



Broedbiologisch onderzoek aan Spotvogels in de Peel

Broedend wijfje Spotvogel bij Ospeldijk, 27 juni 2012. *Incubating female Icterine Warbler near Ospeldijk*. (foto: Boena van Noorden)

De nationale Rode Lijst geeft aan dat de Spotvogel sinds de jaren zestig met 50-75% is afgenomen in Nederland. Over de oorzaak tasten we in het duister, omdat kennis over reproductie en overleving nagenoeg ontbreekt. Deze bijdrage levert een inblik in de reproductie van deze fascinerende zangvogel en reikt daarmee enkele puzzelstukjes aan die meer licht werpen op de mogelijke oorzaken van de afname.

Boena van Noorden

De Spotvogel *Hippolais icterina* behoort tot de laatst arriveerende zomervogels en bereikt in Nederland de noordwestelijke grens van zijn verspreidingsgebied. Het is een lange afstandstrekker die in het zuiden van Afrika overwintert en, in tegenstelling tot het gros van onze trans-Saharatrekkers, in het najaar een zuidoostwaartse trekroute volgt. De Spotvogel stond de laatste decennia regelmatig in de belangstelling en geldt als schoolvoorbeeld van een soort die vanwege klimaatverandering naar het noorden opschuift (Huntley *et al.* 2007). Zeer recent werd een structurele afname in Nederland in verband gebracht met verhoogde concentraties van het insecticide imidacloprid in het oppervlaktewater (Hallmann *et al.* 2014). Feit is dat de soort al geruime tijd in ons land afneemt en daardoor op de Rode Lijst is beland (van Beusekom *et al.* 2005). In de provincie Limburg is de soort tussen de karteringsperiodes in 1990-97 en 1998-2011 met 29% afgenomen (www.natuurgegevensprovincielimburg.nl). In het deel van de provincie waar inmiddels een derde kartering heeft plaatsgevonden (2012-2014) trad ten opzichte van de periode 1998-2011 een verdere afname op van 33%.



Boena van Noorden

Broedbiotoop van de Spotvogel in het studiegebied bij Ospeldijk, 14 augustus 2014. *Breeding habitat of Icterine Warbler near Ospeldijk.*

De oorzaken van de afname van de Spotvogel zijn niet goed bekend, omdat kennis over reproductie en overleving nagevoel ontbreekt. Dit was een van de redenen om de broedbiologie van de Spotvogel te gaan bestuderen. In de periode 2002-2014 zijn 698 nesten van deze soort onderzocht. Dit artikel vat de bevindingen uit dit onderzoek samen.

Onderzoeksgebied

Het studiegebied in Noord-Limburg is gelegen in een cultuurlandschap dat is ontstaan door ontginningen van het voormalige hoogveengebied de Peel in de eerste helft van de 20^e eeuw. Het onderzoek vond plaats in twee deelgebieden: in de gemeente Venray ten zuiden van het kerkdorp Ysselsteyn (atlasblok 52-33), en in de gemeente Nederweert ten noordwesten van het gehucht Ospeldijk (atlasblok 58-11).

Bij Ysselsteyn bestaat het broedhabitat uit singels van ongeveer 15 m breedte, waarin 40 tot 70-jarige overstaanders van Zomereik *Quercus robur* en Berk *Betula sp.* domineren. Door de grote afstand tussen de bomen is er veel ruimte voor opslag van Vlier *Sambucus nigra* en Braam *Rubus sp.* Om de vijf tot acht jaar worden de struiklaag en enkele bomen in twee fasen gekapt, waardoor de struweellaag vrij dicht blijft. De singels liggen in intensief gebruikt agrarisch cultuurlandschap en grenzen aan graslanden (25%), akkers (25%), onverharde wegen (25%) en één verharde weg (25%). Het grootste deel van de singels is eigendom van Staatsbosbeheer.

Het deelgebied nabij Ospeldijk grenst aan het Natura 2000 gebied de Groote Peel. Het broedbiotoop bestaat hier

uit 4-6 m breed en maximaal 4 m hoog struweel in de bermen van onverharde wegen. Opgaande bomen ontbreken. In het struweel domineren Braam, Ratelpopulier *Populus tremula*, Vlier en Wilg *Salix sp.* Ook hier zijn struwelen overwegend in eigendom van Staatsbosbeheer. Om de drie tot vijf jaar wordt het struweel gefaseerd afgezet. De omgeving bestaat voornamelijk uit extensief beheerd weidevogelgrasland, deels door runderen begraaasd en deels in gebruik als hooiland.

WERKWIJZE

Vanaf de aankomst van de eerste Spotvogels (begin mei) werden beide deelgebieden wekelijks bezocht. Locaties van zangposten werden in een GPS opgeslagen, zodat een goed beeld werd verkregen van de verspreiding van territoria. Begin juni werd gestart met het systematisch zoeken van nesten, beginnend op de plekken met de meeste territoria. Het zoeken geschiedde volgens de handleiding voor nestonderzoek (Bijlsma 2011), waarbij het belang van de vogel voorop stond. Zo werd, om sterke afkoeling van eieren of jongen te voorkomen, alleen met goed weer en vanaf twee uur na zonsopgang naar nesten gezocht. Nesten werden meestal gevonden door in territoriumhoudende struwelen vanaf een zo laag mogelijk standpunt naar boven, tegen het licht in te kijken. De donkere nestjes staken dan vaak af tegen de lichte achtergrond. Vaak bleek het nest zich in de hoogste

struik van een langgerekt struweel te bevinden, daar werd het zoeken dan ook gestart. De “*dideroid*”-roep vormde ook een goede aanwijzing voor een nest. Tijdens elk bezoek werden locaties van gevonden nesten vastgelegd met een GPS en zaken zoals soort neststruik, nesthoogte, legselgrootte, broedstadium en biometrie van de jongen genoteerd. Alle neststruiken werden onopvallend gemarkeerd met een stukje rode of witte tape op een afstand van ca. 3 m van het nest, omdat zelfs bij gebruik van een GPS de nesten toch lastig waren terug te vinden. Alle potentiële broedplekken werden vóór 1 juli minstens eenmaal afgezocht. Vanaf 1 juli werden beide deelgebieden voor de tweede maal uitgekamd. Alle nestbezoeken werden zo kort mogelijk gehouden. Elk jaar werd 220-250 uur aan veldwerk besteed.

Veldnotities werden thuis overgezet op een papieren nestkaart van het Sovon nestkaartenproject (www.sovon.nl/nestkaart). Aan de hand van het stadium in de broedcyclus werden vervolgb bezoeken ingepland, onder andere om de jongen op de juiste leeftijd (5-8 dagen) te kunnen ringen. Nadat een broedsel was uitgevlogen of mislukt werden de data overgezet op de digitale nestkaart. Elk gevonden nest werd minstens twee en gemiddeld vier keer bezocht om voldoende gegevens te verkrijgen voor de berekening van het broedsucces (aantal uitgevlogen jongen als percentage van het aantal gelegde eieren) volgens de Mayfield methode (Beintema 1992). Doordat Mayfield rekent met dagelijkse overlevingskansen wordt de overschatting van het broedsucces vermeden die op de loer ligt, doordat de meeste nesten niet bij het leggen van het eerste ei worden gevonden maar pas later, en een deel dus al mislukt voordat de waarnermer ze heeft kunnen vinden. De bepaling van het broedsuc-

ces (Mayfield en ‘klassiek’) werd uitgevoerd met de hiervoor ontwikkelde *tool* in het nestkaartprogramma (Nienhuis *et al.* 2014). De leeftijd van de jongen werd bepaald aan de hand van hun biometrie (van Noorden 2007).

In 2012 en 2014 werd bij een nest met respectievelijk drie en vier jongen een videocamera (Sony Handycam HDR-SR10E) met ingebouwde harde schijf (40 GB) geplaatst. Hiermee kon ruim 5 uur continu (full HD) worden gefilmd. De vogels werden aan de camera gewend door in de broedfase op ca. 10 m van het nest een namaakcamera te plaatsen. Deze werd elke twee dagen dicht bij het nest geplaatst, tot een uiteindelijke afstand van ongeveer 1 m. Beide broedsels vlogen uit. Verdeeld over vijf dagen in 2012 en drie in 2014 werd bijna 30 uur aan beeldmateriaal geschoten. De opnames werden gestart tussen 8:15 u en 11:45 u, alleen op 24 juni 2014 werd om 17:00 u begonnen en tot na zonsondergang doorgefilmd. De beelden werden naderhand bekeken, waarbij voederfrequentie, voedsel en gedrag werden genoteerd. Bij het nest van 2012 was het vrouwtje geringd, zodat de taakverdeling tussen man en vrouw kon worden onderzocht.

RESULTATEN

Territoriumdichtheden

Bij bewoners van lijnvormige structuren zoals singels en struwelen langs wegen, is het bepalen van een dichtheid op gebiedsniveau niet zo relevant, omdat die dichtheid sterk bepaald wordt door het aanbod aan geschikte landschapselementen binnen het gebied. Een relevantere maat is de dichtheid per kilometer geschikt landschapselement. Het

Tabel 1. Aantal onderzochte nesten en nestsucces van Spotvogels in de jaren 2002-2014. *Number of examined nests and nest success of Icterine Warblers in 2002-2014.*

jaar	gevonden nesten	vanaf eifase	gem. legdatum	nestsucces klassiek %	N	nestsucces Mayfield %	N	nestdagen	dagelijkse overleving
<i>year</i>	<i>nests found</i>	<i>from egg phase</i>	<i>mean laying date</i>	<i>classic nest succes %</i>	<i>N</i>	<i>Mayfield nest succes %</i>	<i>N</i>	<i>nest days</i>	<i>daily survival</i>
2002	10	10		60.0	10	27.8	10	99	0.959
2003	43	32		53.3	30	28.9	30	357	0.960
2004	52	43	9 juni	66.7	42	47.0	42	583	0.975
2005	46	34	6 juni	44.8	29	24.9	32	365	0.956
2006	49	33	8 juni	45.9	37	28.4	34	478	0.960
2007	44	38	8 juni	81.6	38	67.5	37	557	0.987
2008	55	43	7 juni	62.8	43	48.7	43	698	0.977
2009	79	61	4 juni	58.1	62	34.6	60	773	0.966
2010	60	47	5 juni	55.3	47	33.1	47	600	0.965
2011	63	52	4 juni	60.9	51	45.1	51	790	0.974
2012	65	56	8 juni	59.0	61	38.9	53	634	0.970
2013	74	58	10 juni	52.6	57	27.7	56	666	0.959
2014	58	40	11 juni	63.4	41	46.0	40	607	0.975
alle jaren <i>all years</i>	698	547	8 juni	58.9	548	38.5	535	7207	0.969

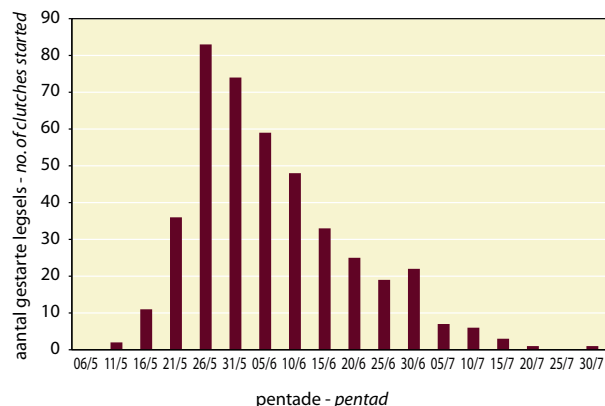
Tabel 2. Territoriumdichtheden van Spotvogels in de twee studiegebieden. *Territory densities in the two study areas.*

studiegebied	lengte beste singel (km)	territoria per km singel	nesten per km singel	gem. aantal nesten per territorium
site	length of best hedgerow (km)	territories per km hedgerow	nests per km hedgerow	mean no. of nests per territory
		min – max	min – max	
Ysselsteyn	2.0	6.50 – 9.50	4.50 – 14.50	1.14
Ospeldijk	2.3	3.54 – 10.18	3.98 – 12.39	1.00

aantal territoria in de beste singels schommelde tussen 3.5 en 10.5 per km (tabel 2). De nestdichtheid inclusief vervolgnesten lag tussen 4.0 en 14.5 per km. Per territorium werd gemiddeld 1.1 (Ysselsteyn) en 1.0 (Ospeldijk) nest gevonden.

Nestplaats en -hoogte

In totaal werden 698 nesten gevonden, waarvan 547 met minimaal één ei. De overige nesten waren al verlaten of gepreedeerd voordat ze werden gevonden. Na twee seizoenen was het zoekbeeld goed ontwikkeld en schommelde het aantal gevonden nesten per jaar tussen 46 en 79 (tabel 1). Spotvogels bouwden hun nesten voornamelijk in struweel in singels, wegbermen, erfbeplantingen en struweelranden langs bos. Daarbij was van belang dat de kroonlaag van opgaande bomen niet is gesloten. Bij te veel schaduw wordt de struweellaag te ijl, waardoor er voor nesten te weinig dekking is. De gemiddelde nesthoogte bedroeg 1.1 m (N=642; SD=0.39), met een minimum van 0.3 m (N=8) en een maximum van 3.6 m (N=1). Het overgrote deel van de nesten bevond zich in Braam (71%), op afstand gevolgd door Vlier (9%) en jonge Zomereiken (5%). Jonge loofbomen zoals Wilg, Amerikaanse Vogelkers *Prunus serotina*, Ratelpopulier, Spokehout *Rhamnus frangula* en Spaanse Aak *Acer campestre* tot ca. 2 m hoogte namen gezamenlijk 9% voor hun rekening. De doornstruiken Meidoorn *Crataegus sp.* en Sleedoorn *Prunus spinosa* hadden elk een aandeel van ruim 1%. Het aanbod aan bomen en struiken is niet gekwantificeerd, maar naar schatting was het aandeel van de voornaamste neststruiken (Braam en Vlier) ca. 20-50%.

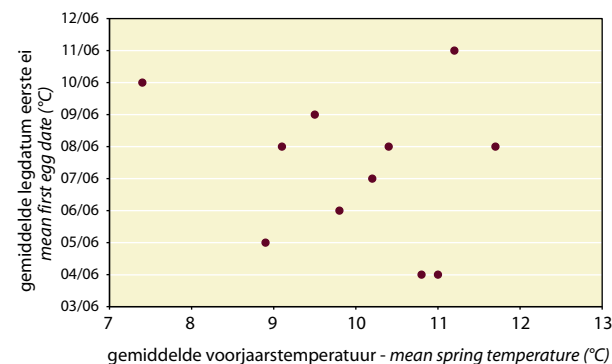


Figuur 1. Legbegin bij de Spotvogel per pentade volgend op de aangegeven datum in 430 nesten in 2002-2014. *Onset of egg laying per pentade following the given date in 430 Icterine Warbler nests in 2002-2014.*

Eileg en broeden

Spotvogels kwamen tussen eind april en begin mei op de broedlocaties aan, waarna al vrij snel met de broedcyclus werd aangevangen. Eind mei was het broedbestand vrijwel compleet. De vroegst vastgestelde datum van eerste eileg was 12 mei (N=1). Dit betekent dat paarvorming en nestbouw in ca. 14 dagen kunnen zijn afgerond. Inclusief vervollegsels was de gemiddelde legdatum van eerste eieren ('legdatum') 8 juni (N=430). Spotvogels kunnen zich nog de gehele maand mei vestigen. Als daarmee rekening wordt gehouden, inclusief 14 dagen voor paarvorming en nestbouw, geven legdatums tot en met 14 juni een zuiverder beeld van het aanvangstijdstip van eerste broedsels. In dat geval viel de gemiddelde legdatum op 1 juni (N=313). De eileg startte vrij abrupt en bereikte tussen 26 en 30 mei een hoogtepunt, om daarna geleidelijk af te nemen tot begin juli (figuur 1). Daarna zakte het aantal paren dat nog met een broedsel begon drastisch in. Het laatste legsel werd gestart op 30 juli.

Een verband tussen de gemiddelde voorjaarstemperatuur (1 maart - 31 mei) en de gemiddelde legdatum leek er in de periode 2004-2014 niet te zijn (figuur 2). Alleen in het zeer koude voorjaar van 2013 was de gemiddelde legdatum laat (10 juni). Vreemd genoeg viel deze in het vrij warme voorjaar van 2014 nog een dag later. Voor vroeg broedende soorten (bijvoorbeeld Vink *Fringilla coelebs*) is de mate waarin struiken in het blad zitten mede bepalend voor de datum van eerste eileg. Bij de laat arriverende Spotvogel is dit minder



Figuur 2. De gemiddelde datum van eerste eileg in relatie tot de gemiddelde voorjaarstemperatuur (1 maart - 31 mei) in De Bilt in 2004-2014. Het verband is niet significant ($F_{1,9}=0.38$, $P=0.55$). *Relationship between average date of first egg laying and average spring temperature (1 March - 31 May) in the period 2004-2014.*



Pepijn Kamminga, Naturalis Biodiversity Center, Leiden

Een vierlegsel van Spotvogel, volgens het label verzameld op 5 mei 1868 te Leiden (collectie Naturalis, Leiden). A four egg clutch allegedly collected on 5 May 1868 in Leiden (collection Naturalis Leiden).

duidelijk. Mogelijk hebben omstandigheden tijdens de voorjaars trek meer invloed op de legdatum.

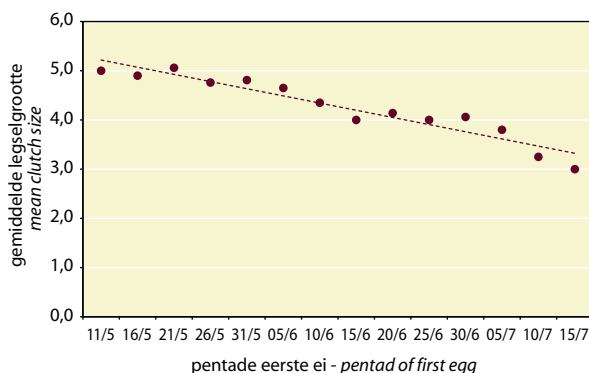
Spotvogels leggen elke dag één ei. Geen enkele keer werd een langer of korter interval vastgesteld ($N=6$). Van de 422 nesten waarvan de legselgrootte kon worden bepaald, bevatte 1.6% twee, 6% drie, 32% vier, 59% vijf en 1.6% zes eieren (gemiddelde: 4.53). In de loop van het seizoen nam de gemiddelde legselgrootte af (figuur 3). In zowel de periode waarin overwegend eerste legsels aanwezig waren (tot 15 juni) als die van de vervollegsels (vanaf 15 juni) lijkt daarbij een patroon zichtbaar dat de legselgroottes in de eerste twee tot drie weken vrijwel constant waren maar daarna begonnen te dalen. De gemiddelde grootte van legsels uit de eerste periode was 4.75 eieren ($N=247$), bij legsels gestart vanaf 15 juni was dit 3.94 ($N=94$).

Er zijn aanwijzingen dat het bebroeden van de eieren begon vanaf het leggen van het voorlaatste ei. In 14 gevallen werd een broedende vogel op een incompleet legsel vastgesteld. Op vele honderden broedsels lijkt dit weinig, maar de kans om dit te constateren is klein. Zo moet er binnen de eilegperiode (5 dagen) en in de broedfase een bezoek aan het nest worden gebracht. In de praktijk gebeurde dit niet

vaak. Bovendien kon de broedende vogel het nest al hebben verlaten voordat er in kon worden gekeken. In de literatuur wordt melding gemaakt van broeden vanaf het derde ei (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991). Gerekend vanaf de legdatum van het laatste ei varieerde de broedduur tussen 12 en 14 dagen. In 23 nesten waarin de broedduur nauwkeurig kon worden bepaald bedroeg deze 12 (61%), 13 (30%) of 14 dagen (9%).

Spotvogels produceren doorgaans één legsel (Hölzinger 1999, Mildenerberger 1984, Paulussen 1950). Als het eerste legsel mislukt worden echter geregeld vervollegsels geproduceerd. Vrijwel altijd kon een vervollegsel worden gelinkt aan een eerder mislukt nest in de buurt. Zelfs nesten die enkele dagen voor het uitvliegen van de jongen mislukten konden worden vervolgd. Dat gebeurde uitsluitend bij legsels die vóór 1 juni waren gestart. Het vervolgnest werd soms op 1 m van het mislukte nest aangetroffen, maar werd meestal op grotere afstand hiervan gebouwd (10-50 m). Eén en ander is waarschijnlijk vooral afhankelijk van het aanbod aan geschikte nestlocaties.

Naast vervollegsels na het mislukken van een broedsel worden er in de broedbiologie tweede, derde, enz. broedsels



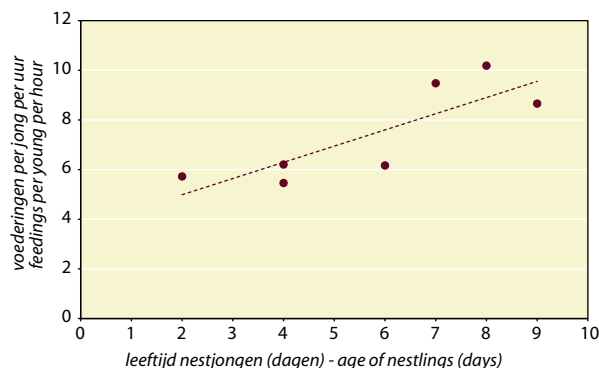
Figuur 3. Verloop van de gemiddelde legselgrootte per pentade volgens de aangegeven datum in 2002-2014. Het verband tussen legselgrootte en legdatum (dagnummer) is $y = 9.26 - 0.03x$ ($F_{1,339}=166$, $P<0.001$). Average clutch size per pentad following the given date in 2002-2014.

na een geslaagd eerste broedsel onderscheiden. Er werden twee aanwijzingen voor zo'n tweede broedsel verkregen, toevallig beide in 2014. Het eerste geval betrof een nest waarin het eerste ei op 31 mei werd gelegd en op 29 juni vijf jongen uitvlogen. Het mannetje werd op 27 juni bij het nest geringd. Op ca. 80 m van dit nest werd op 13 juli een vierlegsel gevonden (gestart op 6 juli), waarbij hetzelfde mannetje werd teruggevangen. Alle vier de jongen van dit nest vlogen uit. Het tweede geval betrof een vijflegsel (eerste ei 27 mei), waaruit vier jongen succesvol uitvlogen. Beide ouders werden geringd. Op 6 m van het eerste nest werd vervolgens een vierlegsel gevonden (eerste ei 10 juli), waarbij hetzelfde wijfje werd teruggevangen. Van dit nest vlogen drie jongen succesvol uit.

Jongenfase

Na het uitkomen van de eieren worden de jongen door het wijfje bebroed. Op basis van camerabeelden is berekend hoeveel tijd hiermee gemoeid is. In een periode van vier uur (tussen 10:10 u en 14:04 u) werden twee dagen oude jongen gedurende 69% van de tijd bebroed. Bij leeftijden van 4, 6 en 8 dagen was dat respectievelijk 57%, 22% en 15% van de tijd. Vanaf hun negende dag werden de jongen overdag niet meer bebroed, tenzij het regende – dan werden de jongen vrijwel constant warm en droog gehouden. Tot aan het uitvliegen blijft het wijfje 's nachts op de jongen zitten. In 16 gevallen waarbij de verblijfsduur van de jongen in het nest bepaald kon worden, bedroeg deze 12 (38%), 13 (50%) of 14 (12%) dagen.

Beide ouders voerden de jongen. In de eerste dagen nam het mannetje het grootste deel van de prooiaanvoer voor zijn rekening, waarbij hij meestal de prooi aan het vrouwtje gaf, dat vervolgens de jongen voerde. Een enkele keer at het vrouwtje de prooi zelf op. De gemiddelde voederfrequentie bij het nest met drie jongen (leeftijd 2-12 dagen) bedroeg één voeding per 2.8 minuten en bij het nest met vier jongen één voeding per 2.2 minuten. Wanneer deze



Figuur 4. Voederfrequentie per jong per uur als functie van de leeftijd van nestjongen. De lijn die het verband weergeeft is $y = 3.68 + 0.653x$ ($F_{1,5}=11.0$, $P=0.02$). Feeding frequency per nestling per hour as a function of nestling age.

gegevens worden geëxtrapoleerd naar totale daglengte en totale verblijfsduur van de jongen in het nest (12 dagen), lag het aantal voederings per jong tussen 1482 (vier jongen) en 1560 (drie jongen). Daarbij is aangenomen dat voederings bij zonsopgang beginnen en bij zonsondergang stoppen. Er is één waarneming van het tijdstip van laatste voeding: 29 minuten vóór zonsondergang. Met het ouder worden van de jongen nam het aantal voederings toe, mede doordat het wijfje de jongen minder bebroedde en dus meer tijd had om voedsel aan te dragen. Bij 2 dagen oude jongen bedroeg het aantal voederings per jong per uur 5.5, bij 8 dagen was dit bijna verdubbeld tot 10.2 (figuur 4).

Het voederen ging erg snel. De gemiddelde duur bedroeg 5.7 seconden ($SD=2.7$, spreiding 122 sec, $N=134$). Bij een lange voeding werd het nest goed geïnspecteerd en eventuele prooiresten, blaadjes e.d. verwijderd. Bovendien werd dan vaak een poeppakketje aangenomen. Vlak voor het voeren riepen de oudervogels stevast één of meerdere keren een kort "tette djuu". De jongen reageerden hier echter niet op. Sperren deden ze pas als ze de beweging van de naderende ouders voelden (trillingen van neststruik) of hen zagen aankomen. Vanaf dag 4 brachten de jongen tijdens het sperren een zacht gepiep voort. Vanaf dag 12 produceerden ze een aflopende bedelroep: "dedderèdè". Deze roep werd ook na uitvliegen nog geregeld gebruikt om het contact met de ouders te onderhouden.

Tot een leeftijd van 2 dagen werden alle geproduceerde poepjes door de oudervogels opgegeten. Bij een leeftijd van 4 dagen werd nog 66% doorgeslikt, bij 7 dagen was dit gezakt tot 14%. Vanaf dag 8 werden alle poeppakketjes afgevoerd. Gemiddeld werd per jong om de 5.7 (vier jongen in nest) tot 6.2 voederings (drie jongen in nest) een poepje aangeboden. Er leek een verband te zijn tussen de leeftijd van de jongen en het aantal voederings tussen poeppakketjes, met een toename tot een maximum rond dag 7 en een afvlakking daarna (figuur 5).

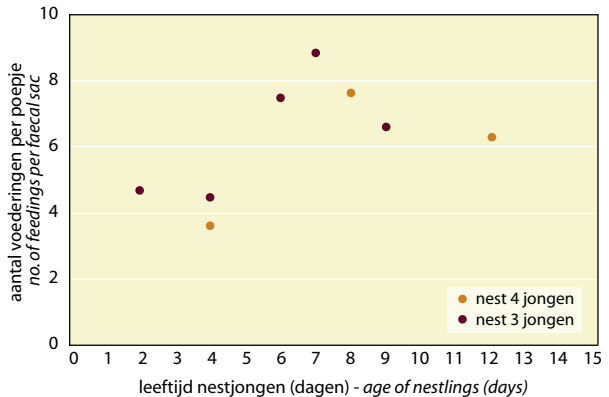
Dieet

Aan de hand van de videobeelden is getracht inzicht te krijgen in het dieet van de nestjongen. Op jonge leeftijd waren de meeste prooien te klein om te kunnen worden herkend. Bij jongen van 2-4 dagen oud kon slechts 11% van de prooien tot op orde of familie worden gedetermineerd. Bij 8 dagen oude jongen liep dit op tot 39%. Meestal verliepen de voederings zo snel dat zelfs bij vertraagd afspelen de aangedragen prooien moeilijk herkenbaar waren. Ook kwam het vaak voor dat prooien niet goed zichtbaar waren, bijvoorbeeld doordat oudervogels met de rug naar de camera zaten. Ook werden vaak meerdere prooien tegelijk aangevoerd, wat het onderscheiden van individuele prooien verder bemoeilijkte. Na acht draaidagen waren uiteindelijk de op 20 juni 2014 geschoten beelden het best: hierop konden bij 209 voederbeurten 82 prooien worden herkend. De jongen in het betreffende nest waren 8 dagen oud. De meest aangeboden prooien betroffen actief vliegende insecten. Opvallend was het grote aandeel tweevleugeligen (*Diptera*) (95%). Hieronder domineerden de vliegen (*Brachycera*) (91%), en binnen deze groep waren zweefvliegen (*Syrphidae*) (15%) het meest talrijk (tabel 3). Naast de in tabel 3 genoemde prooien werden eenmalig mier (*Formicidae*), sluipwesp (*Ichneumonidae*), gaasvlieg (*Chrysopidae*) en naaktslak (*Pulmonata*) als prooi herkend. Anders dan bij veel andere zangvogels leken spinnen en rupsen niet belangrijk te zijn.

Broedsucces en verliesoorzaken

Berekend volgens Mayfield was het broedsucces gemiddeld 38.5% (N=535 nesten). Het broedsucces fluctueerde tussen jaren (SD=12.0%, N=12). Het beste jaar was 2007 met 67.5%, het slechtste 2005 met 24.9% (tabel 1). Over het gehele broedseizoen gerekend vlogen gemiddeld 3.87 jongen per succesvol nest uit (SD=1.04, N=321 nesten). Bij eerste legsels (legdatum vóór 15 juni) en vervolglegsels was dit respectievelijk 4.05 (SD=1.05, N=213) en 3.56 (SD=0.89, N=80) jongen per succesvol nest. Het Mayfield broedsucces was 1.47 jongen per gestart legsel (SD=0.47, N=535) en het 'klassiek' berekende broedsucces 2.02 jongen per gestart legsel (SD=2.07, N=490). Uit 321 succesvolle legsels vlogen in 10% van de gevallen twee, in 19% drie, 37% vier, 31% vijf, en in 0.6% (twee nesten) zes jongen uit.

Van 244 mislukte broedsels ging 35% verloren in de eifase en 29% in de jongenfase; bij 36% kon het moment van mislukken niet worden achterhaald. De overgrote meerderheid van mislukte nesten is vermoedelijk gepredeerd. In twee derde van de gepredeerde nesten werd het nest leeg, maar verder ongeschonden aangetroffen. Er zijn nooit eischalen of resten van eieren gevonden in gepredeerde nesten, zodat eieren vermoedelijk in hun geheel werden meegenomen of doorgeslikt. Vernielde nesten werden het meest gevonden in het eistadium. Deze vernielingen hoeven echter niet tijdens de predatie te zijn aangebracht. Meerdere malen werd



Figuur 5. Aantal voederings per uitwerpselzakje per jong als functie van de leeftijd van nestjongen bij twee nesten met camera. *Number of feedings per faecal sac per nestling as a function of nestling age in two nests with camera.*

vastgesteld dat Spotvogels het materiaal van een mislukt nest hergebruikten voor een vervolgnest.

Over de aard van de predatoren is vrijwel niets bekend, maar vermoedelijk gaat het vooral om vogels. Zij lijken beter dan grondpredatoren in staat om zonder vernielingen het nest leeg te halen (Major 1991). Voor grondpredatoren zijn de nesten moeilijker bereikbaar. Bij enkele nesten op lage hoogte (30 cm) waren vermoedelijk muizen de predatoren. In die gevallen werd het nest niet in één keer leeggemaakt, maar verdween elke dag één ei. Mogelijk vanwege het risico op grondpredatoren mijden Spotvogels dichte braamstruwelen, die meer houvast bieden aan klimmende predatoren. Zo werden in dichte struwelen waarin zich nesten van Dwergmuizen *Micromys minutus* bevonden geen spotvogelnesten aangetroffen. Zonder direct bewijs (onder andere door camerabeelden) blijft het evenwel een hachelijke zaak om op basis van (vraat)sporen uitspraken te doen over de aard van de predator (R. Bijlsma).

In 9% van de mislukte nesten werd het legsel verlaten, in één geval nadat het minstens 21 dagen was bebroed en waarschijnlijk dus onvruchtbaar was. In nog eens 9% van de gevallen werden de jongen dood maar onbeschadigd aan-

Tabel 3. Aangevoerde prooien bij een spotvogelnest met vier jongen van 8 dagen oud tussen 10:14 u en 15:05 u. *Number of prey items supplied to a nest with four nestlings of 8 days old between 10:14 and 15:05 h.*

prooigroep prey type	aantal number	%
geleedpotigen sp. arthropods (<i>Arthropoda</i> sp.)	2	2.0
libellen dragonflies (<i>Zygoptera</i>)	1	1.0
nachtvlinders moths (<i>Heterocera</i>)	1	1.0
tweevleugeligen dipterans (<i>Diptera</i>)	97	95.1
waarvan of which		
langpootmuggen crane flies (<i>Tipulidae</i>)	4	4.0
vliegen flies (<i>Brachycera</i>)	78	76.5
zweefvliegen hoverflies (<i>Syrphidae</i>)	15	14.7

getroffen, steeds bij een leeftijd groter dan 5-6 dagen. In zeven van die gevallen had het in de dagen voor de vondst van de dode jongen stevig en langdurig geregend (60-80 mm in 3 dagen). Vermoedelijk zijn deze jongen omgekomen door een combinatie van onderkoeling en voedselgebrek. Ze zijn op die leeftijd te groot om volledig door het wijfje te worden afgedekt. Drie nesten mislukten als gevolg van menselijke activiteiten: ze werden vernield bij het maaien van schouwpaden langs sloten.

DISCUSSIE

Dichtheden

In de literatuur opgegeven broeddichtheden van Spotvogels in goede gebieden variëren tussen 10 en 150 paren/km² (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991). Dit is vaak gebaseerd op kleine gebieden met hoge dichtheden (b.v. zeven territoria in een parkje van 5,8 ha), wat vergelijking met de onderhavige studie lastig maakt. Ik vond maar twee opgaven van een dichtheid per strekkende kilometer landschapselement: 8,9 en 3,5 paren/km in respectievelijk Wesel (D) en Halle (D). Deze opgaven vallen binnen de spreiding van 3,5-10,2 territoria/km in de Peel.

Nestlocatie en -hoogte

De in dit onderzoek aangetroffen broedlocaties sluiten aan bij die in studies in Rheinland (Mildenberger 1984) en Vlaanderen (Paulussen 1950). Beide auteurs vonden eveneens een voorkeur voor nestelen in Braam (resp. 33% en 61%) en jonge loofbomen (resp. 19% en 20%). Verder zuidelijk in Zwitserland en Bourgondië was dit met aandelen van resp. 17% en 63% doornstruweel eveneens het geval. In de omgeving van Kaliningrad (Rusland) domineerden echter Grove Den *Pinus sylvestris* en Berk (Payevsky 1987).

Nesthoogten in Rheinland en Vlaanderen (respectievelijk 78% en 74% op 1-2 m hoogte) sluiten eveneens aan bij die in de Peel. Een Poolse studie komt gemiddeld op 2 m (0,4-8,0 m) (Maliczak 2005). Nestbouw op grotere hoogte komt ook voor. Zo bouwde een Spotvogel in de Donaudelta een nest op ca. 15 m hoogte, waarbij nestmateriaal werd betrokken van een oud wielewalennest (M. Feenstra). Mogelijk zijn hogere nesten in studies wat ondervertegenwoordigd, doordat ze moeilijker zijn te vinden.

Eerste eileg en legselgrootte

De in de Peel gevonden gemiddelde legdatums, en het verloop van het aantal gestarte legsels over het seizoen (figuur 1), sluiten aan bij de literatuur (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991). Net als in de Peel valt in Turnhout, Halle en Poznan het hoogtepunt van de eerste eileg in de eerste decade van juni. In zuidelijker gebieden (Zwitserland en Bourgondië) valt het een decade eerder, terwijl noordelijker en oostelijker

(Finland, Noordwest-Rusland) het hoogtepunt in de tweede junidecade ligt. In de collectie van Naturalis bevinden zich twee extreem vroege vierlegsels, die verzameld zouden zijn op 5 mei 1868 (Leiden) en 3 mei 1940 (Den Haag) (zie foto). Dit zijn datums waarop de meeste Spotvogels nog in Nederland moeten aankomen. In een reeks van eerste aankomst-datums tussen 1947 en 1966 in Baden-Württemberg waren geen veranderingen te bespeuren en was de gemiddelde datum 2 mei (Hölzinger 1999). Een analyse van Poolse nestkaarten uit 1969-2002 leverde ook geen veranderingen op in de timing van de start van eerste legsels (Maliczak 2005). Al kan niet helemaal worden uitgesloten dat na 1940 een verlating van aankomst en eileg heeft plaatsgevonden, het lijkt waarschijnlijker dat de twee extreem vroege legsels in de collectie van Naturalis van foutieve datumopgaven zijn voorzien.

Binnen Europa varieert de gemiddelde legselgrootte over het gehele seizoen tussen 4,1 en 5,0 eieren per nest (Cramp 1992). Deze studie zit daar met 4,5 eieren tussenin. De verdeling van legselgroottes in broedgebieden elders in Noordwest-Europa is ook vergelijkbaar met deze studie. Vijflegsels zijn het meest talrijk, gevolgd door vierlegsels (Mildenberger 1984, Paulussen 1950). Kleinere en grotere legsels zijn uitzonderingen (<7%).

Na het uitvliegen van het eerste legsel blijkt de overgrote meerderheid van de paren met de broedcyclus te stoppen. Vervolglegsels na mislukking van eerste legsels komen vaker voor. Er is één geval bekend van een paar dat tot drie keer toe een broedpoging deed, alvorens er de brui aan te geven (F. Hustings). Hoewel Glutz von Blotzheim & Bauer (1991) vermoeden dat twee succesvolle legsels wellicht vaker voorkomen, is hierover in de literatuur nauwelijks iets bekend. Naast de twee vermoedelijke gevallen uit dit onderzoek is één geval bekend uit Polen (Maliczak & Kuzniak 2004).

Verzorging van jongen

Volgens Hellmich (1990) bedraagt het totale aantal voederingsacties per uitgevlogen jong 1677 (gemiddeld om de 8,3 min een voeding per jong). Dit is van dezelfde ordegrrootte als berekend in deze studie (1482 en 1560). Ook Hellmich (1990) vond een toenemende voederingsfrequentie bij het ouder worden van de jongen.

Uitwerpselpakketjes worden door oudervogels verwijderd omwille van hygiëne en beperking van predatierisico. Een ophoping van fecaliën in het nest is ongewenst, omdat het een bron van pathogenen (bacteriën, parasieten e.d.) is. De geur van uitwerpselen en opvallende witte spetters kunnen het nest beter detecteerbaar maken voor predatoren (Ibáñez-Álamo *et al.* 2013). Over de vraag waarom pakketjes de ene keer worden afgevoerd en de andere keer worden opgegeven bestaan drie hypothesen (Hurd *et al.* 1991). De 'energiehypothese' veronderstelt dat de spijsvertering van nestjongen nog niet optimaal is. Hierdoor zouden de uitwerpselen op



Boena van Noorden

Spotvogel met een zweefvlieg als prooi, Ysselsteyn 20 juni 2014. *Icterine Warbler with prey (hoverfly), near Ysselsteyn.*

jonge leeftijd nog veel voedingsstoffen bevatten, waardoor het voor de ouders zinvol is om deze te consumeren in plaats van af te voeren. De tweede hypothese is dat het uit kostenoverwegingen voordeliger is om de pakketjes op te eten in plaats van er mee weg te vliegen, hetgeen extra energie kost. De derde hypothese is beperking van het predatierisico: door de pakketjes op te eten hoeven er minder vliegbewegingen van en naar het nest te worden gemaakt, die predatoren kunnen attenderen op een nest. Onderzoek waarin deze hypothesen zijn getoetst sluit tot dusver geen van drieën uit (Hurd *et al.* 1991, Ibáñez-Álamo *et al.* 2013, McGowan 1995). Twee studies aan vijf soorten Amerikaanse zangvogels laten een afname van het aantal geconsumeerde uitwerpselpakketjes zien bij oplopende leeftijd van de nestjongen (Hurd *et al.* 1991, McGowan 1995). Dit is ook in deze studie vastgesteld en ondersteunt de energiehypothese.

Door het ontbreken van video-opnamen gemaakt in de vroege ochtend is de tijd die besteed wordt aan het bebroeden van jongen (69%) in mijn studie mogelijk onderschat. In de vroege ochtenduren (tot ca. 10:00 u) kan het vrouwtje tot en met dag 4 tot 95% van de tijd de jongen bebroeden (Hellmich 1990). Later op de dag neemt dit sterk af en komen de waarden van Hellmich meer overeen met mijn studie. Vanaf dag 8-9 worden de jongen overdag nog nauwelijks opgewarmd, behalve als het regent. De noodzaak om vooral

kleine jongen bij regen of kou warm te houden biedt steun voor zowel de kostenhypothese als de predatiehypothese: als het vrouwtje de uitwerpselpakketjes op het nest consumeert kan ze direct aansluitend op de jongen gaan zitten. Zo bespaart ze een vlucht van het nest om het pakketje te dropen en vervolgens een vlucht naar het nest om haar jongen te bebroeden. De afname van het aantal geconsumeerde pakketjes met toenemende leeftijd van nestjongen kan dan verklaard worden uit een verminderde noodzaak om die jongen warm te houden (Hurd *et al.* 1991). Oudere jongen zijn immers minder gevoelig voor warmteverlies doordat het verenpak beter is ontwikkeld.

Dieet

Het geringe aandeel rupsen in het dieet van de jonge Spotvogels correspondeert met wat bekend is uit de literatuur (o.a. Cramp 1992, Glutz von Blotzheim & Bauer 1991, Hellmich 1990). Waarschijnlijk heeft dit te maken met het late tijdstip in het seizoen waarop de soort broedt. De rupsenpieken zijn dan voorbij en het aanbod aan imago's is groot. Het aandeel van vliegen en muggen (*Diptera*) varieert in de literatuur tussen 31% en 68%. Een aandeel van 95% zoals gevonden in deze studie torent daar hoog boven uit. Dit heeft mogelijk te maken met de in ruimte en tijd beperkte steekproef: de meeste gegevens zijn verzameld op één dag. Voor het ove-

rige lijken Spotvogels weinig kieskeurig te foerageren op prooien die op enig moment het meest beschikbaar of met de minste inspanning te bemachtigen zijn. De Spotvogel is de 'vliegenvanger' onder de rietzangers, tot welke familie de soort behoort. Dit blijkt uit de brede snavelbasis en de relatief lange snorharen, die gebruikt worden voor het vangen en manipuleren van vliegende insecten (Leisler & Schulze-Hagen 2011). Bij een stijging van de gemiddelde voorjaars-temperatuur lijkt de kans dat de soort in de problemen komt door het missen van de rupsenpiek dan ook niet zo groot. Of dit ook betekent dat de Spotvogel minder gevoelig is voor klimaatverandering zal moeten blijken.

Broedsucces

Gegevens over het broedsucces van Spotvogels zijn schaars, en dat geldt helemaal voor Mayfield-schattingen. Uit Bourgondië, een gebied waar de soort aan het verdwijnen is, is als gevolg van predatie een Mayfield-succes van slechts 16% bekend (Faivre & Ferry 1989). Dit betrof een vergelijkende studie tussen Spotvogels en Orpheusspotvogels *Hippolais polyglotta* in hetzelfde gebied, waarbij de predatie van nesten van eerstgenoemde soort vele malen hoger was dan van laatstgenoemde. Een verklaring hiervoor kon niet worden gegeven. In Kaliningrad werd in 1957-1983 een Mayfield broedsucces van 59.7% gevonden (Payevsky 1987). Gnielka (1975) rapporteerde een broedsucces van 53.3%. Beide zijn aanzienlijk hoger dan de 38.5% uit deze studie. Verder zijn er nog uitvlieggemiddelden per gestart broedsel bekend van 1.55 (Bourgondië), 2.85 (Halle) en 2.83 jongen (Rheinland) (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991). Het resultaat van deze studie ligt daar met 2.02 tussen in.

Bij gebrek aan literatuurgegevens over het Mayfield-broedsucces van de Spotvogel is dit vergeleken met het broedsucces van andere zomerzangvogels met open nesten in Nederland, berekend aan de hand van gegevens in de nestkaartendatabase van Sovon Vogelonderzoek Nederland. Het Mayfield-broedsucces van de Spotvogel over de gehele onderzoeksperiode was 38.5%. In dezelfde periode bedroeg deze voor Bosrietzanger *Acrocephalus palustris*, Kleine Karekiet *A. scirpaceus*, Grasmus *Sylvia communis*, Tuinfluiter *S. borin* en Zwartkop *S. atricapilla* achtereenvolgens 56.4% (N=965 nestdagen), 51.1% (N=13 956), 50.0% (N=1557), 37.1% (N=3490) en 36.8% (N=2679) (J. Nienhuis, Sovon). Dit suggereert dat het broedsucces van de Spotvogel vergelijkbaar is met dat van Tuinfluiter en Zwartkop. Dit zijn soorten die het in tegenstelling tot de Spotvogel goed doen, wat een aanwijzing kan zijn dat het gevonden broedsucces in principe voldoende hoog is om de populatie op peil te houden. In het studiegebied zijn er dan ook vooralsnog geen duidelijke aanwijzingen voor een structurele afname. Dankzij het regelmatige beheer in het overgrote deel van het studiegebied blijft het broedhabitat optimaal, waardoor de dekking goed blijft en het predatierisico binnen de perken blijft.

Het geheel overziend zijn er enerzijds aanwijzingen dat het broedsucces in de Peel wellicht aan de lage kant is, anderzijds is dat broedsucces vergelijkbaar met zangvogels die, net als de onderzochte spotvogelpopulatie, geen achteruitgang laten zien. De constatering dat de populatie in het studiegebied op peil blijft wijst erop dat de afname van de Spotvogel elders in Limburg en Nederland te maken kan hebben met een afname van het aanbod aan geschikt broedbiotoop. Hierbij valt onder meer te denken aan het ouder worden van bossen en het verdwijnen van hakhout-beheer. Voorts zijn intensivering en schaalvergroting van het agrarisch landgebruik nog steeds gaande, waarin steeds minder plaats is voor (braam)struwelen tussen percelen of in bermen. Zo werd in 2014 aan de rand van het studiegebied door een boer in de gemeenteberm al het braamstruweel verwijderd, over een aanzienlijke lengte die goed was voor vier tot acht territoria. In 2015 werd hier geen enkel territorium meer vastgesteld. Overigens kan daar een positieve beheermaatregel van Staatsbosbeheer tegenover worden gezet. In 15 ruilverkavelingsbosjes tussen beide studiegebieden zijn medio jaren negentig de randen gekapt, waardoor zich een mantelvegetatie kon ontwikkelen waarin zich spoedig Spotvogels vestigden.

Zoals in de inleiding gememoreerd voltrekt maar een klein deel van de levenscyclus van de Spotvogel zich in Nederland. Negen maanden lang vertoeft de soort elders. Een eventuele verslechtering van de omstandigheden tijdens trek en overwintering kan natuurlijk eveneens bijdragen aan de afname. Van in de Sahel overwinterende zangvogels weten we eigenlijk niet meer dan het feit dat, naast de invloed van de mens (o.a. bouwen van stuwdammen, irrigatie, ontbossing en overbegrazing), ook de hoeveelheid neerslag van cruciaal belang is voor de overleving (Zwarts *et al.* 2009). Het is dus zaak om de blik ook naar Afrika te wenden om meer grip te krijgen op de fascinerende levenswandel van deze zangvogel.

DANKWOORD

Dank gaat uit naar de redactie van Limosa in het algemeen en naar Jules Bos en Fred Hustings in het bijzonder. Zonder hun opbouwende en scherpzinnige commentaar was deze bijdrage niet wat hij nu geworden is. Rob Bijlsma gaf per kerende e-mail antwoord op vragen over predatie en Jeroen Nienhuis berekende het Mayfield broedsucces van enkele zangvogels. Mr. Vladimir Payevsky, thank you for sending your paper and the translation in English. Staatsbosbeheer, de eigenaar van het studiegebied, wil ik hartelijk danken voor de toestemming om dit onderzoek in hun terrein uit te voeren. De drie boswachters Piet Zegers, Wim Cruisberg en Jap Smits zorgden er voor dat de benodigde vergunning steeds op tijd in mijn bezit was.

LITERATUUR

- Beintema A.J. 1992. Mayfield moet: oefeningen in het berekenen van uitkomstsucces. *Limosa* 65: 155-162.
- van Beusekom R., P. Huigen, F. Hustings, K. de Pater & J. Thissen 2005. Rode Lijst van de Nederlandse broedvogels. Tirion Uitgevers B.V., Baarn.
- Bijlsma R.G. 2011. De nestkaart: hoe, wat, waar, waarom (7e versie). Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Cramp S. (ed.) 1992. Birds of the Western Palearctic, Vol. VI. Oxford University Press, Oxford.
- Faivre B. & C. Ferry 1989. La régression du Grand Contrefaisant (*Hippolais icterina*) en Bourgogne. *Aves* 26: 153-166.
- Glutz von Blotzheim U.N. & K.M. Bauer 1991. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 12/I. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Gnielka R. 1975. Brutstatistik zweier populationen des Gelbspöters, *Hippolais icterina*. Mitteilungen der Interessengemeinschaft Avifauna der DDR 8: 91-101.
- Hallmann C.A., R.P.B. Foppen, C.A.M. van Turnhout, H. de Kroon & E. Jongejans 2014. Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature* 511: 341-343.
- Hellmich J. 1990. Fütterverhalten und Nestlingsnahrung des Gelbspöters (*Hippolais icterina*). *Ökologie der Vögel* 12: 159-174.
- Hölzinger J. 1999. Die Vögel Baden-Württembergs. Band 3.1. Ulmer, Stuttgart.
- Huntley B., R.E. Green, Y.C. Collingham & S.G. Willis 2007. A climatic atlas of European breeding birds. Durham University, The RSPB and Lynx Editions, Barcelona.
- Hurd P.L., P.J. Weatherhead & S.B. McRae 1991. Parental consumption of nestling feces: good food or sound economics. *Behavioral Ecology* 2: 69-76.
- Ibáñez-Álamo J.D., O. Sanllorente, L. Arco & M. Soler 2013. Does nest predation risk induce parent birds to eat nestlings fecal sacs? An experimental study. *Annales Zoologici Fennici* 50: 71-78.
- Leisler B. & K. Schulze-Hagen 2011. The Reed Warblers: diversity in a uniform bird family. KNNV Publishing, Zeist.
- Major R.E. 1991. Identification of nest predators by photography, dummy eggs, and adhesive tape. *Auk* 108: 190-195.
- McGowan K.J. 1995. A test of whether economy or nutrition determines fecal sac ingestion in nesting corvids. *The Condor* 97: 50-56.
- Maliczak J. 2005. Breeding ecology of the Icterine Warbler *Hippolais icterina* in Poland, analysis of nest cards. *Notatki Ornitologiczne* 46: 1-8.
- Maliczak J. & S. Kuzniak 2004. Two broods of the Icterine Warbler *Hippolais icterina* during a single breeding season. *Notatki Ornitologiczne* 45: 195-196.
- Mildenberger H. 1984. Die Vögel des Rheinlandes. Bd. II. Gesellschaft Rheinischer Ornithologen, Düsseldorf.
- Nienhuis J., F. Willems & F. Majoor 2014. Digitale Nestkaart. Versie 5.0, april 2014. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- van Noorden B. 2007. Leeftijdsbepaling en groei van nestjonge Spotvogels. *Limosa* 80: 157-163.
- Paulussen W. 1950. Nidologische aantekeningen over de Spotvogel *Hippolais icterina* (Vieill.). *Le Gerfaut* 40: 103-106.
- Payevsky V.A. 1987. Breeding biology and demography of the Icterine Warbler. *Ornitologia* 22: 22-30 (in het Russisch).
- Wiehe H. 1979. Brutbiologische Untersuchungen an Gelbspötern (*Hippolais icterina*). *Ornithologische Mitteilungen* 31: 151-155.
- Zwarts L., R.G. Bijlsma, J. van der Kamp & E. Wymenga 2009. Living on the edge: Wetlands and birds in a changing Sahel. KNNV Publishing, Zeist.

Boena van Noorden, Maassingel 144, 5751 VS Deurne; boenavannoorden@gmail.com

Breeding biology of the Icterine Warbler *Hippolais icterina* in the Peel region (Southeast Netherlands)

During 2002-2014, 698 nests of the Icterine Warbler were investigated in De Peel, a study area in the province of Limburg (Southeast Netherlands). Besides data derived from numerous nest visits, video surveillance of two different nests yielded data on feeding behaviour. Breeding density fluctuated between 3.5-10.2 territories and 4.0-14.5 nests per km hedge (Tab. 2). Mean nest height was 1.07 m (N=642) and ranged from 0.3 to 3.6 m. Favourite shrub species used for nest building were Blackberry *Rubus sp.* (71%) and Elder *Sambucus nigra* (9%). Earliest egg laying date was 12 May and the mean was 8 June (N=430) (Tab. 1, Fig. 1). For first clutches only, mean egg laying date was 1 June. Clutch sizes ranged from 2-6 eggs (1.7% each), usually four (32%) or five (59%) eggs; the mean was 4.53 eggs (4.75 excluding replacement clutches). Incubation periods varied between 12 and 14 days (N=23). Replacement broods after failed first breeding attempts were common, but second broods after successful first broods were observed only twice. Material for replacement nests was regularly reused from the old nest. Mean feeding frequency of young was one feed every 2.2-

2.8 minutes, increasing with chick age (Fig. 4). Extrapolated to the entire nesting period this corresponded to 1482-1560 feedings per chick. Average duration of feedings was 5.7 seconds (1-22 s). At chick ages of 0-2 days, all faecal sacs were ingested by the parent birds; at 4 and 7 days this had decreased to 66% and 14%, respectively. At older ages all faecal sacs were taken away. During the course of the nestling period, the number of feedings per faecal sac initially increased, peaking at an age of 7 days, and dropped slightly afterwards (Fig. 5). *Diptera* (mainly flies) formed 95% of the identified food items delivered to 8 days old chicks of one nest (Tab. 3). Duration of the nestling period was 12 (38%), 13 (50%) or 14 days (12%) (N=16). Overall breeding success (number of fledglings as % of number of eggs laid) was 58.9% (classical, N=548 nests) and 38.5% (Mayfield, N=535) (Tab. 1). Per clutch started, on average 2.02 birds left the nest (N=490). Main cause of nest loss was predation; 35% of predation events occurred during the egg stage, 29% during the nestling stage and 36% at an unknown stage.