2. Verschilt het gewicht van nestjongen van Nachtegalen tussen de terreindelen?
3. Verschilt het nestsucces, gemeten als het aantal succesvolle nesten, tussen de terreindelen?
4. Wat zijn habitatkarakteristieken en waarin verschillen spaarzamer bezette terreindelen?
5. Verschilt het dieet van nestjonge Nachtegalen tussen de terreindelen?
6. Kunnen verschillen in bovengenoemde parameters verklaard worden door het heersende beheer?

Naast beantwoording van bovengenoemde vragen is een neven-doel de broedbiologie van de Nachtegaal in Meijndel vast te leggen, omdat de soort nu nog algemeen is. In grote delen van Nederland is de soort sterk achteruitgegaan, zonder dat de oorzaken goed bekend zijn. Omdat de soort ook in Meijndel achteruit kan gaan, is nu vastgelegd hoe de Nachtegaal leeft en hoe zijn habitat eruitziet.

2. Methode

2.1 Nesten zoeken, nestparameters en kleurringen

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 en dat is het vaak ook bij vogels die veel zichtbaarder zijn dan Nachtegalen, zoals de Roodborsttapuit, maar het aantal gevonden nesten wordt zeer beperkt door de lastige zichtbaarheid van Nachtegalen door zowel zijn terrestrische voorkomen als zijn voorkomen in struweel, en doordat Nachtegalen een nest per jaar maken met een sterk gepiekte eileg (zie onder). Daarnaast stoppen mannetjes met zingen als we eieren zijn, waardoor ze van de aardbodem verdwenen lijken te zijn: het is dus zaak om de territoria van zingende mannen in te tekenen om later de nesten te zoeken wanneer ze stil zijn. Mannetjes waarvan het nest is mislukt gaan weer zingen als opmaat voor een eventueel vervolglegsel. Mannetjes die ongepaard zijn gebleven zingen door tot diep in juni.

Niet zelden is een Nachtegaal buiten een struweel zichtbaar, tot hij of zij door de 'muur' van het struweel heenvliegt en aldoende verdwijnt. Na enkele keren een Nachtegaal een bepaalde plek het struweel in te 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 hondsroos, wanneer het tegenzit, fig. 4). Soms is het struweel te klein om zonder verstoring in het struweel plaats te nemen, waardoor op verschillende locaties rond het struweel moet worden gepost. Wanneer het nest eenmaal is gevonden, blijkt het vaak binnen een meter van de rand te zitten (in dichter struweel) en verrassend zichtbaar. 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 zélf 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 bladeren en afgebroken takjes die in de basis van struikjes hun plek hebben, soms zit het hoger dan je denkt, bijvoorbeeld hoger dan 50 centimeter, waardoor je er onderdoor kijkt, en soms is het nest zo gevonden! Op de volgende bladzijde staan foto's van een aantal nesten.

Om de legdatum van het eerste ei te berekenen heb ik aangenomen dat dagelijks een ei werd gelegd en dat de broedduur 13 hele dagen was met uitkomst op dag 14 (Horstkotte 1965). Op de dag van uitkomst hebben jongen de leeftijd dag 1 (dus niet dag nul). Van één nest wist ik de precieze leeftijd, omdat ik de eieren heb zien uitkomen (Men2 2021); de vleugellengte van 28-30 mm is dus van dag 7. Een ander nest heb ik twee keer gemeten (Huisje 2022): op 4 juni toen de jongen dag 8 waren (vanwege 32 mm vleugel) en op 31 mei, met een vleugel van 12 mm (dus dag 4). De vleugel is met 5 mm/dag gegroeid, en deze maat werd bij andere jongen toegepast om hun leeftijd te bepalen.



Figuur 4. Nachtegaal op nest in brandnetel en oude hondsroos (StrandZ, 26 mei 2022).



Figuur 5. Enkele nesten om een indruk te geven van locatie en de zichtbaarheid in het veld.

Tenslotte heb ik de legselgrootte en broedselgrootte bepaald, en de jongen eenmalig gemeten (maximaal gestrekte vleugel op halve mm en gewicht op een kwart gram met een Pesola 50 g veerunster). 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; volgens de literatuur verlaten jongen op dag 11 of 12 het nest. Om een idee te krijgen van vertrekfenologie in de nazomer en dispersie door het duin heen, zijn 46 nestjongen van kleuringen voorzien van de 91 geringde nestjongen. Een deel van de nestjongen heeft dus geen kleurringen, met name jongen van het laatste onderzoekjaar, omdat een jaar later geen Nachtegalen meer zouden worden afgelezen in dit onderzoek. Een jonge Nachtegaal kreeg een unieke combinatie van drie kleurringen en een metalen ring. Hierdoor zijn vogels ook in het veld af te lezen en kunnen individuen bepaald worden. Daarnaast zijn enkele tientallen Nachtegalen van kleurringen voorzien op het Vogelringstation Meijndel.

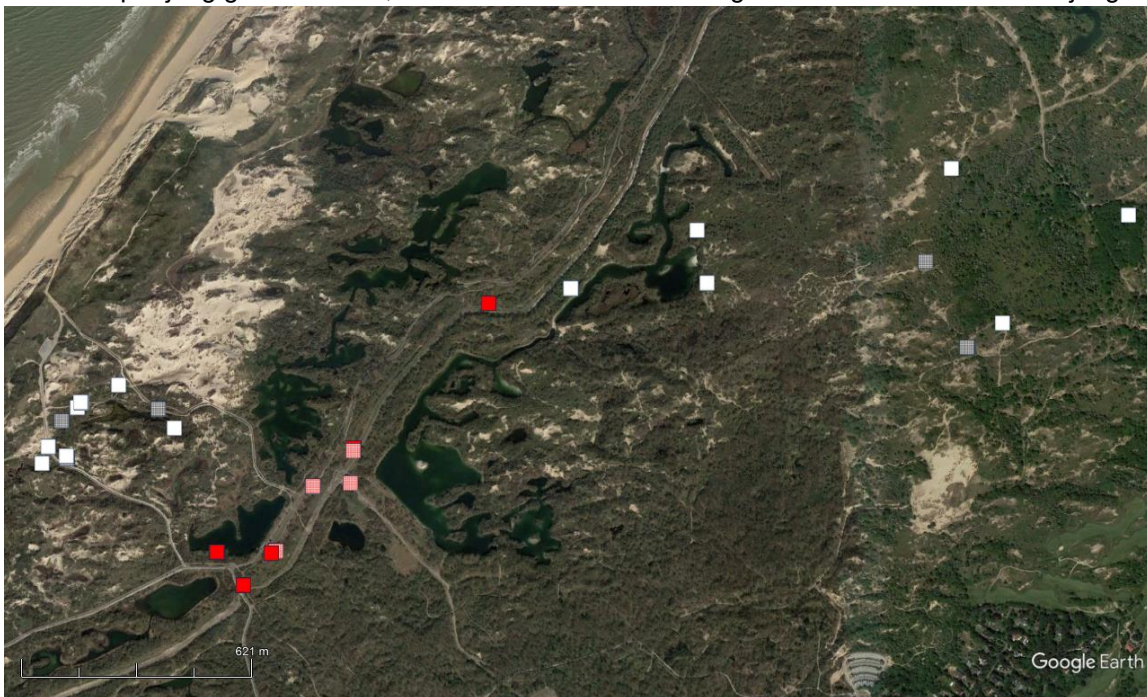
2.2 Broedhabitat

De broedhabitat wordt beschreven aan de hand van indrukken in het veld, waarbij wordt gelet op nestplaats en -vegetatie en vegetatie rond de nestplaats. Helaas kon ik niet betrouwbaar zien waar de vogels hun voedsel zoeken, maar op basis van het nestjongendieet kan van foerageerhabitat toch een beeld worden geschetst. Per nest worden vegetatiekarakteristieken beschreven en gepresenteerd in een tabel en gespiegeld aan schetsen van de ideale habitat uit Oostenrijk en Engeland.

2.3 Nestjongendieet

Bij 9 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 verdeckt 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 Huisje22, waar ik twee dagen filmd, zij het dat de jongen op de eerste filmdag erg jong waren, vier 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.



Figuur 6. Overzicht alle nesten. Wit=begraasd (grijs=gefilmd), rood=onbegaasd (roze=gefilmd).

3. Resultaten en discussie

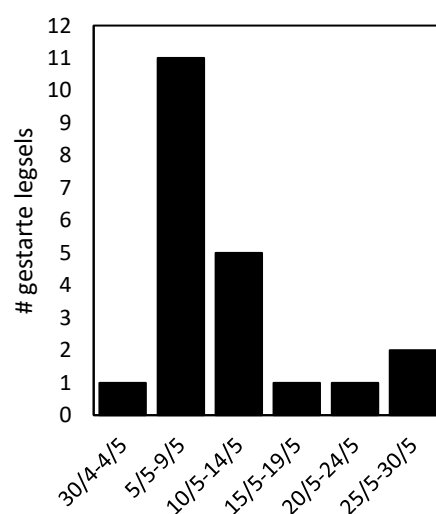
3.1 Nestparameters, nestsucces en lichaamsconditie nestjongen

In 2021-2023 heb ik 29 nesten van Nachtegalen gevonden: 10 in onbegraasde delen en 19 in begraasde delen van Meijndel (fig. 6). De begraasde onderzoeksgebieden waren de Libellenvallei, tussen Scheepje en Snellenberg, en rond de Bierlap (zie Bijlage 1 voor detailkaarten). Onbegraasde delen met Nachtegalen zijn nagenoeg afwezig, maar gelukkig waren aan weerszijden van de Hoofdader (noord van kruising met Golfzangweg tot ter hoogte van Scheepje) Nachtegalen te vinden. Van 21 nesten kon de datum van het eerste ei worden berekend: het eerste ei werd in ruim de helft van de nesten (52%) in de pentade 5-9 mei gelegd (fig. 8; 30 april-27 mei), met een onzekerheidsmarge van twee dagen, omdat de leeftijd van de nestjongen op twee dagen nauwkeurig kon worden geschat. Voltallige legfels van 5 eieren pieken dan 9-13 mei, met als uitersten 4-31 mei. Hilpricht (1954) noemt 'vroegse legfels' 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. 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 het als vroegste vondst van het eerste ei 28 april.

Nachtegalen leggen dus gepiekt de eieren van hun enige legfel per jaar, waardoor de Nachtegalenonderzoeker beperkt is in zijn succesansen, ook omdat vervolglegfels na mislukking van het legfel niet altijd worden geproduceerd (Horstkotte 1965, 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 erop dat nesten zijn mislukt (zie ook Methode, paragraaf 2.1).

De legfelgrootte kon bepaald worden bij 26 van de 29 nesten en deze bedroeg 25x5 ei en 1x4 ei (gemiddeld 5.0 ei/legfel); dat laatste nest was een zeker vervolglegfel en bevatte naast drie gewone eieren een dwergei (fig. 7). Er is dan ook geen verschil in legfelgrootte tussen begraasde en onbegraasde terreindelen.

Hilpricht (1954) vond 71 legfels van Nachtegalen bij Magdeburg, waarvan 56 met 5 eieren (79%), 10 met 4 eieren en 5 met 6 eieren (gemiddeld 4.9 ei/legfel). Ook Horstkotte (1965, 1969) vond vooral vijflegfels met een gemiddelde legfelgrootte van 4.9 ei (4 legfels met 4 eieren, 25 met 5 en 1 met 6 bij Löhne (tussen Osnabrück en Hannover). Wink (1971) vond ook met name vijflegfels (65%), gevolgd door vierlegfels (36%). Morgan (1982) berekende aan de hand van gegevens van Britse nestenzoekers een gemiddelde van 4.8 ei per nest, met 71% van de nesten 5 eieren. Mayall (1931-1933) vond bij 216 legfels 175 vijflegfels (81%), gevolgd door 35 vierlegfels (16%; gemiddeld 4.8 ei/legfel).

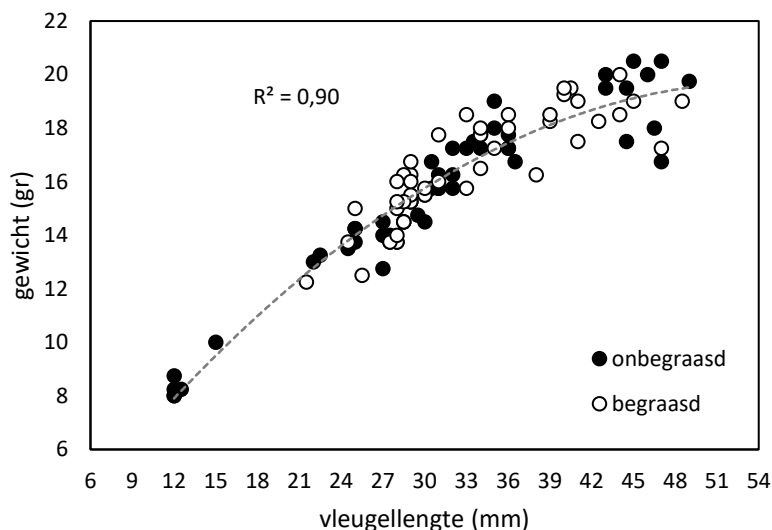


Figuur 7. Legfel Zwaluw 2022: drie normale eieren en een dwergei. **Figuur 8.** Het aantal gestarte legfels per pentade piekt tussen 5 en 9 mei.

3.1.1 Nestsucces

In het onbegraasde deel waren 7 van de 10 nesten succesvol (70%), in het begraasde deel 11/19 (58%) en in totaal 18 van de 29 nesten (62%). Er is geen verschil in nestsucces tussen de beide delen ($\chi^2=0.64$, $P=0.42$). Horstkotte (1969) noemt een nestsucces van 76% (31 van 41 nesten succesvol) en Morgan (1982) geeft een Mayfield-nestsucces van 69%. Mayall (1934) zag 45 van de 70 nesten succesvol zijn (64%) in 1934 en vond dat dusdanig weinig, vergeleken met de jaren ervoor, dat het hij het rapporteerde in het tijdschrift *British Birds*.

Het nestsucces in Meijendel lijkt dus wat lager dan in genoemde studies van 40 tot 50 jaar geleden, temeer omdat Mayall (1934) zijn 64% erg laag vond en omdat een Mayfield-nestsucces (zoals gebruikt door Morgan 1982) wat lager uitvalt dan het door mij en de andere studies gebruikte klassieke nestsucces (d.w.z.: eenvoudigweg het percentage succesvolle nesten van het totaal aantal nesten). Het zou interessant zijn om de steekproef te vergroten (meer nesten volgen) en om de predatorsoort te achterhalen door het gebruik van cameravallen (als de omringende vegetatie dat toestaat). Welke predatoren hebben het op de nesten van groundbroeders als Nachtegalen voorzien in Meijendel? Reguliere nestpredatoren als kraaiachtigen of vossen kunnen een rol spelen, maar dat is niet onderzocht.



Figuur 9. Gewicht tegen de vleugellengte voor nestjongen uit onbegraasde en begraasde gebiedsdelen.

3.1.2 Lichaamsconditie nestjongen

Het lichaamsgewicht (fig. 9; gemeten als de afwijkingen van het voorspelde gemiddelde gewicht) van de nestjongen verschilt niet tussen onbegraasde (45 metingen aan 40 jongen) en begraasde (52 metingen aan 52 jongen) gebiedsdelen (linear mixed model met 'nest' als random factor, $F_{1,18}=0.071$, $P=0.79$).

3.1.3 Kleurringen

Van de 91 geringde nestjongen zijn er in hetzelfde jaar 13 teruggevangen door het vogelringstation (14%). Deze 13 jongen werden gemiddeld 45 dagen na ringen teruggevangen (mediaan; min.-max. 20-63 dagen), gemiddeld op 15 juli (min.-max. 22 juni-11 augustus). Geen van deze vogels is een jaar later terug gevangen en geen van deze nestjongen is een jaar later teruggezien in het duin. Gebaseerd op de terugvangsten lijkt het erop dat jongen tot maximaal begin-midden augustus aanwezig zijn en dan zijn vertrokken.

Van de enkele tientallen op het vogelringstation gekleurde Nachtegalen heb ik er minimaal vijf afgelezen: vier in de directe omgeving van het ringstation en een bij het Scheepje. Deze volwassen vogels zijn blijkbaar erg plaatstrouw en zijn tijdens de broedtijd gevangen, in de buurt van hun territorium/nestplek.

3.2 Habitat: het belang van een afwisselende vegetatiestructuur

De habitat van Nachtegalen wordt beschreven als struweelrijk habitat en randen van loofbos met een dichte ondergroei, vaak dicht bij water (Cramp 1988), wat goed overeenkomt met de situatie in Meijndel. Hier worden territoria en nestplaatsen gekarakteriseerd door een aantal vegetatiestructuren (tabel 1). Hoewel het lastig is een habitat met woorden te omschrijven, zijn in tabel 1 een aantal belangrijke vegetatiekenmerken onderscheiden, daarbij gesteund door het werk van Grüll (1981) en Wilson *et al.* (2005) zoals hieronder beschreven.

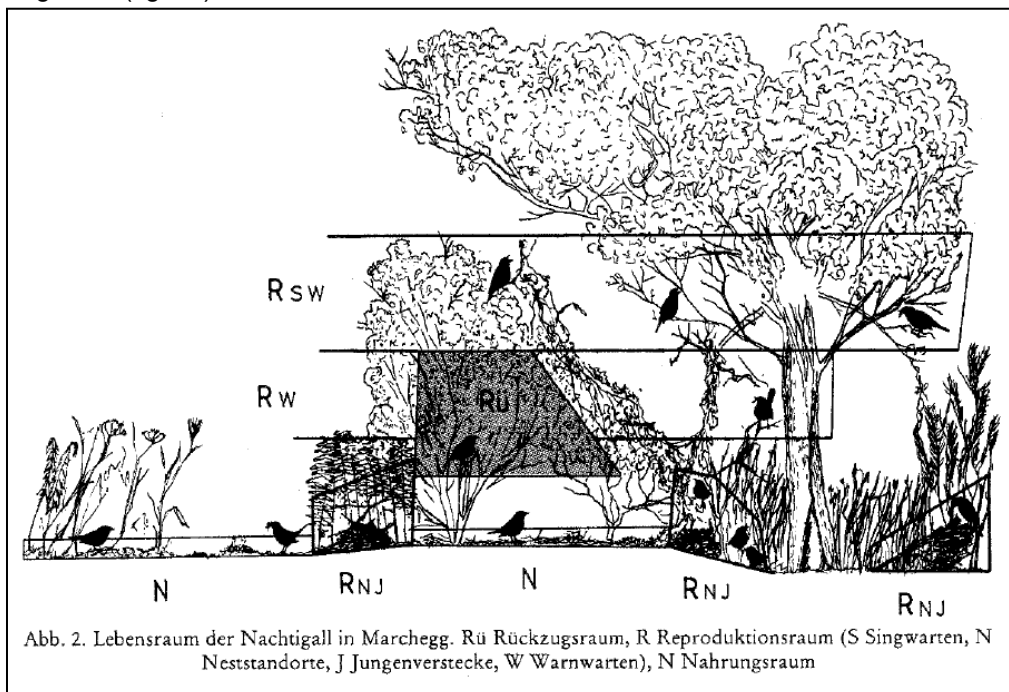
Nesten zitten veelal óf aan de rand van struweel, óf tussen bijvoorbeeld brandnetels onder hoger struweel, zoals/ vaak een meidoorn. In laatstgenoemde situaties is de vegetatie onder het overkoepelende struweel goed toegankelijk voor een bodemvogel als de Nachtegaal, omdat brandnetels in deze situaties vrij ver uit elkaar staan, zodat een Nachtegaal er tussendoor kan lopen.

Tabel 1. Karakteristieken van de vegetatie in een Nachtegalenterritorium te Meijndel. Nestlocatie verticaal=in centimeters, afstand tot rand struweel & ruimte nest en bovengroei in meters.

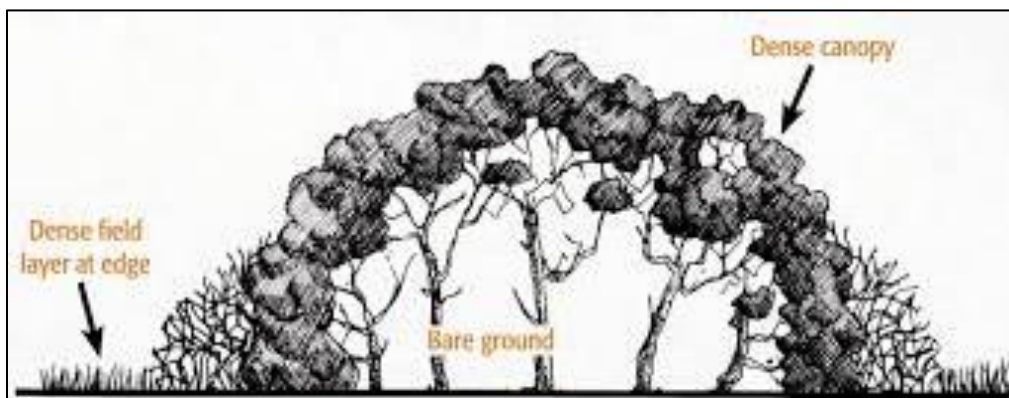
Jaar	Nestnaam	Gebied	Struiksoort broedbosje	Nestplaats vegetatie	Nestlocatie verticaal	Afstand tot rand struweel	Ruimte nest en bovengroei	Vegetatie <5 cm binnen 10 meter bij nestbosje	Water binnen 50 m
2022	Eik	Bierlap	Zomereik	Dode takken	0	1	4	j	n
2023	vorkN	Bierlap	Meidoorn	Brandnetel	10	3	1	j	n
2023	horbos	Bierlap	Loofhout	Kruidlaag	10	25	1	n	n
2023	Bierlap1	Bierlap	Meidoorn	Brandnetel/ gras/ dode takken	0	3	1,5	j	n
2023	Rechtsvoor	Bierlap	Liguster	Basis van ligusterstruik	10	0,5	1	j	n
2021	Men5	Hoofdader	Meidoorn	Brandnetel/ riet	20	0,5	1	j	j
2021	Men6	Hoofdader	Duindoorn	Duindoorn	50	1	0,2	j	j
2022	Huisje	Hoofdader	Abeel	Dode takken	50	3	4	j	j
2022	buizerdN	Hoofdader	Meidoorn	Brandnetel/ riet	100	0,5	nvt	j	j
2022	HB.1	Hoofdader	Meidoorn	Brandnetel	10	0,5	1,5	j	n
2022	6-21	Hoofdader	Vlier	Brandnetel	30	5	1,5	j	j
2023	buizerdN	Hoofdader	Meidoorn	Brandnetel/ riet	20	3	1	j	j
2023	solman	Hoofdader	Abeel	Gras/dode takken	20	1	2	j	j
2023	paardenpad	Hoofdader	Berk/gele kornoelje	Brandnetel	0	1	1,5	j	j
2021	Men1	Libellenvallei	Meidoorn	Brandnetel	0	5	1,5	j	j
2021	Men2	Libellenvallei	Abeel	Brandnetel/ dode takken	0	2	3	j	j
2021	Men3	Libellenvallei	Meidoorn/ duindoorn	Duindoorn	20	0,5	0,3	j	j
2021	Men4	Libellenvallei	Duindoorn/ berk	Duindoorn	10	0,5	0,3	j	j
2022	Wegbosje	Libellenvallei	Meidoorn/ vlier/ dood hout	Braam/ kleefkruid/ hop	50	5	nvt	j	j
2022	Dode juvs	Libellenvallei	Meidoorn	Gras	0	1	1	j	j
2022	Bankje	Libellenvallei	Abeel	Koninginnekruid	0	5	3	j	j
2022	roosterN	Libellenvallei	Abeel	Brandnetel	50	5	3	j	j
2022	Zwaluw	Libellenvallei	Meidoorn	Gras/ dode takken	0	0,5	1	j	n
2023	Moerasbos	Libellenvallei	Abeel	Koninginnekruid	20	10	0,5	j	j
2023	Wegbosje-w	Libellenvallei	Meidoorn	Gras/ dode takken	10	0,5	0,3	j	j
2023	Dodejuvs22	Libellenvallei	Meidoorn	Brandnetel/ gras	0	0,5	1	j	j
2022	StrandZ.1	Scheepje	Meidoorn/ hondsroos	Hondsroos	0	1	0,3	j	j
2022	Strand-N	Scheepje	Meidoorn/ hondsroos	Hondsroos	0	1	0,3	j	j
2022	ScheepjeNW	Scheepje	Vlier/ dood hout	Braam	100	5	nvt	j	j

De vegetatiestructuur binnen het territorium/rond het nest is afwisselend (tabel 1), met zowel struweel met een toegankelijke kruidlaag als laag/ijs begroeide vegetatie nabij. Vermoedelijk vinden Nachtegalen op 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. Dit geeft aanknopingspunten voor het beheer, zoals later beschreven.

Anderen voeren de afwisselende vegetatiestructuur eveneens aan als een belangrijke component bij het voorkomen van Nachtegalen (Grüll 1981, Wilson *et al.* 2005), en de schetsen van de benodigde habitat (zie onder) geven precies aan hoe de verschillende vegetatiestructuren benodigd zijn voor Nachtegalen. Grill (1981) heeft de Nachtegalenbiotoop onderzocht in het oosten van Oostenrijk en het is opvallend hoezeer die situatie hetzelfde is als veel territoria en nestplekken in Meijndel (fig. 10): broeden in brandnetels onder meidoorns of aan de rand van struweel, en korte of wat hogere vegetatie om voedsel te zoeken. Ook Wilson *et al.* (2005) hebben de broedhabitat in detail bestudeerd in Engeland, en schetsen een voorkeurshabitat dat grotendeels overeenkomt met de habitat in Oostenrijk en Meijndel, hoewel kale grond binnen het struweel meer belang wordt toegedicht in Engeland (fig. 11).



Figuur 10. Schets van Nachtegalenhabitat in Oost-Oostenrijk (Grüll 1981). Deze situatie lijkt zeer op veel nestplekken in Meijndel.



Figuur 11. Schets van Nachtegalenhabitat in Engeland (Wilson *et al.* 2005).

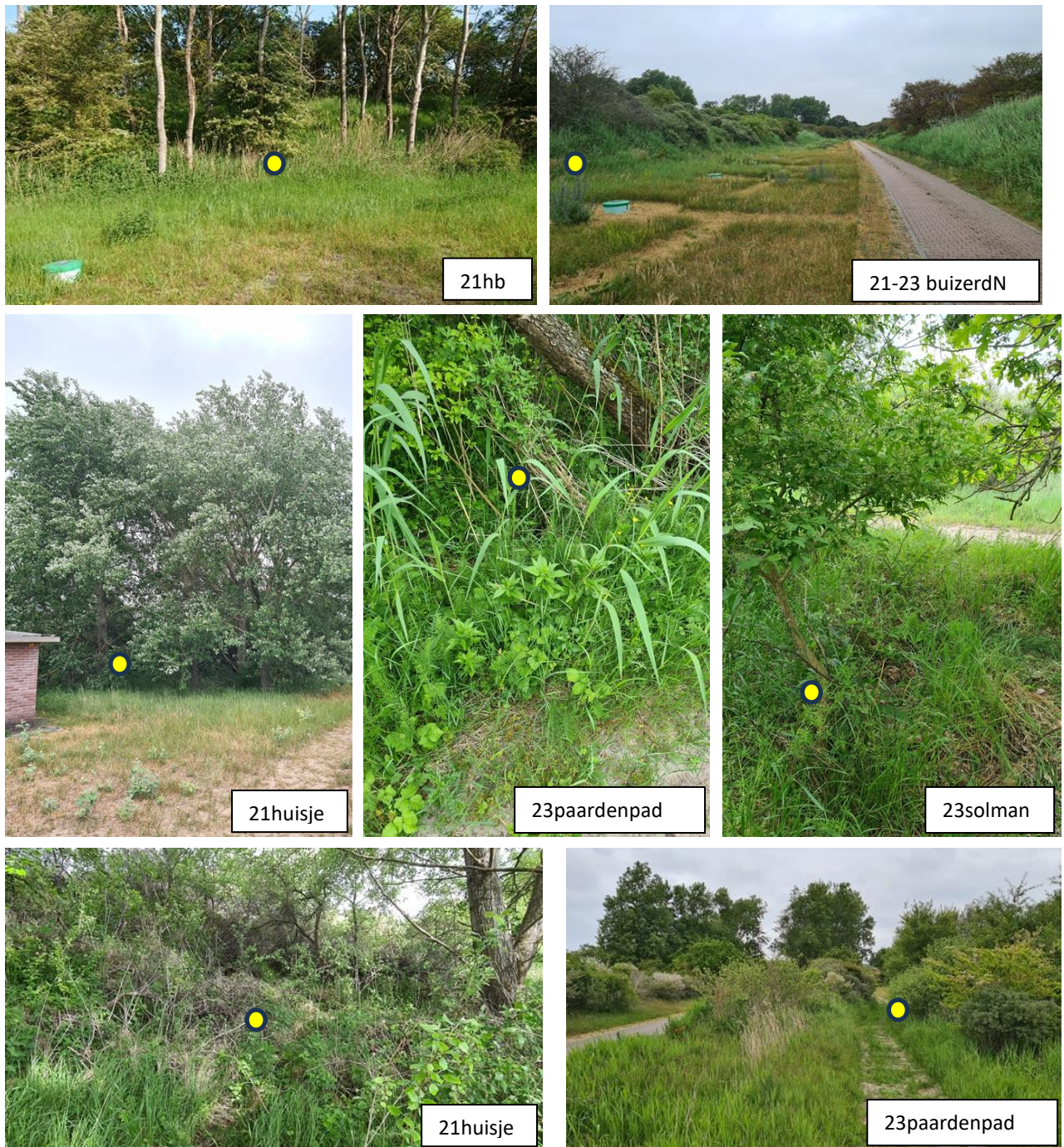
Om een goed beeld te geven bij bovenstaande tabel 1 en de schetsen, heb ik hieronder foto's toegevoegd van verschillende nachtegalenbroedplaatsen, onderverdeeld in 'Libellenvallei', 'Hoofdader rond Sparrengat' en 'Kijfhoek-Bierlap en omgeving'. Let op de afwisseling van vegetatiestructuur en openheid van de vegetatie onder de meidoorns/loofhout.

Libellenvallei



Figuur 12. Broedhabitat rond Libellenvallei. Afwisselend landschap met meidoornstruweel. Nesten zitten onder meidoorns, rand duindoorns of anderszins struweel, zoals tussen of ook in Koninginnekruid. Soms zitten de nesten dicht op de paden, zoals 21men4 en 5. Vogels foerageren zowel op de korte, open vegetatie waar Rozenkevers worden gevangen, als in de bosjes zelf waar ze nauwelijks zichtbaar zijn. De gele stippen geven de nestlocaties aan. Nesten zijn aangegeven met een gele stip.

Hoofdader rond Sparrengat



Figuur 13. Broedhabitat rond Hoofdader. In de hoofdader zelf zitten nesten in de riet-brandnetelrand, zoals 21hb en 21-23 buizerdN. Andere nesten in de ondergroei onder abelen (21huisje), of dicht bij een pad (23paardenpad en 23solman). Let op de afwisselende vegetatiestructuur: korte, zanderige vegetatie (al dan niet gemaaid), naast struweel onder bomen om te broeden. Nesten zijn aangegeven met een gele stip.

Bierlap en omgeving

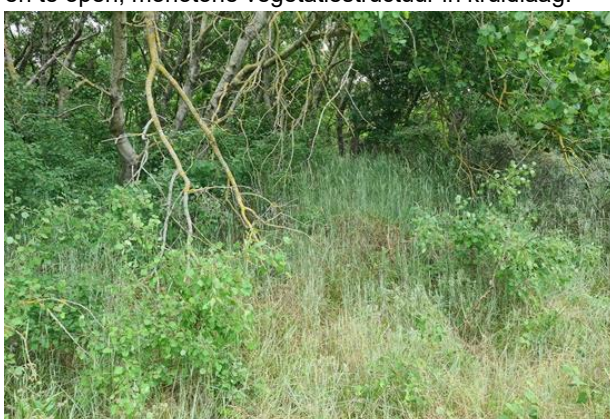


Figuur 14. Broedhabitat rond Kijfhoek-Bierlap. Nesten zaten in brandnetels onder een meidoorn (23vorkN), in brandnetels in een geïsoleerde Hondstroos, onder een meidoorn (strandZ en strandN), aan de rand van een struweel (23valleiRV) en in een abelenbos (23horbos). Laatstgenoemd nest zat minimaal 25 meter van de bosrand, in het bos. Nesten zijn aangegeven met een gele stip.

Te dicht struweel is niet geschikt om te foerageren, maar het nest zit wél in dichte vegetatie (vaak aan de rand), dus te hoog opgeschoten, te dichte grasvegetatie is niet geschikt. Kan aan de hand van de vegetatievoorkeur, de afwisseling van vegetatiestructuur, ook worden verklaard waarom Nachtegalen uitermate spaarzaam voorkomen in grotere bosgebieden in Meijndel, zoals ten westen en ten noorden van Boerderij Meijndel en Waterdel? Vermoedelijk wel: hieronder enkele foto's met een toelichting waarom de betreffende habitat niet erg geschikt is.



Figuur 15. Te open habitat in bos oost van ringstation en tussen de boerderij en Kijfhoek: gebrek aan nestplekken en te open, monotone vegetatiestructuur in kruidlaag.



Figuur 16. Verkeerd habitat in Hoofdader zuid van Golfzangweg en noordoost kruising Golfzangweg: op de eerste plek zong aanvankelijk een Nachtegaal, maar die was later verdwenen. Mogelijk is hier sprake van een ecologische val: bij aankomst prima habitat, tot het gras hoog opgroeide in het gehele bosje en daarmee het habitat ongeschikt maakte. **Rechts:** ook hier zong tijdelijk een Nachtegaal, maar die bleef ongepaard. Habitat waarschijnlijk te ruig om te foerageren, maar de vogel kon wel foerageren op de korte delen van de Hoofdader.

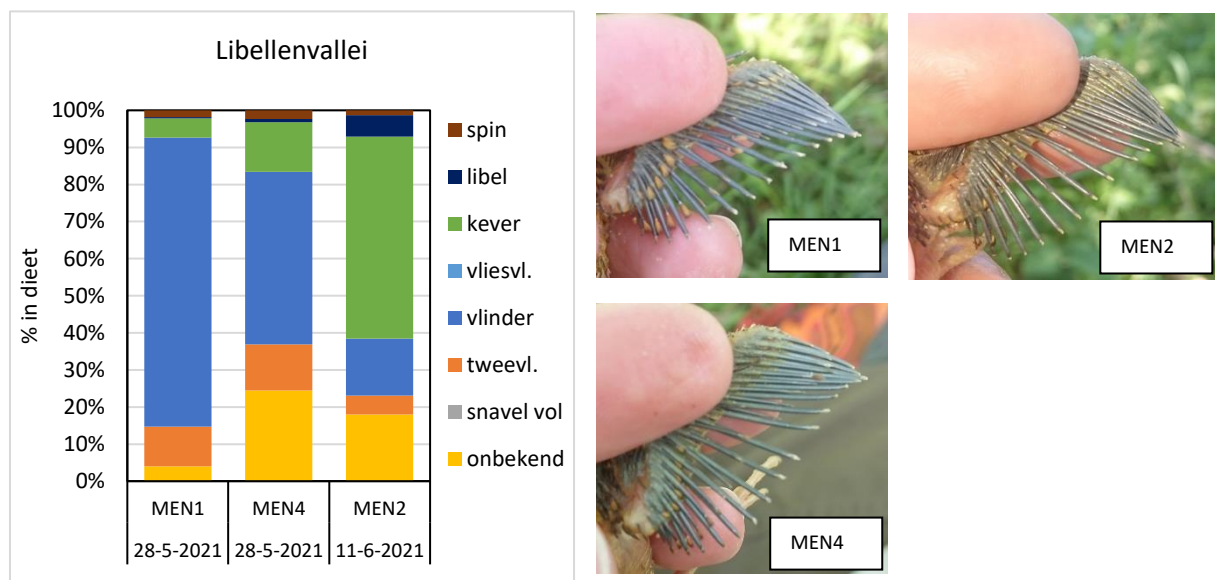


Figuur 17. Waterdel (**links**) is wat meidoornbedekking en grote vegetatiestructuur hetzelfde als door Nachtegale bezette locaties tussen Scheepje en Bierlap (**rechts**), maar de ondergroei is anders: tussen de meidoorns op de Waterdel is de bedekking met hogere grassen opvallend, terwijl de ondergroei op de rechterfoto veel afwisselender is: een gevolg van veebegrazing?

3.3 Dieet nestjongen

Een gedetailleerd overzicht van het dieet staat in bijlage 2, hieronder worden de hoofdlijnen beschreven.

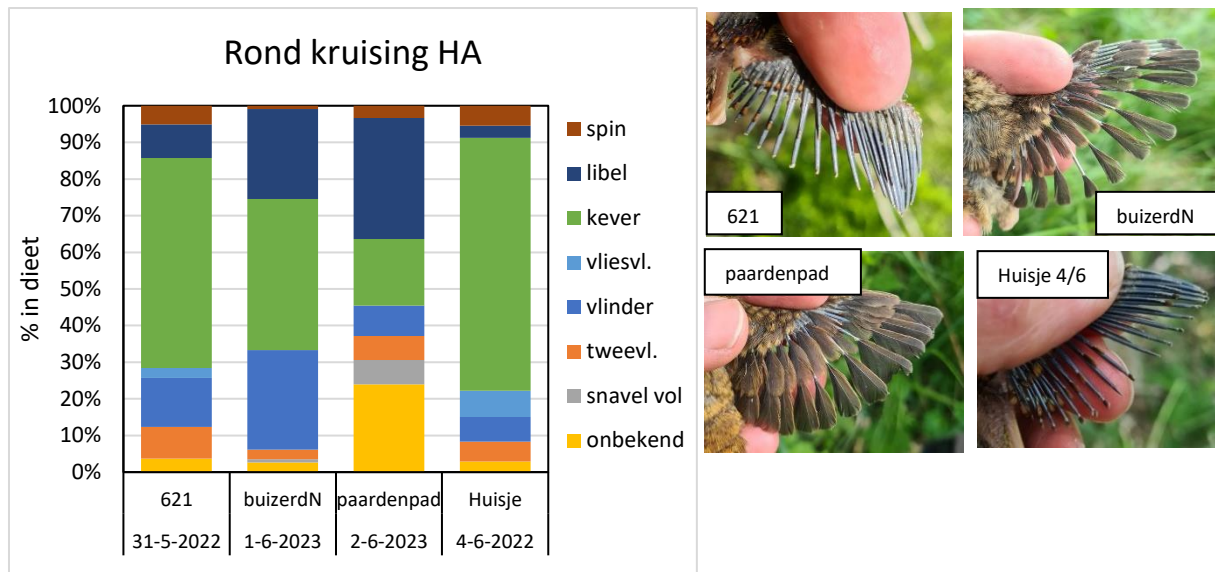
In de begraasde Libellenvallei (fig. 18) verschilden de leeftijden van filmnesten nauwelijks van elkaar, waardoor er geen leeftijdseffect op prooikeuze zal zijn. Eind mei bestond het dieet bij nest 1 en nest 4 voor 75% en 40% uit kleine groene rupsen, (groten)deels rupsen van de Kleine Wintervlinder. Daarnaast bestond 10% uit tweevleugeligen, namelijk roofvliegen en langpootmuggen, 5 en 15% uit kevers (voornamelijk Rozenkevers). Twee weken later 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 en acht Gewone Oeverlibellen.



Figuur. 18. Libellenvallei: percentages van belangrijke prooigroepen ($\geq 5\%$ in dieet bij minimaal 1 nest) bij de drie gefilmde nesten. De jongen zijn ongeveer even oud, gezien de vleugellengte en veerontwikkeling (31-35-30 mm; de lengte van MEN2 is op 10/6 bepaald, zijnde 30mm: voor 11/6 heb ik er 5mm bij geteld).

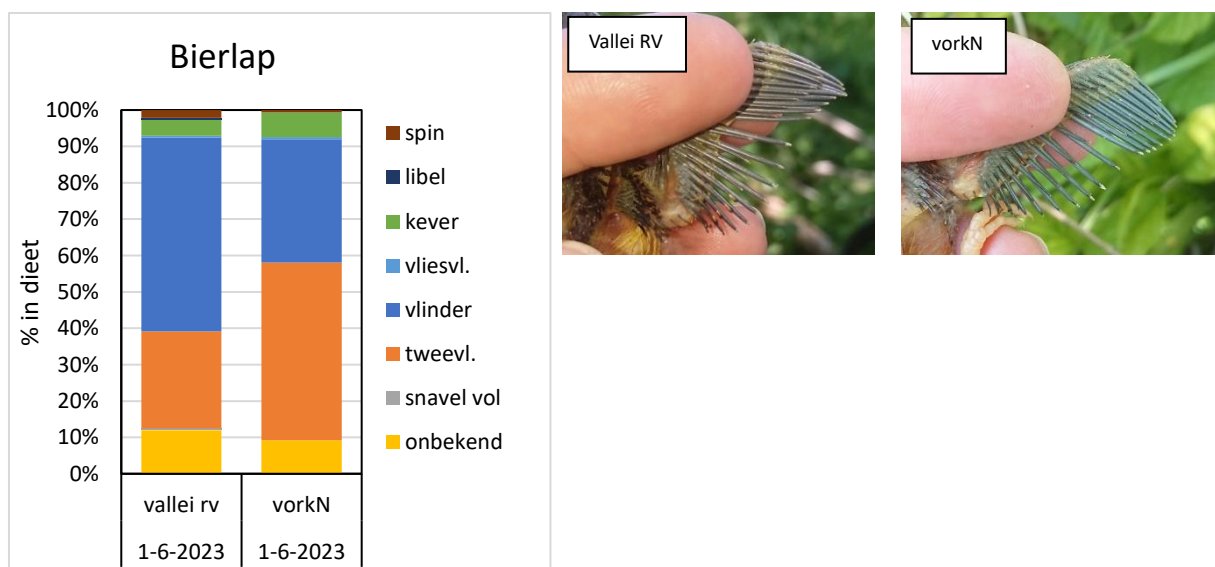
Rond de onbegraasde Hoofddader zijn bij vier nesten filmopnames gemaakt (fig. 19): bij nesten 621 en Huisje waren de jongen 7-8 dagen (vleugel 32-33mm), bij BuizerdN en Paardenpad 10-11 dagen (vleugel 47-49mm). Vergeleken met de Libellenvallei vormden rupsen een minder gevoerde groep met 13% en 6%, bij nesten 621 en Huisje, op 31 mei en 4 juni 2022. Tweevleugeligen vormden 8 en 5% van het dieet, en verder werden wat meer spinners 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 621.

De jongen bij BuizerdN en Paardenpad 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 BuizerdN, bij Paardenpad evenveel Rozenkevers als kniptorren en daarnaast enkele soldaatjes en een boktor). Ten slotte waren de grotere aantallen libellen opvallend: 24 en 32%! Omdat een groot deel van de libellen uitsluitende imago's betrof, in verschillende stadia van uitsluipen (soms nog grotendeels larf, soms een net uitgevlogen imago), ligt het voor de hand dat de Nachtegalen naar een infiltratieplas vlogen om daar aan de oevers deze prooien te vangen -vermoedelijk zijn ze makkelijk vangbaar, want nagenoeg immobiel, en profijtelijk bovendien, omdat ze groot zijn en nog niet uitgehard.



Figuur 19. Rond kruising Hoofdader: percentages van belangrijke prooigroepen ($\geq 5\%$ in dieet bij minimaal 1 nest) bij de vier gefilmde nesten. De jongen variëren in leeftijd, gezien de vleugellengte en veerontwikkeling: 621 33mm (30/5 29mm gemeten), buizerdN 47mm, paardenpad 49mm en huisje 32mm.

De begraasde Bierlap is een ander gebied dan de Libellenvallei en de Hoofdader: een droog en zandig, door meidoorns gedomineerd landschap met bosschages, van water verwijderd. Ik heb speciaal nesten gezocht in dit deel van Meijendel, omdat ik het idee had dat hier minder Nachtegalen zitten dan in meer naar het westen (in feite misschien wel meer richting infiltratieplassen) en omdat het voldoet een 'het droge duin'. Helaas bleken nesten inderdaad schaars, maar ik heb toch bij twee nesten opnames kunnen maken. Gelukkig waren de jongen in beide nesten even oud, met vleugels van 29mm en daarmee 7 dagen oud. Het dieet wordt gedomineerd door rupsen (51-33%) en tweevleugeligen (26-47%, voor een groot deel langpootmuggen), terwijl spinnen, kevers en libellen vrijwel ontbraken (fig. 20); uitsluitende libellen zullen in de droge Bierlap niet worden aangetroffen, uiteraard.



Figuur 20. Bierlap: percentages van belangrijke prooigroepen ($\geq 5\%$ in dieet bij minimaal 1 nest) bij de twee gefilmde nesten. De jongen zijn even oud, gezien de vleugellengte en veerontwikkeling: Vallei RV 29mm en VorkN ook 29mm.



Figuur 21. Nachtegalen met rupsen van de Kleine Wintervlinder (28/5/21 men1).



Figuur 22. Nachtegalen met (van linksboven met de klok mee): een Gewone Oeverlibel (zonder kop en vleugels; men2, 11/6/22), een miljoenpoot (huisje, 4/6/22), twee langpootmuggen (vorkN, 1/6/23) en twee Rozenkevers (huisje, 4/6/22).

Een jonge Nachtegaal wordt 3.1 ± 0.7 keer per uur gevoerd op een leeftijd van 7.9 ± 1.5 dagen (dag 1=uitkomst, min.-max. 7-11 dagen), nagenoeg even vaak als geslachtsgenoot blauwborst, die een jong 3.4 keer per uur voert in de kalkrijke duinen (Van Oosten 2022). Uit de gegevens in Horstkotte (1965) blijkt een voerfrequentie van 2.9 keer per uur per jong (leeftijd 6-10 dagen, gemiddeld 8 dagen).

In feite is een beperkt aantal prooien voor Nachtegalen van belang als voedsel voor de jongen: rupsen, Rozenkevers en tweevleugeligen, vooral langpootmuggen. Daarnaast valt het aandeel libellen op bij sommige nesten, een wat onverwachte nachtegalenprooi. Vaak worden de stijve vleugels en de kop door de oudervogels verwijderd, waardoor deze grote prooien wat makkelijker te verwerken zijn door de nestjongen.

Rupsen worden bij alle nesten aangevoerd, zij het in wisselende aandelen, en het meest in de Libellenvallei en de Bierlap. De rupsen zijn grotendeels loofhoutsoorten, onder andere Kleine Wintervlinders. Grote rupsen van uiltjes, zoals de Bonte Grasuil en *Apamea*-soorten, worden nauwelijks gevoerd. Dit is opmerkelijk, omdat juist 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?

Kevers worden vaak gevoerd, het meest in de Hoofdader en nauwelijks rond de Bierlap. Het grootste aandeel vormen Rozenkevers. Deze soort leeft als larf een jaar in de wortelzone van grassige vegetatie op een zandige bodem die snel opdroogt. Eind mei, midden juni komt deze soort vaak in grote zwermen voor in het duin, en elders, waar ze makkelijk vangbaar zijn wanneer ze langzaam over de korte vegetatie brommen. Ondanks dat ze relatief veel (onverteerbaar) chitine bevatten, worden ze veel gegeten door vogels: Tapuiten, Roodborsttapuiten (Van Oosten 2014, 2016) en Paapjes (Van Oosten & Van Manen in druk), en dus ook door Nachtegalen, waarvan de nestjongentijd precies valt in de vliegtijd van rozenkevers. Het is nog onduidelijk waarom Rozenkevers nauwelijks werden gevoerd bij de twee nesten in de Bierlap; het habitat lijkt immers geschikt. Mogelijk zijn de vele gevoerde rupsen en langpootmuggen geschiktere prooien? Of misschien speelt het toeval een rol: wie weet was 2023 een slecht jaar voor Rozenkevers op de Bierlap. Rozenkevers zijn bijna jaarlijks in grote aantallen aanwezig, maar niet elk jaar: kevertellingen (Van Oosten, ongepubliceerde gegevens) in het Noord-Hollands Duinreservaat in 2018-2021 laten zien dat 2018 het laatste jaar in de telperiode was met grote aantallen, de jaren 2019-2021 waren er nauwelijks Rozenkevers. Dat kwam als een verrassing, omdat Rozenkevers sinds 2007 'altijd' aanwezig waren (hoewel grotendeels ongeteld). Mogelijk speelt de grote droogte van de zomer van 2018 (bijna vier maanden geen regen!) een rol bij de afwezigheid in 2019 (en verder?). Kortom, hoewel sommige prooien een betrouwbare prooi zijn/waren, is het verstandig om nog een aantal bulksoorten achter de hand te hebben als Nachtegaal. Tweevleugeligen, en dan met name langpootmuggen (naast roofvliegen), vormen ook een belangrijke prooigroep voor Nachtegalen. Vermoedelijk worden deze prooien gevangen op de ijl-begroeide grassige vegetatie rond het broedbosje, al lopende. Tapuiten en Roodborsttapuiten van het open duin voeren geen langpootmuggen, maar Roodborsttapuiten die ik in de wat meer vergraste en ontkalkte duinzone filmde, voerden wel langpootmuggen. Blijkbaar zijn langpootmuggen geschikte prooien, zeker wanneer er meerdere tegelijk worden gevoerd aan de jongen, omdat ze ook in grote aantallen voorkomen en vermoedelijk door heel Meijendel algemeen zijn.

Ten slotte libellen: bij een aantal nesten worden libellen (meest Gewone Oeverlibellen) frequent gevoerd, met name ronde Hoofdader (tot 32% van het aantal gevoerde prooien). Blijkbaar hebben de vogels toegang tot water, om de daar uitsluitende insecten van de vegetatie te plukken. Ook imago's worden gevoerd, al dan niet ontdaan van vleugels. Nachtegalen van nest BuizerdN moeten 80 meter vliegen voordat ze bij water zijn, maar dat hebben ze er graag voor over. Of zouden andere prooien in 2023 schaars zijn geweest, waardoor ze gedwongen werden naar het water te vliegen? Ik vermoed van niet en ga er vanuit dat verse libellen uitstekende prooien zijn.

Gegevens over het dieet van de nestjongen van Nachtegalen zijn niet ruim voorhanden in de literatuur. Horstkotte (1965) beschrijft het frequente voedsel zoeken in eikjes, waar rupsen van onder

andere 'kleine groene rupsen' werden verzameld, dus net als in Meijendel (overigens denkt hij dat het voor een deel om rupsen van Eikenbladrollers gaat). Hij observeerde de volwassen vogels ook in de eiken, waar ze de rupsen van de bladeren afpikten, soms ook vast geklemd aan de schors van de boom en soms als een vliegenvanger achter een insect aanjagend. Op de grond zochten ze keverlarven en kleine wormen, aldus Horstkotte, en hij beschrijft ook het voeren van langpotige prooien -dat zijn vast langpootmuggen geweest. In een andere Duitse studie worden onder andere genoemd: 26% kevers (79% imago), 25% tweevleugeligen (meest langpootmuggen), 12% vliesvleugeligen (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.

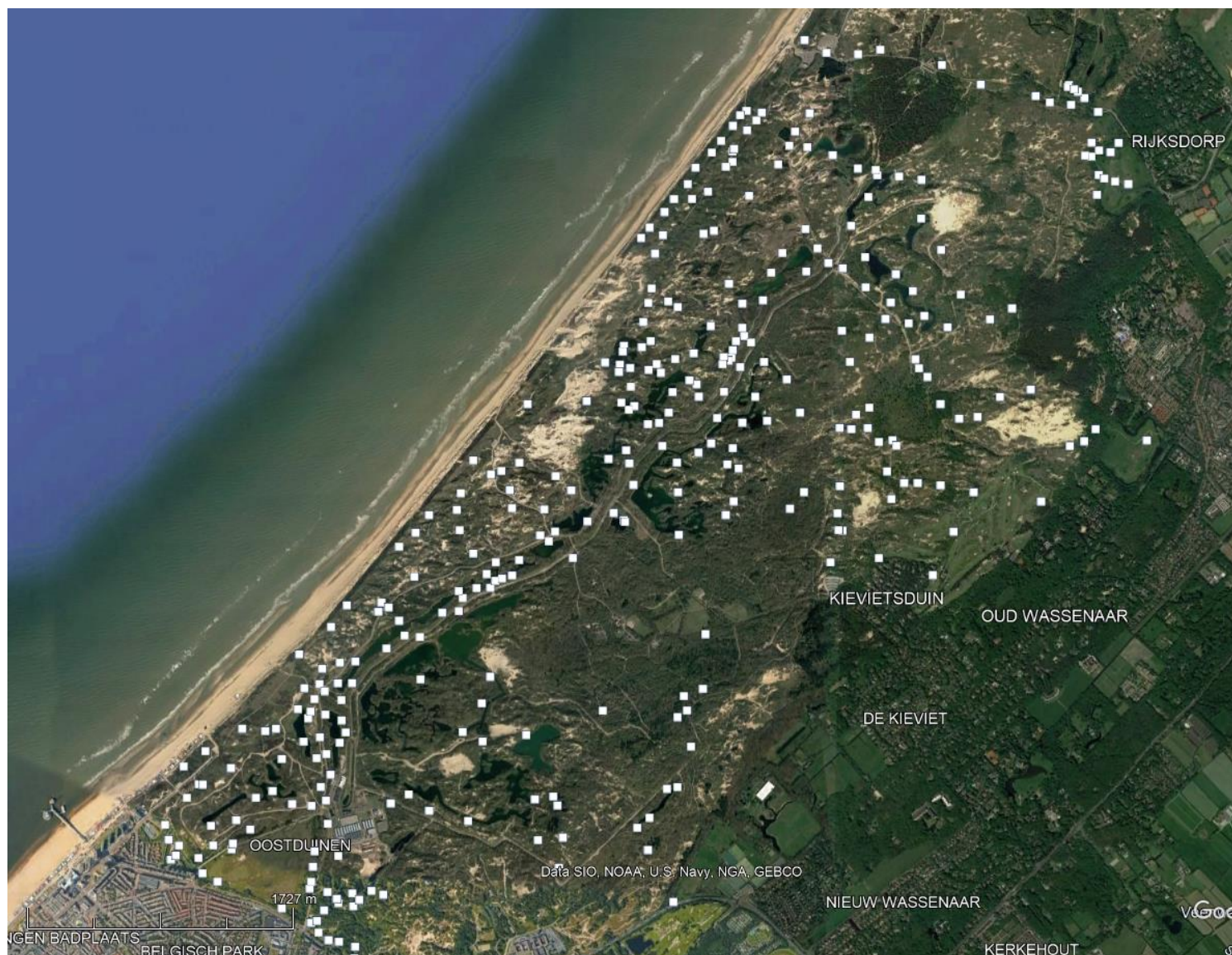
Vliesvleugeligen spelen in veel kleinere rol in Meijendel, maar mogelijk worden larvale bladwespen gemist op de videobeelden; Bösenberg gebruikte nekringen om zo de prooien uit de mondholte van de jonge vogels te halen en te determineren. Blijkbaar zijn deze twee onderzoeken niet in de buurt van water uitgevoerd, gezien het ontbreken van libellen, die in Meijendel regelmatig worden gevoerd. Nachtegalen gebruiken dus een aantal prooigroepen, waarvan het belang tussen gebieden varieert, al naar gelang de lokale omstandigheden.

3.4 Landschappelijke context Meijendel

Wat betekent dit dieet voor het voorkomen van Nachtegalen in Meijendel? Nachtegalen in droge en nattere habitats verschillen dus in het dieet dat ze voeren aan de jongen, en vermoedelijk speelt de beheervorm (begrasd-onbegrasd) hierbij een kleinere rol dan habitatkarakteristieken (droog-nat, bijvoorbeeld). Het is lastig te beredeneren of sommige prooien aantrekkelijker zijn dan andere prooien, en dus of sommige habitats aantrekkelijker zijn wat voedsel betreft dan andere. Rupsen worden ook door andere vogels veel gegeten, wat kan wijzen op een hoge profijtelijkheid (zoals een eventueel hoger eiwitgehalte en minder onverteerbaar chitine). Anderzijds kan het ook betekenen dat de gevoerde rupsen in grote aantallen voorkomen, waardoor ze makkelijk te vinden en te voeren zijn. In figuur 23 staan alle getelde territoria van 2022 weergegeven, waarbij een aantal zaken opvallen (door de oogharen heen). Het is van belang te weten dat het bos rond Boerderij Meijendel niet op broedvogels wordt onderzocht, wat de afwezigheid van Nachtegalen verklaart. De soort komt her en der in het droge duin voor, ook in de zeereep in het noordwestelijk deel van Meijendel, maar de dichtheden zijn niet zo hoog als binnen ongeveer 100 meter van water af, getuige de vele territoria rond de infiltratiekanalen en -plassen met veel geschikte meidoornstruwelen met brandnetel. Misschien zijn (uitsluitende) libellen van groter belang voor Nachtegalen dan in eerste instantie werd gedacht, of althans: dusdanig aantrekkelijk dat Nachtegalen zich graag op die plaatsen vestigen. Tegelijkertijd zijn de gemaaide bermen van de naburige Hoofdader en van de (fiets)paden een aantrekkelijk foerageeralternatief (langpootmuggen, Rozenkevers). Waarschijnlijk is het voedselaanbod hier maximaal, vergeleken met het open duin wat meer landinwaarts (rond de Bierlap, bijvoorbeeld) en kan in combinatie met nestgelegenheid in de vorm van veel (duindoorn)struweel met her en der Meidoorns, een hoge dichtheid worden behaald.



Jonge nachtegaal 26 mei 2022, nest Haakse Bocht.



Figuur 23. Nachtegalenterritoria in Meijendel (2022). Het bos in de verre omtrek rond Boerderij Meijendel bevat weinig Nachtegalen, in tegenstelling tot in de nabijheid van infiltratiekanalen en -plassen.

4. Conclusies en punten voor beheer

Nachtegalen zijn nog steeds algemene broedvogels in Meijndel en de populatie is al decennia erg constant, ondanks dat de oppervlakte struweel aan verandering onderhevig is geweest tussen 1975 en 2009: deze schommelt tussen 30 en 42%. Meer in detail blijkt dat struweel tot 1990 is toegenomen, maar dat de bedekking met struweel tussen 1990 en 2001 weer is afgenomen in zowel begraasde als onbegraasde terreindelen. Tussen 2001 en 2009, tenslotte, is er geen significante verandering in de struweelbedekking (Van der Hagen *et al.* 2020). Het is verbazingwekkend dat de nachtegalenpopulatie, ondanks de veranderingen in hoeveelheid beschikbaar struweel, zo stabiel is gebleven door de jaren heen. Er speelt dan ook meer dan alleen struweelhoeveelheid, zoals ook uit dit onderzoek naar voren komt: het ene struweel is het andere niet en de structuur van het struweel lijkt belangrijker dan de precieze vegetatiesamenstelling (tabel 1; zie ook Wilson *et al.* 2005). Nachtegalen zijn gebaat bij struweel dat een nestplaats biedt, hetzij onder het (meidoorn)struweel tussen brandnetels (indien het struweel open is), hetzij aan de rand ervan (duindoorn). Daarnaast is korte vegetatie van belang, of ijl begroeide wat hogere grasvegetatie, toegankelijk voor deze bodemvogel en van belang vanwege het voorkomen en de vangbaarheid van Rozenkevers en langpootmuggen. Optimaal is waarschijnlijk dit struweeltype in de nabijheid (maximaal ongeveer 80 meter) van water, vanwege de libellen die daar uitsluipen.

Aan de hand van de habitatvereisten is de lage dichtheid op de Waterdel te begrijpen (en, indien gewenst, misschien te verhelpen): hoewel het landschap hier ogenschijnlijk geschikt is en erg lijkt op delen van de Bierlap (meidoorns, her en der nestlocaties) én er water nabij is, is de bodem veelal bedekt met grasvegetatie van een centimeter of 20-30. Uiteraard zijn er ook plekjes met een korte vegetatie, maar het algemene beeld is anders dan in de Bierlap en waarschijnlijk is deze homogene, doorgeschoten grasvegetatie een knelpunt voor Nachtegalen. Het is interessant dat hier geen vee rondloopt: vee zorgt voor zandige plekjes door woelen en door hun paden. Paarden creëren her en der kort gegraasde vegetatie, zoals in de Bierlap, en dragen daarmee bij aan geschikt nachtegalenhabitat. Het huidige zeer schaarse voorkomen op de Waterdel staat in contrast tot de aantallen die hier in 1992 werden aangetroffen, getuigde de verspreidingskaart in Van der Meer (1996). Destijds werd het terrein ook niet begraasd, maar waren konijnen veel algemener en was vergrassing nog niet zover doorgeschoten. De aanwezigheid van ingeschaard vee zal positief zijn voor Nachtegalen, mits de graasdruk niet dermate hoog wordt dat de kruidlaag te open wordt en ondergroei verdwijnt.

Dat graasdruk inderdaad te hoog kan zijn, is aangetoond in Engeland (Holt *et al.* 2010), waar de dichtheden veel hoger zijn in bosgebieden waar herten buitengesloten zijn. Ook foerageren Nachtegalen daar vaker dan verwacht binnen exclosures. Voor de Amsterdamse Waterleidingduinen zijn er eveneens aanwijzingen dat een grote graasdruk (hier door Damherten) en Nachtegalen niet goed samengaan (Noordzij & Van der Spek 2016). Kortom, een gulden middenweg van begrazing is positief voor Nachtegalen: niet te weinig en niet te veel.

Het is belangrijk te beseffen dat, hoewel vee kan zorgen voor een geschikt habitat voor Nachtegalen, er geen verschil tussen de (schaarse) onbegraasde en de begraasde terreindelen wat betreft legselgrootte, gewicht van de nestjongen en het nestsucces. Het nestsucces in Meijndel is niet erg hoog, vergeleken met andere studies en alle nesten mislukken door predatie; dode jongen in het nest (door kou of honger) zijn niet aangetroffen. Mogelijk speelt de steekproef van 29 nesten een rol en zou bij een groter aantal nesten een wat ander nestsucces worden gevonden; om nestsucces van grondbroedende soorten als de Nachtegaal beter te bepalen is het raadzaam naar soorten te kijken waarvan de nesten makkelijker te vinden zijn (zoals Tjiftjaf en Fitis, bijvoorbeeld).

Het is, ten slotte, niet duidelijk of begrazing een effect heeft op het nestjongendieet, omdat de diëten op elkaar lijken en omdat prooien deels van de oeverzone worden gehaald bij nesten rond de onbegraasde Hoofdader (en daarmee deel losstaat van de beheervorm). Voor de Rozenkever is een korte, zanderige grasvegetatie van groot belang en deze kan bereikt worden door vee of door maaien, zoals in de Hoofdader.

5. Beantwoording onderzoeksvragen

1. Verschilt de legselgrootte van Nachtegalen tussen begraasde en onbegraasde terreindelen?

Nee, de legselgrootte tussen begraasde en onbegraasde terreinen verschilt niet: 25 van de 26 nesten bevatten 5 eieren, nest 26 bevatte 4 eieren en was een zeker vervolglegsel.

2. Verschilt het gewicht van nestjongen van Nachtegalen tussen de terreindelen?

Nee, het lichaamsgewicht van de nestjongen verschilt niet tussen begraasde en onbegraasde gebiedsdelen ($F_{1,18}=0.071$, $P=0.79$).

3. Verschilt het nestsucces, gemeten als het aantal succesvolle nesten, tussen de terreindelen?

Nee, er is geen verschil in nestsucces tussen de beide terreindelen: in het begraasde deel waren 11 van de 19 nesten succesvol (58%) en in het onbegraasde deel 7/10 nesten (70%; ($\chi^2=0.64$, $P=0.42$), en in totaal 18 van de 29 nesten (62%).

Mogelijk is het nestsucces wat lager dan in de (oudere) literatuur; welke predatoren het op de nesten voorzien hebben is niet onderzocht, mogelijk spelen kraaiachtigen en vossen een rol. In hoeverre nestpredatie een negatief effect heeft op de populatieontwikkeling op lange termijn is niet te zeggen, omdat populatiegroei ook wordt verklaard door overleving en dispersie van de broedvogels.

4. Wat zijn habitatkarakteristieken en waarin verschillen spaarzamer bezette terreindelen?

De vegetatiestructuur binnen het territorium/rond het nest is afwisselend, met zowel struweel met een toegankelijke kruidlaag als laag/ijl begroeide vegetatie nabij. Nesten zitten veelal óf aan de rand van struweel, óf tussen bijvoorbeeld brandnetels onder hoger struweel, zoals/vaak een meidoorn. In laatstgenoemde situaties is de vegetatie onder het overkoepelende struweel goed toegankelijk voor een bodemvogel als de Nachtegaal, omdat brandnetels in deze situaties vrij ver uit elkaar staan, zodat een Nachtegaal er tussendoor kan lopen.

Spaarzamer bezette terreindelen hebben een wat andere vegetatiestructuur: Waterdel is wat meidoornbedekking en grote vegetatiestructuur hetzelfde als door Nachtegalen bezette locaties met hogere grassen opvallend, terwijl de ondergroei op de Bierlap veel afwisselender is, met zandige plekken, en een afwisselend korte en hogere structuur in de kruidlaag -waarschijnlijk een gevolg van veebegrazing. Andere niet-bezette locaties (langs de Hoofdader) lijken aanvankelijk geschikt, maar de raken in de loop van het broedeizoen sterk begroeid met hoge grassen of riet binnen het broedbosje.

Het spaarzamere voorkomen op de Bierlap en aangrenzende terreindelen is niet goed te verklaren uit het beheer; misschien speelt voedsel hier een grotere rol dan elders in Meijndel, terwijl op andere locatie vegetatiestructuur een belangrijke factor is.

5. Verschilt het dieet van nestjonge Nachtegalen tussen de terreindelen?

Ja, het dieet verschilt tussen terreindelen, maar naar alle waarschijnlijkheid worden de verschillen verklaard door verschillen in vegetatie en de nabijheid van water (en het voorkomen van grote prooien als libellen) en niet door begrazingsbeheer. In hoeverre verschillen in het dieet het spaarzamere voorkomen in de meer landinwaarts gelegen terreindelen (bv Bierlap) kunnen verklaren is nog niet bekend.

6. Kunnen verschillen in bovengenoemde parameters verklaard worden door het heersende beheer?

Vermoedelijk speelt begrazingsbeheer een rol bij het voorkomen van Nachtegalen, gebaseerd op onderzoek op de Waterdel (zie boven). Begrazing zorgt voor een kruidlaag met zandige plekjes en een wisselende vegetatiestructuur, waarbij hoge en lage terreindelen mozaïekgewijs naast elkaar voorkomen. In de onbegraasde Waterdel is de kruidlaag op het oog monotoner, over grotere oppervlakte met hogere grassen begroeid, maar begrazing speelt geen rol bij legselgrootte, gewicht van de nestjongen en het nestsucces.

6. Punten voor vervolgwerk

Door dit onderzoek zijn een aantal vragen beantwoord. Bijna altijd roept een onderzoek altijd meer vragen op dan het beantwoordt. Waarom komen Nachtegalen zo spaarzaam voor in meer landinwaarts gelegen delen (zoals de Bierlap)? Nestsucces kan nauwkeuriger bepaald worden bij een grotere steekproef: wat zien we dan en welke diersoorten prederen de nesten?

Wat Nachtegalen betreft kan het onderzoek worden voortgezet zoals hieronder aangestipt. Daarnaast kan een soortoverstijgend onderzoek worden gestart naar nestpredatoren, maar dan met soorten waarvan de nesten makkelijker vindbaar zijn, zoals Tjiftjaf en Fitis.

Nachtegaal

- Voorkomen in zeereep onder de loep leggen (ander habitat): marginaal habitat waar ongepaarde mannen zingen?
- Meer onderzoek aangaande het schaarse voorkomen in het droge duin en bos

Nestpredatie

- Welke dieren prederen nesten van grondbroeders (kraaiachtigen, vossen)?
- Soorten kiezen met een hoge dichtheid en goed te vinden nesten



Figuur 24. Nachtegaal houdt de jonge nestjongen warm en sluit de ogen even!

Literatuur

Bösenberg K. 1964. Beitrag zur Nestlingsnahrung der Nachtigall. Aufsätze zu Vogelschutz und Vogelkunde 1: 37-41.

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.

Glutz von Blotzheim U.N. & K.M. Bauer 1988. Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Vol. 11. Aula, Wiesbaden.

Grüll A. 1981. Untersuchungen über das Revier der Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*). Journal für Ornithologie 122: 259-285.

Hilpricht A. 1954. Nachtigall und Sprosser. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

Holt C.A., R.J. Fuller & P.M. Dolman 2010. Experimental evidence that deer browsing reduces habitat-suitability for breeding Common Nightingales *Luscinia megarhynchos*. Ibis 152: 335-346.

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.

Kooijman A.M., J.C.R. Dopheide, J. Sevink, I. Takken & J.M. Verstraten 1998. Nutrient limitations 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.

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,

Noordzij N. & V. van der Spek 2016. Hebben Damherten invloed op nachtegalenstand? Fitis 52: 8-13.

Nijssen M., B. Wouters, J. Vogels, A. Kooijman, H. van Oosten, C. van Turnhout, M. Wallis de Vries, J. Dekker & I. Janssen 2014. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in droge duingraslanden. Eindrapportage 2009-2013. Rapport OBN/2014.

Ruitenbeek W., C.J.G. Scharringa & P.J. Zomerdijs 1990. Broedvogels van Noord-Holland. Stichting Samenwerkende Vogelwerkgroepen Noord-Holland & Provinciaal Bestuur van Noord-Holland, Assendelft.

Salman, A. & E. van der Meijden 1985. De opmars van de meidoorn in de Wassenaarse duinen. Duin

1: 6-10.

Spierenburg P. & M. Pot 2019. Hoe staan de Nachtegalen in Meijndel ervoor? Holland's Duinen 73: 9-15.

Van der Hagen H.G.J.M., D. Assendorp, W. Calame, F. van der Meulen, K.V. Sýkora & J.H.J. Schaminée 2020. Is livestock grazing a key factor for changing vegetation patterns in lime-rich coastal dunes in the Netherlands? *Journal of Coastal Conservation* 24: 15.

Van der Meer H.P. 1996. Atlas van de broedvogels tussen Katwijk en Scheveningen. DZH-NLB, Voorburg.

Van Ommering G. & T. Verstrael. 1987. Vogels van Berkheide. Werkgroep Berkheide, Stichting Publikatiefonds Duinen, Leiden.

Van Oosten H., A. Kooijman, C. van Turnhout, J. Dekker, A. van den Burg & M. Nijssen 2012. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in de duinen. Eindrapportage 1e fase 2009-2011. Rapportnr. 2013/OBN163-DK, Den Haag.

Van Oosten H.H., A.B. van den Burg, R. Versluijs & H. Siepel 2014. Habitat selection of brood-rearing Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* and their invertebrate prey. *Ardea* 102: 61–69.

Van Oosten H.H. 2016a. Comparative breeding biology of three insectivorous songbirds in Dutch dune grasslands. *Ardea* 104: 199–212.

Van Oosten H.H. 2016b. Limitaties voor insectivore vogels in het duinvoedselweb –vooronderzoek Meijndel 2016. Rapport Oenanthe Ecologie, Wageningen.

Van Oosten H. 2018. De tapuit. Uitgeverij Atlas Contact, Amsterdam/Antwerpen.

Van Oosten H.H. & W. van Manen. *In druk*. On breeding ecology of Whinchats *Saxicola rubetra* in the last Dutch populations. *Ardea*.

Verstrael T. & A.J. van Dijk 1997. Vos of grassen? Broedvogels in de Nederlandse duinen sinds 1984. *Limosa* 70: 163-178.

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.

Bijlage 1. Detailkaarten met nestlocaties



Nesten in en rond de Libellenvallei 2021-2023 (grijs=gefilmd).



Onbegaasde nesten rond de Hoofdader (noord van kruising met Golfzangweg tot ter hoogte van ringstation) (roze=gefilmd).



Onbegrasd nest haakse bocht Hoofdader en enkele begraasde nesten Scheepje en rond 'strand' aan oostzijde infiltratieplas.



Vijf begraasde nesten in de Bierlap (grijs=gefilmd).

Bijlage 2. Overzicht dieetsamenstelling per nest van alle prooien in percentages.

#prooien			281	220	166	255	230	116	126	191	168
filmtijd			08:08	07:27	06:57	07:36	08:55	08:28	06:51	08:04	06:10
#voer/uur/nest			12,9	15,0	16,3	21,2	15,7	15,1	16,3	9,8	10,4
# juvs			5	5	4	5	5	5	5	4	5
max. vleugellengte (mm)			31	30	30 (10/6)	32	29 (30/5)	47	49	29	29
filmdatum			28-05-21	28-05-21	11-06-21	4-06-22	31-05-22	1-06-23	2-06-23	1-06-23	1-06-23
Orde	Familie	Soort	MEN1	MEN4	MEN2	Huisje	6-21	buizerdN	paardenpad	Vallei RV	vorkN
Aranea			1,8	2,3	1,2	5,1	4,8	0,9	3,2	2,1	0,6
Opiliones			-	-	0,6	1,6	0,9	-	-	-	-
Isopoda			2,8	0,9	4,2	0,8	2,6	-	1,6	1,0	0,6
Dermaptera			-	-	-	-	-	-	-	-	1,8
Diplopoda			-	-	-	2,7	-	-	2,4	-	-
Glomerida			-	-	-	-	-	-	-	1,0	-
Odonata			0,4	0,9	5,4	3,1	8,7	24,1	31,7	0,5	-
	Aeshnidae		0,4	-	0,6	0,4	0,9	0,9	0,8	0,5	-
	Libellulidae		-	0,5	4,8	2,0	6,1	14,7	11,9	-	-
	Coenagrionidae		-	-	-	0,8	1,7	4,3	2,4	-	-
Orthoptera			0,4	0,5	-	-	-	-	-	-	-
Heteroptera			-	-	-	0,4	-	-	-	0,5	-
Coleoptera			5,0	13,2	51,2	64,7	54,3	40,5	17,5	4,2	6,5
	Cantharidae		-	-	-	1,2	3,9	-	3,2	-	1,2
	Cerambycidae		-	-	-	-	-	-	0,8	-	-
	Curculionidae		-	-	1,8	3,5	-	-	-	-	-
	Elateridae		1,8	3,2	0,6	3,5	1,3	-	6,3	-	-
	Scarabeidae	Rozenkever	2,1	9,5	46,4	55,3	47,0	40,5	6,3	3,1	3,0
	Staphylinidae		-	-	-	-	-	-	-	-	0,6
Hymenoptera			-	-	-	6,7	2,6	-	-	0,5	0,6
	Formicidae		-	-	-	6,7	2,2	-	-	-	-
Lepidoptera			75,4	45,9	14,5	6,3	12,6	26,7	7,9	51,3	32,7
	Erebidae		-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Geometridae	cf Operophtera	56,9	21,4	3,0	-	1,3	18,1	-	0,5	1,2
		cf Erannis	0,4	1,4	-	-	-	0,9	-	-	-
	Noctuidae		5,0	0,9	3,0	-	0,4	-	-	1,0	-
	Nymphalidae		-	-	-	3,1	-	-	-	-	-
Diptera			10,3	12,3	4,8	5,1	8,3	2,6	6,3	25,7	47,0
	Asilidae		6,8	4,1	3,6	1,6	2,6	1,7	4,0	6,8	2,4
	Tipulidae		2,8	6,4	1,2	2,4	4,3	0,9	0,8	18,3	43,5
	Therevidae		-	-	-	-	-	-	-	-	0,6
Snavel vol			-	-	-	-	-	0,9	6,3	0,5	-
Ongeïdentificeerde larf			-	-	1,2	0,8	1,7	1,7	-	1,0	1,2
Ongeïdentificeerde prooi			3,9	24,1	16,9	2,7	3,5	2,6	23,0	11,5	8,9
Totaal aantal prooien			281	220	166	255	230	116	126	191	168

Oenanthe Ecologie

Ooststeeg 144
6708 AZ Wageningen

W oenanthe-ecologie.nl
E info@oenanthe-ecologie.nl
T 0620076423

KvK 62497138

