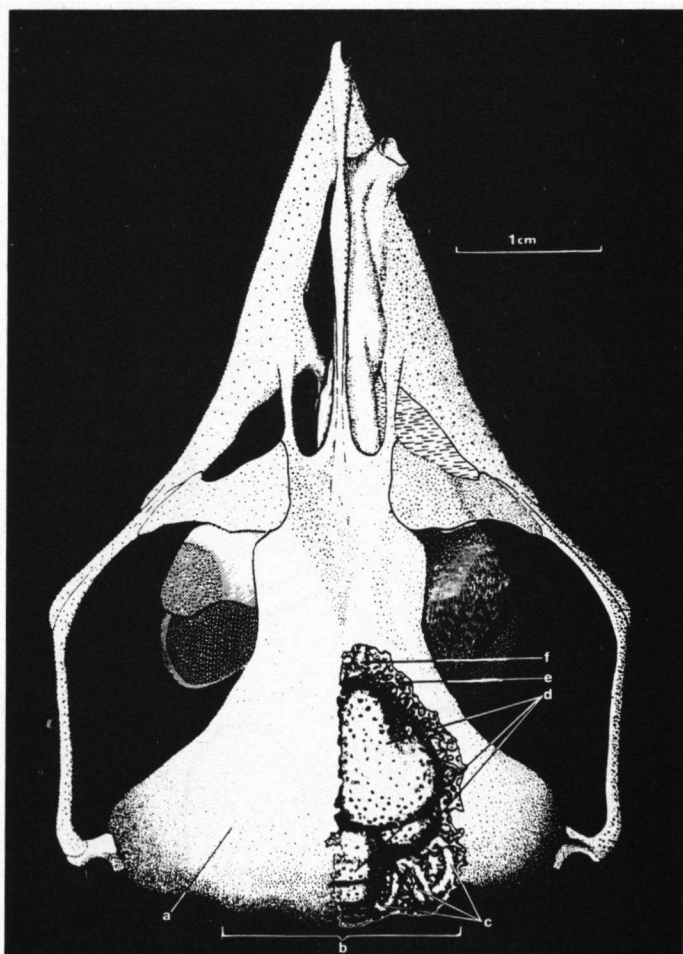


Foerageergedrag, voedselkeuze en de relatie met milieu-omstandigheden bij Nachtzwaluwen *Caprimulgus europaeus*

Pierre Maréchal

Inleiding

Over de voedselkeuze van de Nachtzwaluw (*Caprimulgus europaeus*) bestaat heel wat informatie. In historisch perspectief gezien zijn veel van de bronnen fragmentarisch of anekdotisch. Er zijn maar weinig gerichte onderzoeken gedaan. Deze betroffen vaak alleen krop- en maagonderzoeken of onderzoeken aan nestjongen. De nestjongen krijgen een halsring om en op gezette tijden wordt het door de ouders gevoerde voedsel weggenomen en de halsring afgenomen. Het jong wordt dan verder door de ouders gevoerd, terwijl de onderzoeker zich een indruk kan vormen over de aard van het aangevoerde voedsel. Bij het nest gevonden braakballen worden ook dikwijls ontleed. In deze tekst wordt een overzicht gegeven van de informatie die hierover bekend is geworden. Hierdoor wordt het mogelijk enig inzicht te verkrijgen in de ecologische niche van de Nachtzwaluw. De invloeden van de mens en van natuurlijke omstandigheden op de dichtheid van de prooien worden eveneens besproken. Dit artikel bevat hoofdzakelijk gegevens over de voedselkeuze in de broedgebieden en van verkeersslachtoffers. Bijgaande bronnenopgave bevat met betrekking tot dit onderwerp de belangrijkste toegankelijke literatuur.



Figuur 1. De schedel van een Nachtzwaluw van bovenaf gezien (a). Het rechterdeel van het schedeldak is verwijderd. Het beenweefsel aan de binnenzijde lijkt veel op de daaronder gelegen hersenen, hoorzintuig en reukzenuw (c,d en f). De beide buitenste beenlagen zijn inwendig verbonden met een op sponstructuur lijkend beenweefsel (e). Alles bijeen blijkt de ruimte voor de hersenen ongeveer twee maal zo breed te zijn dan nodig is (b). Hierdoor is de schedelruimte paraboolachtig vergroot. De 'lege' ruimte heeft een functie bij het gehoor. Naar Bühler 1972.

Gespecialiseerde jager

De Nachtzwaluw is een gespecialiseerde schemervogel met een aantal bijzondere aanpassingen die te maken hebben met zijn voedselkeuze en met het fluctuerende voorkomen van zijn prooi-soorten. Dichtheidsschommelingen van met name vliegende insecten hangen dikwijls nauw samen met de gemiddelde temperatuur en plaatselijke weersinvloeden en deze zijn daarom niet altijd voorspelbaar. Insekten kennen bovendien populatieschommelingen op langere en korte termijn. Er zijn tevens perioden waarin zij vooral vliegen, bijvoorbeeld in de voortplantingstijd.

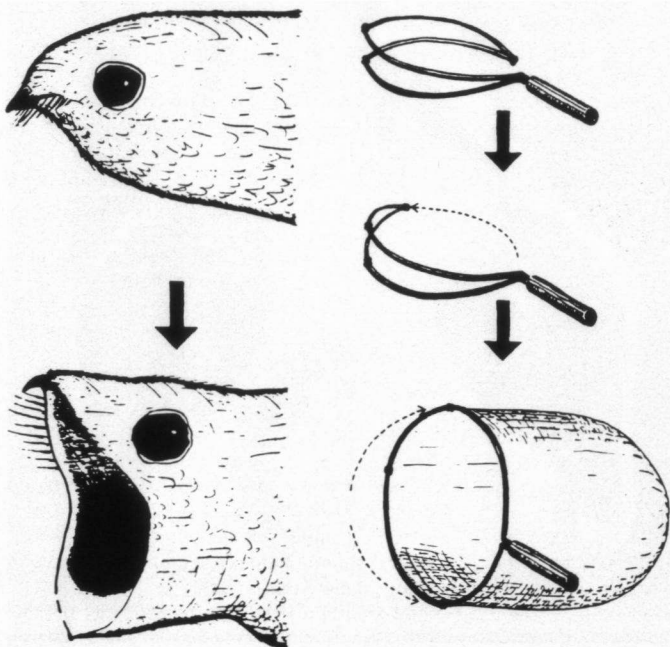
Lichamelijke aanpassingen

Het lichaam van de Nachtzwaluw is in hoge mate aangepast aan de uitzonderlijke levenswijze. Het oogzintuig is een opmerkelijk voorbeeld. Het netvlies bevat, naast staafjes, kegels die voor de gezichtsscherpte zorgdragen en daarom uitgerust zijn met veel kleurloze oliedruppels. Hierdoor krijgt het invallende licht meer toegang tot de retina en kan de vogel beter waarnemen (Peiponen 1964). Ieder afzonderlijk oog heeft een gezichtsveld van 180°. De ogen kunnen zo gedraaid worden dat zelfs de achterliggende omgeving kan worden verkend (Heinroth 1909). Bij het openen van de bek kan langs de geopende snavel worden gekeken. Hierdoor kan nauwkeurig prooi worden gevangen. De prooi wordt in zijn geheel ingeslikt.

Het oorzintuig is uitgerust met een paraboolachtige vergroting van het schedeldak (figuur 1.)

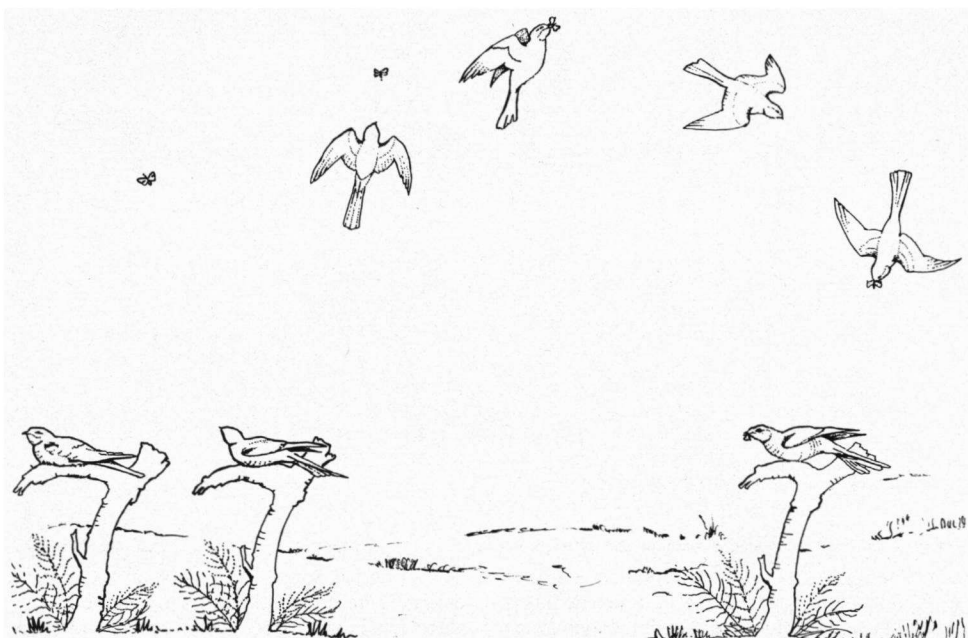
(Bühler 1972, Bühler 1973, Bühler 1987). Mogelijk is dit voor Nachtzwaluwen van belang bij het akoestische lokaliseren van de hoorbaar vliegende prooi om daarmee de aanvliegwijze te kunnen bijstellen.

De snavel kan zeer wijd worden geopend waarbij ook in de breedte vangruimte ontstaat. Deze bijzondere manier van snavelopenen wordt door de speciale constructie van de schedel mogelijk gemaakt. Daarbij is veel heenweefsel veranderd in een sponsachtige structuur met veel lucht er tussen. De schedel, inclusief de ondersnavel, weegt niet meer dan 0,45 gram (Bühler 1972). De tastgevoelige borstelveertjes rond de snavel vergroten het vangoppervlak en verhogen de kans op het bemachtigen van vliegende insecten (Harrison Matthews et al 1969, Howes 1978, Bühler 1987). De borstelveertjes beperken bovendien de ontsnapingsmogelijkheden voor in de lucht gevangen insecten (figuur 2). De extra vangruimte in de breedte van de bekopening kan een functie hebben bij het beperken van de ontsnapingsmogelijkheden van de prooi en het richten van grotere prooien met de kop naar de slokdarm. Mogelijk vormt het straalsgewijs sterk doorbloede gehemelte te zamen met de borstels een effectief tastzintuig om een vliegende prooi op te sporen en om snel bij de vangst te kunnen reageren (Cowles 1967, Howes 1978). De enorme bekopening heeft in sommige delen van Europa op de mensen veel indruk gemaakt. Om die reden werd de Nachtzwaluw in Beieren ook wel Vastenvogel of Quatembervogel genoemd (Bischoff 1867).



Figuur 2. De bek van de Nachtzwaluw is een efficiënt vangapparaat bij de jacht op vliegende insecten. In vergelijking met een insectenvangnet is slechts een beweging nodig om een vangruimte in twee dimensies te doen ontstaan.

Naar Bühler 1972.



Figuur 3. De wachtposttechniek van de Nachtzwaluw.

Naar Alexander 1985.

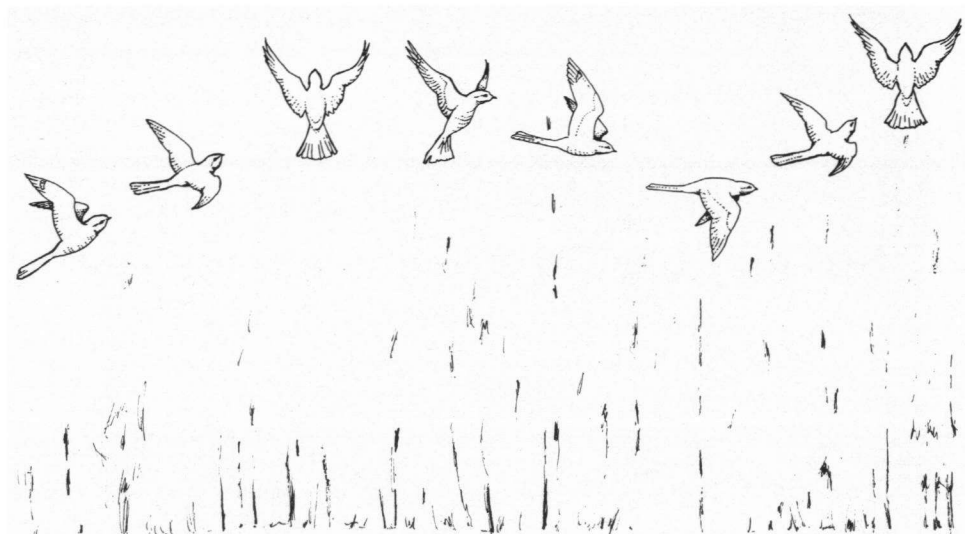
De verwijde slokdarm dient, naast het kanaliseren van voedsel voor de eigen behoefte, tevens als opslagplaats voor het voor de jongen verzamelde voedsel (onder anderen Cresswell 1986). De veren van Nachtzwaluwen zijn zacht en juist zoals bij de uilen zodanig gebouwd dat een prooi niet door vleugelslaggeluid op de naderende predator wordt geattendeerd (Heinroth 1909, Thijsse 1938, Schlegel 1969, Bühler 1987).

Door sommige auteurs wordt de kamvormige vergroeiing aan de middelste voorteen beschouwd als een doelmatig instrument bij een bepaald type foerageergedrag. Het zou met name bij het oppikken van mieren (*Formicidae*) vanaf de bodem een bruikbaar instrument zijn (Probst 1982). De lange tastharen raken bij dit type foerageergedrag de bodem waardoor mieren hier tegenop kunnen klimmen. De theorie is dat deze insecten met het kammetje kunnen worden verwijderd. Er is geen unanimititeit omtrent de functie van dit kammetje, maar dat het een zekere tastgevoeligheid bezit is waarschijnlijk (Harrison Matthews et al 1969). Een van de redenen waar om gedacht wordt dat de genoemde veronderstelling onjuist is, is dat tijdens een der weinige systematische onderzoeken in het voedsel van de Nachtzwaluw geen vleugelloze mieren werden aangetroffen (Schlegel 1967). Verderop in dit artikel wordt over deze kwestie meer gezegd. Mieren die voor hun brui洛夫vlucht uit holletjes kruipen hebben echter wel vleugels. Bovendien worden ook wel sprinkhanen (*Orthoptera*) en mestkevers (*Scarabaeidae*) van de bodem opgenomen. In Griekenland worden Nachtzwa-

luwen op de bodem naast uitwerpselen van vee insectenvangend waargenomen (Reiser 1905). Bij diverse auteurs zijn opgaven te vinden van vleugelloze mieren, sprinkhanen, Veenmollen en andere insecten waarvan niet met zekerheid kan worden gezegd dat zij vliegend zijn gevangen (onder andere Floericke 1919, Marples 1939, Gerber 1960, Thönen & Wälti 1962, Probst 1982, Roselaar 1985).

Weersomstandigheden kunnen de mogelijkheid om aan voedsel te komen sterk beïnvloeden. Nachtzwaluwen zijn in staat om een 'hongerslaap' te houden. Deze is te onderscheiden in een dag- en een nachtverstijving. Waarschijnlijk treedt deze lethargie op zodra de Nachtzwaluwen niet meer over enige vetreserves beschikken. Deze vogels zijn in staat om hun lichaamstemperatuur te doen dalen en daarmee energie te sparen. Het te ver dalen van de lichaamstemperatuur wordt tegengewerkt zodra de omgevingstemperatuur wordt benaderd. De verstijving tijdens de dag en/of tijdens de nacht heeft het karakter van een hongerslaap. Bij aanhoudende tekorten aan voedsel treedt tijdens de nacht dit verschijnsel op. Om energie te sparen ontwaakt de vogel daarom waarschijnlijk niet in de vroege morgenuren, maar wel bij de avondschemering. In de avond is de aarde warmer en is de kans dat insecten gaan vliegen groter dan tijdens schemeringsuren in de morgen na een, relatief koude nacht.

Tijdens zo'n hongerslaap verandert het uiterlijk van de Nachtzwaluw. De vogel is stijf, de veren



Figuur 4. De (bos-) randfoerageermethode van de Nachtzwaluw.

Naar Alexander 1985.

zijn uiteengezet, de vleugels hangen af, de ogen worden dichtgehouden en de kleur van de bek is bleekgraauw. Het normale ademhalingspatroon neemt sterk af (Peiponen 1965, Peiponen 1966, Peiponen 1970, Peiponen & Bosley 1964, Schlegel 1969).

Gedurende het etmaal zijn ook onder 'normale' omstandigheden cyclusachtige temperatuursdalingen en -stijgingen waar te nemen. Deze houden kennelijk verband met de perioden waarop de Nachtzwaluw zijn voedsel zou kunnen bemachtigen. Gedurende perioden dat fysiologische omstandigheden een belangrijke rol spelen, zoals tijdens rui en in de trekperioden, zijn de genoemde schommelingen in mindere mate werkzaam (Peiponen 1966, Peiponen 1970, Schlegel 1969).

Gedurende voedselarme perioden kunnen ook de jongen in een inactieve toestand geraken (Rijksinstituut voor Natuurbeheer 1983).

Jachtmethoden

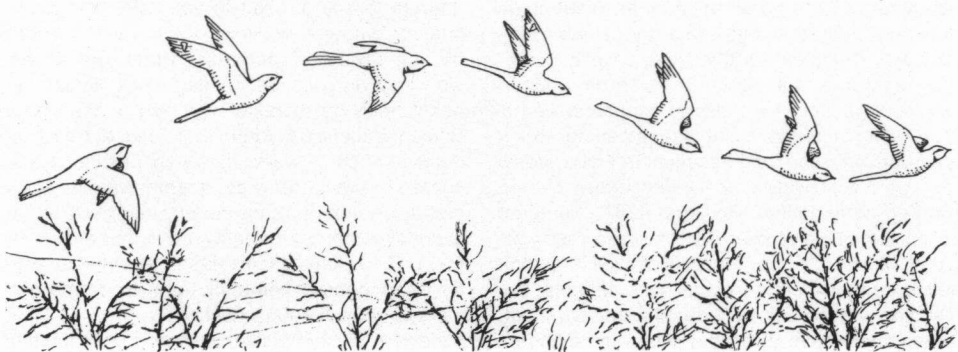
De manieren waarop de Nachtzwaluw zijn voedsel bemachtigt is karakteristiek en staat in rela-

tie met de tijd waarop wordt gejaagd en met de eisen die de soort stelt aan zijn biotoop.

Nachtzwaluwen jagen veelal op min of meer vaste plaatsen in hun biotoop. Voedselvluchten vanuit broedgebieden naar geschikte foerageergebieden zijn bekend (Schlegel 1967, Schlegel 1969, Alexander 1984, Cresswell 1986, Cresswell 1987). Op geschikte plaatsen kan in grotere en kleinere groepjes worden gefoerageerd (Berry 1979). Boven vuilstorten zijn eveneens jagende Nachtzwaluwen waargenomen (Heeren in Hens 1964–1965, Reinsch 1970, Van Dooren in Maréchal 1987, Schepers & Van Asseldonk in dit themanummer).

De vogels zoeken vooral vliegend gedurende warme avonden en vroege ochtenden hun prooi (Collinge 1924–1927, Schlegel 1967, Schlegel 1969, Alexander 1983, Alexander 1985, Cresswell 1986). Alexander (1985) onderzocht de foerageerwijzen van de Nachtzwaluw. Zijn bevindingen vormen de basis voor de navolgende, vermoedelijk incomplete analyse.

— *Wachtpostfoerageermethode:* Deze



Figuur 5. De zwevende jachtmethode van de Nachtzwaluw vindt vaak plaats boven de lage vegetatie. Naar Alexander 1985.

manier van prooivangen wordt toegepast op afzonderlijk vliegende insecten. De prooi wordt vanaf een lager gelegen wachtpost vliegend gevangen. Daarna vliegt de Nachtzwaluw, meestal in een (halve) cirkel terug naar de wachtpost (figuur 3).

Deze jachtwijze wordt dikwijls herhaald. Bij slechte weersomstandigheden wordt deze methode vaak beoefend en verder op tijden als door middel van andere jachttechnieken aan de grootste voedselbehoefte is voldaan (Cresswell 1987). Geschikte lichtcondities voor Nachtzwaluwen en het voorkomen van betekenisvolle prooien kan bij dit gedrag eveneens een rol spelen.

– *(Bos-)randfoerageermethode*: De Nachtzwaluw vliegt rustig op ongeveer tweederde tot drievierde van de boomhoogte langs de bos- of laanrand. Af en toe richt de vogel zich naar de bomen, vliegt naar een hoger gelegen zone, 'bidt' enkele seconden en vervolgt zijn langzame vlucht. Het is onbekend of de Nachtzwaluw bij deze methode vliegende prooi vangt of ook insecten vanaf bladeren pikt.

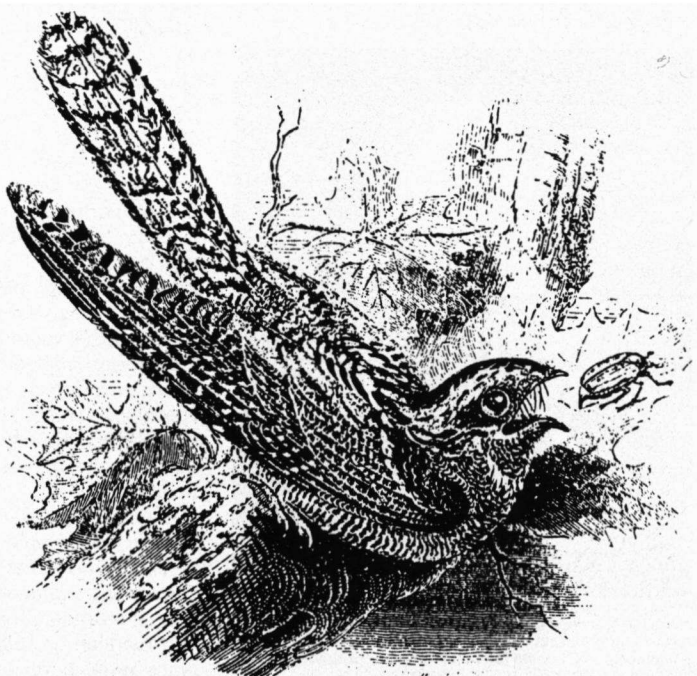
– *Zwevende jachtwijze*: Deze manier van jagen vindt plaats juist boven kruiden, grassen, struiken en lage bomen (heide, houtopslag, enzovoort) en boven vegetatieloze bodems. Na een korte start wordt min of meer over een afstand van meer dan honderd meter op een manier zoals kiekendieven dat doen over de vegetatie gevlogen. Af en toe worden wendingen en dergelijke gemaakt.

– *Directe jacht*: Bij directe jacht vliegt de Nachtzwaluw op gevarieerde hoogte (één à tien meter). De vogel wijkt onregelmatig van zijn vliegpatroon af om een prooi te bemachtigen.

– *Schepjacht*: Het met de snavel open vliegen en op die manier als het ware passief de prooi uit de lucht scheppen wordt algemeen als een dubieuze veronderstelling beschouwd. Thijsse (1938) discuteert over dit gedrag en schrijft vervolgens '*Ik geloof, dat geen een zwaluw ver zou kunnen vliegen met zijn bek wijd open; hij zou veel te veel weerstand van de lucht ondervinden*'. Grote aantallen kleine muggen (*Chironomidae*) worden soms in het voedsel gevonden. Alexander (1985) noemt minstens twee gevallen waarin de bek vol met deze muggen zat. Het is bekend dat Nachtzwaluwen in de periode dat er kleine jongen zijn, selectief op kleine prooi jagen. Een efficiënte manier van jagen op muggen is natuurlijke het opzoeken van zwermen dansende muggen.

– *Bodemfoerageren*: Alexander (1985) citeert een thesis van Brinkworth, waarin melding wordt gemaakt van een groot aantal mierenwerksters in het voedsel. Dit komt overeen met eerder in dit artikel naar voren gebrachte gegevens. Het is niet ondenkbaar dat Nachtzwaluwen tot deze foerageerstrategie overgaan in tijden van voedselschaarste of slechte prooibereikbaarheid.

– *Het prooipikken van substraat*: Het van bladeren of takken afpikken van prooi wordt in de



Figuur 6. Het is onzeker of de Nachtzwaluw prooi van substraat af pikt zoals deze afbeelding suggereert.

Naar: William Yarell ('A History of British Birds') 1876–1882.

litteratuur terloops genoemd. Of dit type jachtgedrag werkelijk plaatsvindt kan bij gebrek aan direct bewijsmateriaal niet met voldoende zekerheid worden gesteld. Mogelijk vindt de jachtmethode incidenteel onder voor Nachtzwaluwen gunstige omstandigheden bij grote prooien plaats.

– *Bidden*: Zo nu en dan kan worden waargenomen dat Nachtzwaluwen boven hun prooi bidden (Thönen & Wälti 1962). Het 'bidden' kan onderdeel zijn van eerder genoemde jachtmethoden.

Het is van belang dat in de toekomst ook meer naar jachttechnieken wordt gekeken en ook de omstandigheden waarin bepaald gedrag is gezien worden vermeld.

De invloed van lichtinval en lichtsterkte

Eerder is vermeld dat bij de Nachtzwaluw een endogene dagcyclus bij de ontwikkeling van jachtactiviteiten een voorname rol speelt. De lichaamstemperatuur fluctueert gedurende de dag waarbij de maximale temperatuur samenvalt met de schemeringsperiodes voor zonsondergang en de korte periode voor zonsopgang (Peiponen 1965, Peiponen 1966). De broedperiodes volgen de cyclus van de maan (Wynne-Edwards 1930). Bij helder maanlicht wordt de periode van jachtactiviteit verlengd (onder anderen Bühler 1987).

Gedurende de nacht vindt gewoonlijk een pauze plaats die eveneens een fysiologische basis heeft en wellicht overeenkomt met rustpauzen zoals ook andere vogels die kennen (Alexander

1983, Cresswell 1986, Bijlsma en Van Dijk in dit themanummer).

Door in de schemerzone te jagen kan de Nachtzwaluw zijn biologische eigenschappen optimaal benutten. Gedurende die tijd gaan ook veel nachtinsekten vliegen of vinden verplaatsingen van insecten door de lucht plaats.

Afhankelijk van de aard van de biotoop vindt de insectenjacht plaats op lage tot gemiddelde hoogte tot boven de meeste boomtoppen (Matthé in Maréchal 1987). De insecten worden hoofdzakelijk van onderen of van bezijden aangevlogen. Mogelijk kunnen de Nachtzwaluwen de vliegende dieren zodoende tegen de voor hen relatief heldere hemel nog goed onderscheiden. Wanneer bij slechtere weersomstandigheden op 'vliegenvangersmanier' wordt gejaagd dan wordt de prooi eveneens van onderen bemachtigd. De achtergrond speelt bij de mogelijkheid om de prooi te kunnen waarnemen kennelijk een grote rol.

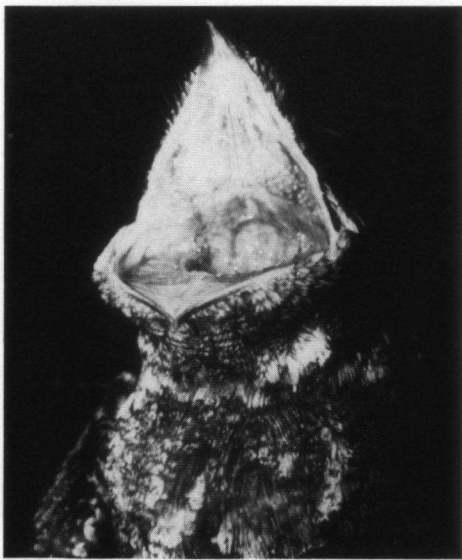
Het opzoeken van plaatsen waar door middel van kunstmatige verlichting zoals lantaarnpalen en vuur vliegende insecten beter zichtbaar zijn is bekend (onder anderen Vasvari 1931–1934, Thönen & Wälti 1962). Langs wegen vallen veel verkeersslachtoffers.

De invloed van warmtegradiënten

Wanneer wij uitgaan van de periode waarin Nachtzwaluwen in hun broedgebieden verblijven dan hebben de vogels slechts een korte tijd om te kunnen foerageren. De mannetjes moeten baltsen, een partner vinden, de vrouwtjes moeten eieren produceren, broeden, de jongen moeten groot worden gebracht en in de eigen behoefte moet worden voorzien. Theoretisch hebben de Nachtzwaluwen daarvoor zo'n drieëneenhalf uur per dag de tijd. In werkelijkheid, met name in de tijd dat er jongen zijn, waarschijnlijk nog geen uur per etmaal!

Onder normale omstandigheden vangt een Nachtzwaluw per dag voor eigen gebruik ongeveer een kwart van zijn lichaamsgewicht aan insecten (Schlegel 1969). De weersomstandigheden zijn in onze streken dikwijls ongunstig voor vogels die het voornamelijk van vliegende insecten moeten hebben. Het spreekt vanzelf dat Nachtzwaluwen de relatief korte periode waarin voedsel kan worden bemachtigd optimaal benutten. Nachtzwaluwen zoeken hun prooi daarom op plaatsen waar de kans groot is deze aan te treffen.

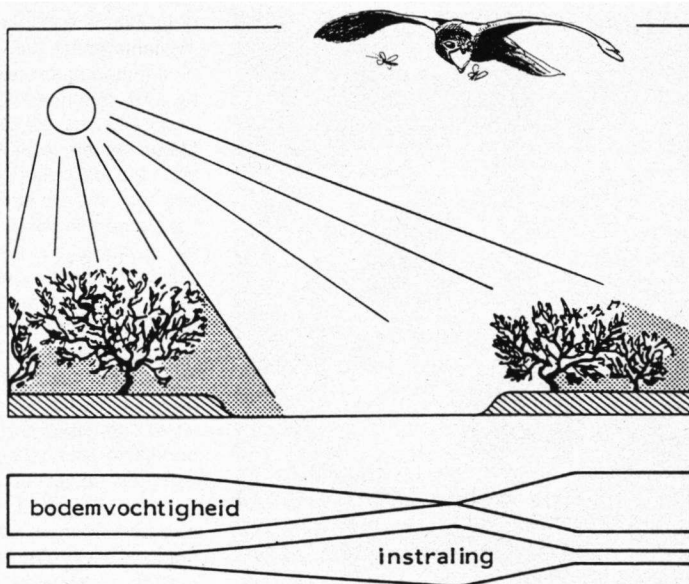
Dat zijn dikwijls overgangssituaties tussen twee of meer ecosystemen waarbij tevens verschillen in microklimaten het hevigst op elkaar inwerken, zoals langs bosranden met zandpaden of heide met stuifzanden, paden of kale plekken, bij struikpartijen in duinen langs kale plekken, langs oevers boven lage struiken of zanderige af-



Een Nachtzwaluw met geopende bek. Tezamen met gespecialiseerde tastveren en een prikkelgevoelig gehemelte een uiterst doeltreffend apparaat voor het in het donker vangen van vliegende prooi. Rechte Heide (Riel) N.-B., 13 augustus 1981. Foto: Hans Peeters.

Figuur 7. Schematische voorstelling van heidegebied met een kleine open plek. Op de vegetatie-arme plaats neemt de bodemvochtigheid af en de instraling van de zon wordt vergroot. In de avondschemering wordt de opgenomen warmte snel afgegeven hetgeen voor sommige insecten aantrekkelijk kan zijn. Vegetatie-arme plekken vormen een belangrijk onderdeel van het nachtzwaluwbiotoop.

Naar Mabelis 1987.



kalvingen. Het jagen op vegetatie-arme plaatsen, hoogvenen en boven wegen wordt dikwijls waargenomen. Met name de laatste plaatsen geven nog lang in de avond warmte af waardoor bepaalde insecten worden aangetrokken (figuur 7). Dat geldt tevens voor de luchtlagen boven de eerder genoemde vuilstorten alsmede voor de plekken waar vee wordt opgezocht om er muggen en mestkevers te vangen (Ritzema Bos 1891, Schlegel 1969, Mabelis 1987, Van Dooren & Matthé in Maréchal 1987).

De invloed van klimaat

Klimaatwijziging wordt recent als mogelijkheid voor de snelle populatiedalingen van Nachtzwaluwen aangevoerd (Dybbro 1975, Gribble 1983, Daunicht 1985). De gemiddelde temperaturen voor april en mei zouden sinds de jaren vijftig teruglopen.

Volgens het Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut (KNMI) was de gemiddelde dagelijkse maximumtemperatuur in mei in: 1921-1950 18,1°, 1931-1960 17,7°, 1951-1980 16,9° en in de periode 1981-1987 16,6° (Moller Pillot 1987) (zie tevens figuur 9).

Volgens Kemp (geciteerd in Gribble 1983) is de gemiddelde aankomstdatum tegenwoordig een week later dan in de jaren twintig. De aankomstdatum is volgens zijn berekening in Groot-Brittannië gecorreleerd met de gemiddelde minimumtemperatuur van 10,5° C. De gemiddelde dagelijkse maximumtemperatuur in het voorjaar is belangrijk omdat veel (prooi)dieren meer reageren op de hoeveelheid warme dagen in een maand dan op koude nachten (Moller Pillot 1987). Het is opvallend dat een langdurig gevolgde nachtzwaluwpopulatie (1949-1987) in het

grensgebied tussen Kaldenkirchen en Bracht een tendens laat zien die opgaat met de gemiddelde maximale dagtemperatuur in de maand mei en met de gemiddelde voorjaars temperatuur over tientallen jaren (figuren 8 & 9). Bovendien zijn waarnemingen bekend waarbij slechte weerscondities een negatieve rol speelden op het broedproces (Reinsch 1970, Hubatsch 1976, Hengeveld 1985, Moller Pillot 1987, schriftelijke mededeling H. Hubatsch 15 maart 1988, Bijlsma in dit themanummer). Indien deze constatering en enigszins maatgevend zijn dan hebben Nachtzwaluwen in perioden van grote behoeften met betrekking tot voedsel en voortplanting periodiek te maken met geringer aanbod van insecten. Met als eventueel gevolg dat, wegens de maancyclus, slechts één broedsel kan worden grootgebracht inplaats van twee (ineengeschoven) broedsels (Reinsch 1970, Wynne-Edwards 1930). In 1942 publiceerde O. Kalela een artikel waarin de auteur een relatie legde tussen het voorkomen van vogelsoorten en klimaatwijzigingen.

Sinds die tijd duiken steeds opnieuw berichten over het voorkomen van vogels en klimaatwijzigingen op (onder anderen Williamson 1975). Met name wanneer het gaat over populatiedalingen of over uitbreiding van het broedareaal.

In het geval van Kalela bleken achteraf ook andere factoren van invloed te zijn geweest zoals eutrofiëring. Bij de Nachtzwaluw speelt bij de geconstateerde populatiedaling zeker een complex van factoren een rol. Afname van voldoende geschikte prooi-insecten nabij de broedplaatsen lijkt niet altijd het geval te zijn. Nachtzwaluwen blijken ook in de broedtijd een voedselafhankelijkheid te kunnen hebben met omliggende bos-



Rustende en broedende Nachtzwaluwen maken gebruik van achtergrondmimicry en profiteren op deze wijze van een zekere bescherming tegen predatoren.
Foto: Anonymus.

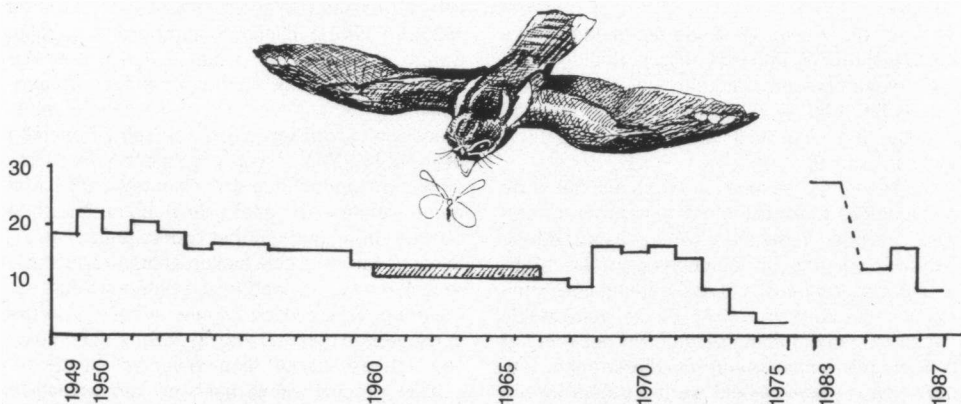
gebieden, cultuurlanden, moerasgebieden, vennen of meren, of kunstwerken zoals langs wegen. Juist in dit soort foerageerbiotopen is de invloed van bestrijdingsmiddelen, gewaskeuze en andere activiteiten dikwijls nadelig op het voorkomen van voldoende gewenste prooi-insekten. Eigenlijk is 'het verhaal' in bepaalde opzichten vergelijkbaar met dat van het Korhoen (*Lyrurus tetrix*) waar aanvankelijk bij het beheer ook te weinig aandacht is besteed aan de kwaliteit van de heide-omringende cultuurlanden.

In zijn algemeenheid wordt hier en daar melding gemaakt van negatieve populatie-ontwikkelin-

gen bij grotere insecten (Taapken 1983, Daunicht 1985, Maréchal 1987). Eerder was een dergelijke achteruitgang gemeld bij de Julikever in de duinen (Haverschmidt 1942). Ook de achteruitgang van Meikevers valt zeker niet zonder meer te verklaren als zijnde een gevolg van de toepassing van bestrijdingsmiddelen. Afgezien van het bestaan, in onze streken, van twee soorten Meikevers hebben de verschillende populaties van beide soorten een dermate uiteenlopende ecologie dat uitsterven enkel en alleen op grond van het toepassen van bestrijdingsmiddelen in de landbouw onwaarschijnlijk moet worden geacht. Daarbij vereist ook chemische bestrijding grondige kennis van de biologie van de te bestrijden dieren om effectief te kunnen zijn (Schneider 1954, Schneider 1967). Recent is een zeer snelle populatietoename van Meikevers in Zuid-Duitsland bekend geworden (Anonymus 1987). Ook in Nederland lijkt, gezien het toenemende aantal waarnemingen in het veld, sprake te zijn van populatiestijging. Onderzoek naar populatiedynamische aspecten bij loopkevers (*Carabidae*) in Nederland over de periode 1890–1975 wijst op de grote invloed van klimaatveranderingen op de populatie-ontwikkelingen (Hengeveld 1985). Hoewel nader onderzoek gewenst is ziet het er naar uit dat de minimumwet van Liebig in het geval van de achteruitgang van de Nachtzwaluw van toepassing is, waarbij de geboorten-sterftebalans wordt doorbroken (Taylor 1934). Met andere woorden, er worden kennelijk op langere termijn gezien onvoldoende jongen grootgebracht om de sterfte te compenseren (te weinig ineengeschoven broedsels).

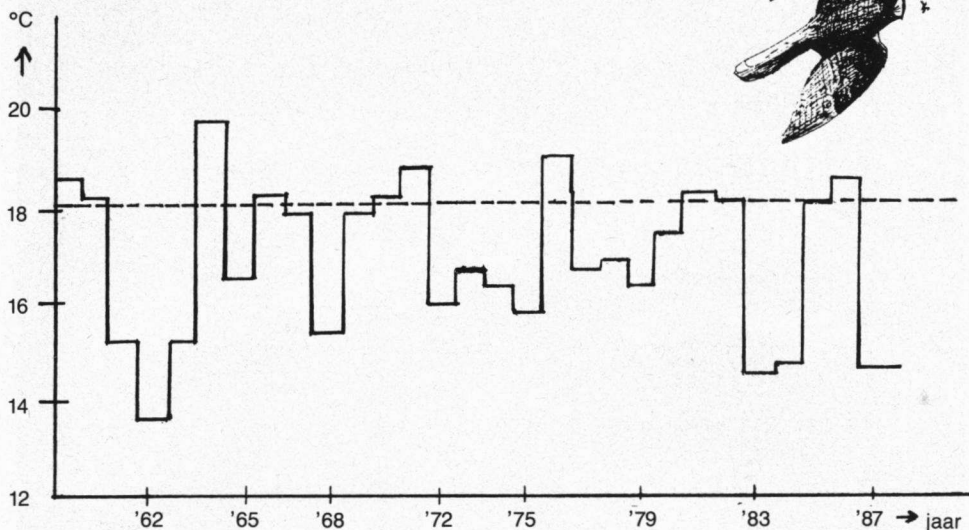
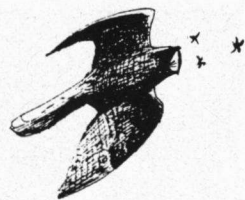
De invloed van luchtverontreiniging

Over de invloed van door de lucht getransporteerde stoffen in relatie met het voorkomen van Nachtzwaluwen is niet veel bekend. Bekend is dat door de lucht voedingsstoffen worden aange-



Figuur 8. Het verloop van een populatie Nachtzwaluwen in een bos aan de Nederlandse grens tussen Nettetel-Kaldenkirchen en Brügggen-Bracht over een reeks van jaren. Enige invloed van weersfactoren (zie figuur 9) is waarneembaar. Gearceerd deel = gemiddeld 10–12 broedparen.

Samenstelling naar: Hubatsch 1976 & Hubatsch 15 maart 1988.



Figuur 9. De gemiddelde dagelijkse maximumtemperatuur voor de maand mei in De Bilt tussen 1959–1987. -- = idem voor de periode 1921–1950 (18,1°). Naar: Moller Pillot 1987 bij gebruik van gegevens van het KNMI. Sinds 1959 zijn er nauwelijks mei-maanden voorgekomen die in de periode 1921–1950 warm genoemd zouden worden.

voerd waardoor voedselarme biotopen van de Nachtzwaluw voedselrijk worden waardoor de gehele bestaande levensgemeenschap verandert (Mabelis 1987, Maréchal 1987). Volgens Hölzinger & Kroymann (1984) zouden grote bossterften tijdelijk niet ongunstig hoeven te zijn voor de populatie-ontwikkeling van de Nachtzwaluw, Korhoen (*Lyrurus tetrix*), Boomleeuwerik (*Lullula arborea*), Duinpieper (*Anthus campestris*), Grauwe Klauwier (*Lanius collurio*), Grasmus (*Sylvia communis*) en Sprinkhaanrietzanger (*Locustella naevia*). Het is echter beter om niet op de uitwerking van deze hypothese te wachten maar actief beheer uit te voeren. Zo ziet Pätzhold (1971) luchtverontreiniging wel degelijk als een serieuze mogelijkheid van bedreiging voor de broedgebieden van de Boomleeuwerik (*Lullula arborea*) en de Grauwe Klauwier (*Lanius collurio*) zou wel eens een der slachtoffers van de EG-landbouwpolitiek kunnen zijn (Mann 1987). De kruidenrijkdom neemt door de intensieve teelten en bemestingsgraad sterk af en daarmee het voortbestaan van een gevarieerde insectenfauna.

Ook op een andere wijze zijn de negatieve invloeden op de reproductie van vogels als gevolg van luchtverontreiniging hier en daar reeds duidelijk. Door de 'zure' neerslag komen zware metalen vrij die in de biologische voedselketen worden opgenomen. Hierdoor kunnen legfels niet levensvatbaar worden en embryo's in eieren afsterven. Voedseldieren kunnen in populatie-omvang afnemen (Erikson 1983, Denneman et al 1987).

Waarschijnlijk is het zinvol dat een vergelijkend onderzoek wordt gedaan aan geruilde veren van de Nachtzwaluw (en andere vogelsoorten) of aan niet uitgekomen eieren (Ellenberg et al 1986). Hierdoor kan op een eenvoudige manier worden vastgesteld of er sprake is van belasting van de vogels met zware metalen zoals Cadmium of andere stoffen.

Een ander aspect van luchtverontreiniging waarbij een meer directe invloed op de voedselketen wordt uitgeoefend is de toepassing van insectenbestrijdingsmiddelen.

Wij hebben hier te maken met een gegeven waarvan de werkelijke omvang grotendeels onbekend is. Zo verdween een broedpaar nabij Eindhoven nadat in de omgeving van de broedlokatie een laagstamboomgaard werd ingericht. Het is bekend dat in de fruitteelt veel met bestrijdingsmiddelen wordt gewerkt. De nachtzwaluwpopulaties die hun domicilie buiten natuurgebieden hadden of van deze gebieden gedeeltelijk afhankelijk zijn, kunnen op deze manier op directe of indirecte manier zeker negatief zijn of worden beïnvloed. In bepaalde natuurgebieden is jarenlang gebruik gemaakt van parathion. Dit bestrijdingsmiddel is niet alleen nadelig voor een prooiorganisme (Langpootmug) maar ook levensgevaarlijk voor vogels. Momenteel wordt in Nederland geadviseerd om in beheers- en reservaatgebieden het voor de vogels minder nadelige Etrimfos toe te passen (Commissie Beheer Landbouwgronden 1985). Wat de directe en indirecte invloed is geweest van 2, 4, 5-T bij de bestrijding van de Amerikaanse Vogelkers (*Prunella*



Het aanbrengen van een zendertje op een Nachtswaluw. Dit type onderzoek heeft bij deze schemervogels pas recent toepassing gevonden. In Groot-Brittannië is reeds vastgesteld dat deze vogels in de broedtijd zeker tot zes kilometer buiten het broedgebied kunnen foerageren.
Foto naar dia van Chris G.R. Bowden.

nus serotina) is onbekend. Het staat vast dat het bestrijdingsmiddel een negatieve invloed heeft op de bodemfauna (Eijsackers zij). Bestrijding van rupsenplagen, zoals van Bastaardsatijnvlinders (*Euproctis chrysorrhoea*) en Nonvlinder (*Lymantria monacha*) vanuit vliegtuigen, met Di-

milin (1-4(chloorfenyl) -3-(2,6-difluorbenzoyl) ureum) kan tijdens het broedseizoen negatieve gevolgen hebben, met name voor de jongen. Dit is niet alleen op theoretische gronden te beredeneren maar ook vastgesteld (mondelinge mededeling Frans Post 1987).



Wellicht is het beter om bij Nachtswaluwen niet te spreken van een nest maar van een broedplaats. Nachtswaluwen brengen geen veranderingen in de omgeving aan, Leenderbos (N-B)., 7 juli 1981.
Foto: Loek Ketelaars.

Nachtzwaluw met radiozender klaar om te worden losgelaten. Met een ontvanger kan het dier in het schemerdonker worden gevolgd. Hierdoor komen belangrijke, niet eerder bekende, gedragsaspecten aan het licht. Foto naar dia van Chris G.R. Bowden.



Voedselkeuze

Voor zover Nachtzwaluwen specialisten kunnen worden genoemd betreft het hoofdzakelijk insectesoorten die vliegen in de perioden waarin deze vogelsoort jaagt. Daginsekten zijn in de prooi-keuze nauwelijks bekend en aanvechtbaar (Riedel 1944, Schlegel 1969). Dat geldt tevens voor delen van insecten welke in het jachtgebied op de bodem worden gevonden. Op plaatsen waar Nachtzwaluwen jagen kunnen eveneens jagen-de vleermuizen worden gezien (Schlegel 1969, Kikkert in Maréchal 1987). De voedselresten zijn van hen afkomstig.

Het voedsel wordt in hoge mate bepaald door het biotooptype en de daarin hoofdzakelijk algemeen voorkomende insectesoorten. Uit onderzoek en waarnemingen blijken hoofdzakelijk nachtvlinders, kevers, muggen en andere lokaal voorkomende insecten te worden gegeten (Eckstein 1887, Röriq 1900, Röriq 1905, Newstead 1908, Luden van Heumen 1912, Collinge 1924-1927, Heer 1964, Schlegel 1967, Howes 1978, Alexander 1984, Cresswell 1986, Roselaar 1985 en anderen).

Van de vlinders worden vooral genoemd: Non-vlinders (*Lymantria monacha*), uiltjes (*Noctuidae*), spanners (*Geometridae*), wortelboorders (*Hepialidae*), pijlstaartvlinders (*Sphingidea*), beervlinders (*Arctiidae*), maar bijvoorbeeld in het verleden ook processievlinders (*Thaumetopoeidae* (Ritzema Bos 1891). De Eikeprocessievlinder (*Thaumetopoea processionae*) is in onze streken zo goed als zeker uitgeroeid. Dat geldt nagenoeg ook voor de Veenmol (*Gryllotalpa gryllotalpa*)!

Tot het voedsel van de Nachtzwaluw behoren ook kevers, met name grote kevers zoals Meikevers (*Melolontha melolontha*), Junikevers (*Amphimallus solstitialis*), Julikevers (*Polyphylla fullo*) mestkevers (*Geotrupidae* en *Aphodius spec.*), kniptorren (*Elaterridae*) en andere.

Muggen behoren eveneens tot het voedsel van de Nachtzwaluw, langpootmuggen (*Tipulidae*) en steekmuggen (*Culicidae*) worden genoemd, maar ook dansmuggen (*Chironomidae*).

Het zoeken naar bepaalde kleine, veelal meer weekhuidige, insecten valt samen met het begin van de opfokperiode van de jongen (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980). Verder worden dus over het algemeen vooral 'droge' insecten gegeten.

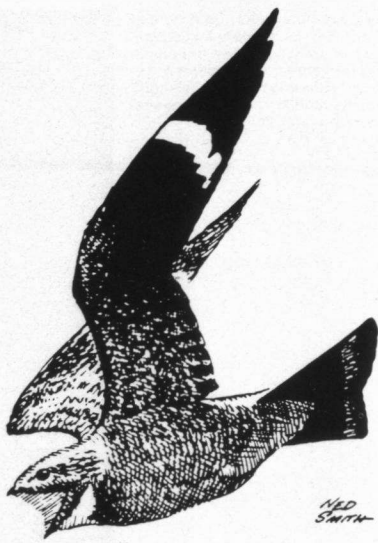
Vanwege het eten van veel economisch nadelig bevonden insecten door de Nachtzwaluw stond de soort te boek als zijnde een nuttige vogelsoort die het beschermen 'waard' was (onder anderen Ritzema Bos 1891, Collinge 1924-1927).

Eerder is een en ander gezegd over de opname van insecten vanaf de bodem. Hoewel dit gedrag niet vaak is vastgesteld is uit een maagonderzoek bekend dat daarin een vleugellose bladluisc (*Aphididae spec.*) een made van een vlieg (*Diptera spec.*) en spinnen (*Araneae*) en werksters van mieren (*Formicidae*) aanwezig waren (Luden van Heuman 1912, Marples 1939, Alexander 1985).

De opname van steentjes en mineralen tot de grootte van een centimeter toe, door het vrouwtje is verscheidene malen vastgesteld (onder anderen Röriq 1900, Heinroth 1909, Marples 1939, Schlegel 1967). Dit materiaal nemen zij op in het



Al en toe richt de vogel zich naar de bomen, vliegt naar een hoger gelegen zone, 'bidt' enkele seconden en vervolgt daarna zijn langzame vlucht.
Tekening: Ronald Sinoo.



Een Amerikaanse Nachtzwaluw, de Nighthawk (*Chordeiles minor*) tijdens de schepjacht. Er zijn geen directe waarnemingen van deze jachtmethode bij de in Europa voorkomende Nachtzwaluw bekend.
Foto: Anonymus naar tekening van Ned Smith.

broedgebied of de naaste omgeving daarvan. Ook jonge vogels nemen reeds vroeg dergelijke steentjes tot zich. Het gedrag betreft een drift. Zij pikken aldus naar alle lichtgekleurde elementen op de bodem die voor 'steentjes' door kunnen gaan (Heinroth 1909). Legselverstoring kan bij een vervolglegsel leiden tot storingen in de omzetting van deze stoffen waardoor de eieren minder gelijkmatig van structuur zijn en een ongelijkmatige pigmentvorming hebben (Vriends *zj*). Het is niet bekend wat de invloed van de zure neerslag is op de mogelijkheden van de opname van Calcium (Ca) in de vaak toch al kalkarme broedgebieden.

Curieus lijkt de mededeling van Nozeman in 1770 'Op den grond zittende nuttigen deeze vogels ook Zaeden van deeze en geene planten: Willughy heeft ze, zoowel als insekten, in hunne maegen gevonden'. Inmiddels is uit maagonderzoek vast komen te staan dat delen van planten worden opgenomen. Er zijn aanwijzingen dat het deeltjes zijn die van bomen zijn op- of afgewaaid en voor insekten worden aangezien. Nachtzwaluwen drinken waarschijnlijk niet veel. Water wordt op zwaluwenmanier in de vlucht opgenomen (Pettet 1982, Gibson & Bacon 1985).

Met dank aan dr. Henk Moller Pillot voor de opbouwende opmerkingen bij de eerste versie van dit artikel.

■ Pierre Maréchal, postbus 1187, 5602 BD Eindhoven.



De snavel kan zeer wijd worden geopend waarbij ook in de breedte van de keel ontstaat.
Tekening: Maarten Smit.