

Populatiebiologie en landschapsgebruik van de Wespendif *Pernis apivorus* in Salland

Paul Voskamp

p/a Oude Binnenweg 28
7391 JE Twello

De geheimzinnige leefwijze van Wespendifeën is behalve in Drenthe (zie komend nummer) ook in Salland onderwerp van studie. Dit artikel beschrijft de ruimtelijke verdeling van de nesten, grootte van foerageergebieden en voortplanting van Wespendifeën in twee aangrenzende studiegebieden tussen IJssel en Sallandse Heuvelrug in 1994-98. De broedpopulatie was stabiel, maar het aandeel succesvolle paren varieerde sterk. Mislukte broedsels zijn vastgesteld, maar paren zonder jongen zullen in de meeste gevallen geen eieren hebben gelegd. Bij twee paren is onderzoek gedaan naar activiteitsgebieden; wijfjes foerageren over aanzienlijk grotere afstanden dan mannetjes.

Gedurende de korte periode dat de Wespendif in Nederland verblijft, is deze weinig opvallend. Wespendifeën worden hierdoor bij broedvogelkarteringen sterk onderteld of zelfs over het hoofd gezien. In de bosrijke delen van Oost-Nederland blijkt de Wespendif bij gericht onderzoek echter geen zeldzame broedvogel (Bijlsma 1993). De obscure leefwijze van de Wespendif zorgde ervoor dat er over de ecologie van de soort maar weinig bekend was. Pas in de jaren negentig is sprake van een inhaalslag met intensieve studies verspreid over Europa (o.a. Roberts *et al.* 1999). In dit artikel worden resultaten van een onderzoek naar de biologie van de Wespendif in het broedseizoen gepresenteerd. Vanaf 1994 werden in twee aansluitende studiegebieden op gestandaardiseerde wijze gegevens over activiteitsgebieden, dichtheid en voortplanting verzameld.

Gebied

Het onderzochte gebied (360 km²) ligt tussen de IJssel en de Sallandse Heuvelrug in de provincie Overijssel. Naar het noorden strekt het zich uit tot juist ten zuiden van Zwolle. Over het gehele gebied genomen bestaat 10% van het landschap uit bos. Het grootste deel van het gebied is een landgoederenlandschap op dekzand met veel kleine bossen (10 tot 30 ha) en een uitgebreid lanenstelsel. Hier is relatief oud loofbos met lokaal menging met naaldhout te vinden op matig voedselrijke tot matig voedselarme bodems. Verspreid door het gebied komen monoculturen van verscheidene boomsoorten voor, in alle stadia van ontwikkeling. De

grotere, aaneengesloten bossen in het gebied zijn heidebebossingen van recentere oorsprong op voedselarme bodems met veel naaldhout (vooral *Pinus*). In het noordwesten van het studiegebied is het landschap opener met voornamelijk grasland op voedselrijke bodems van fluviale oorsprong. Het schaarse bos in dit gebied bestaat voornamelijk uit loofhout.

In het zuidelijk deel van het studiegebied (145 km², waarvan 14% bos) zijn in 1994-98 jaarlijks systematisch vlakdekkende gegevens over Wespendifeën verzameld. In het noordelijk deel van het studiegebied, de resterende 215 km², werden in 1996 en 1998 karteringen van territoria en paren met jongen uitgevoerd. Uit de overige jaren zijn hier incidentele nestvondsten en toevallige waarnemingen van Wespendifeën in het broedseizoen bekend.

Methode

Algemeen Soortspecifieke inventarisatietrucs zoals beschreven door Bijlsma (1993), werden in deze studie toegepast om territoria vast te stellen en nesten op te sporen. Wespendifeën arriveren gewoonlijk in mei op de broedplaatzen, terwijl eind mei of begin juni de eieren worden gelegd. Bij goede weersomstandigheden zijn Wespendifeën in de periode voorafgaande aan de eileg te zien boven broed- en voedselgebieden, waarbij veel paarsgewijs wordt gevlogen. Deze waarnemingen zijn goed bruikbaar bij het karteren van territoria. Gedurende de eifase en het begin van de jongenfase gedragen Wespendifeën zich heimelijk. Pas na half juli wordt het karteren weer lonend omdat

dan vogels met jongen geregeld voedsel moeten aandragen. De niet-broeders en vogels met mislukte broedsels spenderen bij goed weer in deze periode veel tijd boven het bos.

Voor deze studie werd voornamelijk vanuit de toppen van hoge bomen geobserveerd. Verspreid over het gehele gebied werden waarnemingspunten met een gemiddelde tussenruimte van c. twee kilometer geselecteerd. In het zuidelijk deel van het studiegebied werden zo in 1994-98 territoria gekarteerd en nesten gezocht. Hiervoor werden ongeveer 20 waarnemingspunten ieder jaar tenminste één ochtend bemand. De werkelijke jaarlijkse inspanning is aan enige variatie onderhevig al naar gelang de weersomstandigheden in de zomer. De tijd die in boomtoppen werd besteed, ligt echter jaarlijks ongeveer op 35 uur in mei, 25 uur in juni, 55 uur in juli en 35 uur in de eerste weken van augustus. Dit betrof voornamelijk vroege ochtenden, direct na zonsopkomst (Wespendieven vliegen al vroeg!) tot het begin van de middag. In 1996 werd op vier extra dagen van zonsopkomst tot zonsondergang waargenomen bij reeds bekende nesten; zie onder activiteitsgebieden. Voor het vaststellen van paren is het nodig extra aandacht te besteden aan het onderscheid tussen mannen en vrouwen. In veel gevallen blijken vogels die samen vliegen namelijk van hetzelfde geslacht. Vooral mannen besteden veel tijd aan moeilijk te interpreteren vluchten met buurmannen en mannelijke passanten. Het geslachtsonderscheid werd gemaakt op grond van kleedkenmerken. Mannen hebben vaak een uitgesprokener tekening dan vrouwen, met een grijze kop en een duidelijke zwarte eindband aan de armvleugel die ook op de bovenzijde goed zichtbaar is (Forsman 1997, 1999). Verder is over het algemeen de afstand tussen eindband en de eerstvolgende band op de slag- en staartpennen bij vrouwen kleiner dan bij mannen. De bruikbaarheid van dit kenmerk is echter beperkt (zie van Manen & Bijlsma 1995 voor een studie aan de bandering van staartveren).

Nesten Door het karteren van voedselvluchten werden de paren met jongen opgespoord. Het missen van paren met jongen is onwaarschijnlijk door het intensieve karakter van de inventarisatie in de nazomer. Wel kunnen nesten van paren die in een vroeg stadium mislukt zijn onopgemerkt zijn gebleven omdat er slechts beperkt 'koud' naar nesten van Wespendieven is gezocht (het systematisch uitkammen van bospercelen zonder dat er directe aanwijzingen, zoals

een invliegende vogel, voor een nest zijn). In het studiegebied is door 15 waarnemers met wisselende inspanning naar nesten van dagroofvogels gezocht. Daarbij werden ook nesten van Wespendieven gevonden. Hierbij werden alle voor boombroedende roofvogels geschikte bospercelen doorkruist. Nesten van Wespendieven zijn in het algemeen echter zó moeilijk te ontdekken dat bij de inventarisaties vanaf de grond slechts enkele nesten werden opgemerkt. De gemiddelde jaarlijkse inspanning voor het vinden van nesten, inclusief de tijd die in boomtoppen werd doorgebracht en exclusief de tijd die aan andere soorten is besteed, lag rond de 200 uur per jaar. Indien nesten op tijd werden gevonden, dan werd er gemiddeld vijf keer per nest bijgeklommen om jongen te meten, te wegen en te ringen (gebaseerd op 19 nesten waarin jongen werden gemeten, gewogen en geringd). Controles in de eifase bleven op enkele uitzonderingen na beperkt tot controles vanaf de grond (het vaststellen van de aanwezigheid en het geslacht van een broedende vogel). Het broedsucces werd gecontroleerd door na het uitvliegen de omgeving van de nesten te af te zoeken. Bij zes laat gevonden nesten werd het aantal jongen vanaf de grond bepaald in verband met het risico van 'afspringen'. Wanneer in zo'n geval twee jongen werden waargenomen (4x) werd het broedsel als compleet beschouwd, omdat Wespendieven, voor zover beschreven, nooit meer dan twee jongen hebben. In twee gevallen met één jong werden op meerdere data pogingen gedaan een eventueel tweede jong te ontdekken.

Territoria en individuele herkenning Door de grote actieradius van de vogels en de overlap in activiteitsgebieden (Bijlsma 1991) is het onderscheid tussen territoria alleen te maken wanneer de waarnemer er in slaagt binnen hetzelfde seizoen individuele Wespendieven te herkennen. Dit is alleen mogelijk wanneer de vogel de waarnemer dicht benadert. Wespendieven komen vaak verbazingwekkend dicht bij de waarnemer vliegen wanneer deze zich in de buurt van het nest in een boomtop posteert. Hierdoor is het bij goede lichtomstandigheden vaak mogelijk gedetailleerde individuele kenmerken te onderscheiden. De tekening op de keel en borst bleek bijvoorbeeld individueel karakteristiek. Binnen hetzelfde broedseizoen vormt rui een belangrijke peiler voor individuele herkenning. Weinig Wespendieven zullen op hetzelfde moment exact het zelfde ruipatroon vertonen, bovendien



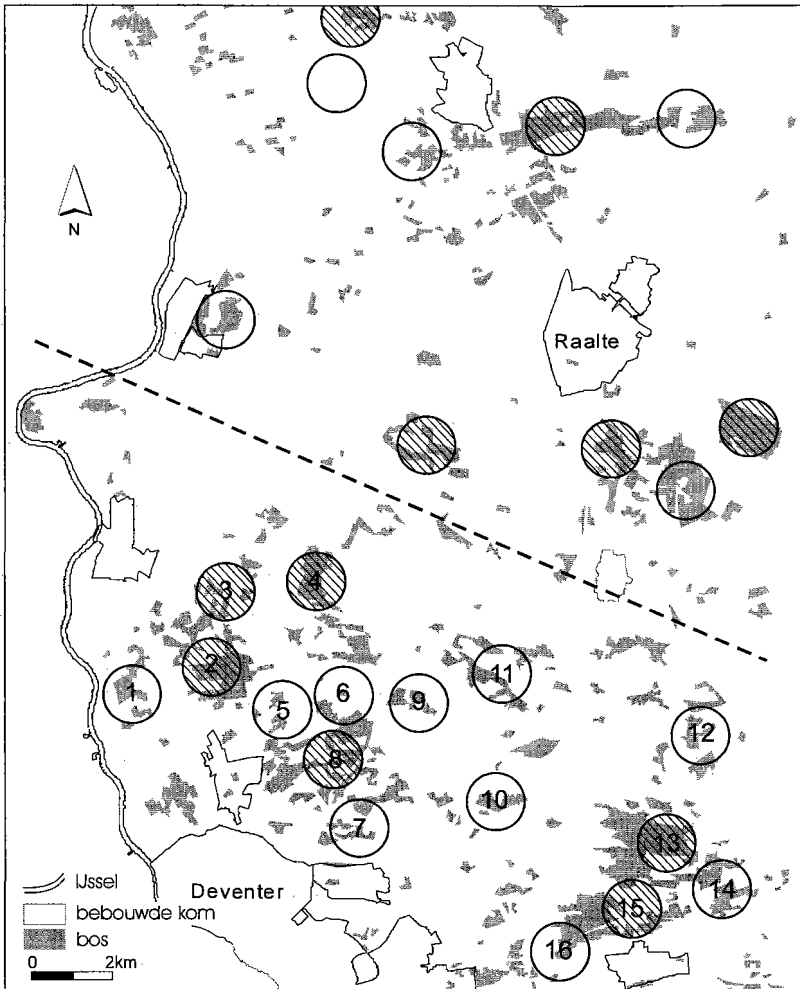
Wespendief, Berkenheugel augustus 1998 (Rob Bijlsma) *Honey Buzzard Pernis apivorus*

komt asymmetrie regelmatig voor. Een vogel met ontbrekende pennen in een vleugel is daarmee herkenbaar gedurende een periode van ten minste drie weken, en soms nog langer. Bij vrijwel iedere gelegenheid waarop Wespendieven voldoende goed werden gezien, werden aantekeningen of schetsen van individuele kenmerken gemaakt. Ter ondersteuning werd fotografie aangewend om kenmerken vast te leggen van negen verschillende vogels. De aantekeningen, schetsen en foto's werden gebruikt om territoria te onderscheiden. Vogels zonder nest zijn moeilijker te identificeren dan broedvogels omdat deze weinig reden hebben om de waarnemer dicht te naderen. Een Wespendief werd als 'territoriumhoudend' beschouwd wanneer ten minste twee waarnemingen van dezelfde vogel(s) met een tussenliggende periode van minimaal twee weken werden gedaan. Hierbij diende minstens één territoriumindicerende waarneming te zijn (vlinderen, zie Bijlsma (1993) voor beschrijving, of parallelen, waarbij beide partners als door een touwtje verbonden rondvliegen).

In alle goed onderzochte territoria bleken ook vogels zonder nest, maar met een min of meer vast activiteitsgebied, een partner te hebben. Dit is echter erg lastig vast te stellen omdat het

gedrag van deze categorie vogels complex en ondoorzichtig is. Gepaarde territoriale vogels zonder broedsel lijken, naarmate het seizoen vordert, steeds minder contact met elkaar te hebben, en meer contact met andere Wespendieven. In vijf gevallen waarin vogels evident individueel herkenbaar waren over verschillende jaren, werd echter bevestigd dat de paarrelaties van niet-broeders ook over een periode van meerdere jaren in stand kunnen blijven.

Naast broeders en niet-broedende territoriumhouders is er nog een derde categorie vogels te onderscheiden. Dit zijn vogels waarvan het activiteitsgebied niet vast lijkt te liggen. In de eerste jaren van deze studie werden geregeld vogels opgemerkt die later in het seizoen niet werden teruggevonden. Deze Wespendieven werden als passanten aangeduid. In 1996 en 1998 waren er echter twee gevallen van een verschuivend activiteitsgebied. Een individueel herkenbare, waarschijnlijk ongepaarde, vrouwelijke Wespendief, was in de eerste weken van juli 1996 aanwezig aan de oostkant van het studiegebied. Tegen het einde van juli en in de eerste weken van augustus was deze vogel dagelijks te zien aan de uiterste westgrens van het gebied, meer dan 15 km verderop. Dit ver-



Figuur 1. Succesvolle (gearcheerd) en niet-succesvolle territoria van Wespendien in het Sallandse studiegebied in 1996. Gebied ten zuiden van stippe lijn werd onderzocht in 1994-98, ten noorden ervan in 1996 en 1998. Territoriumnummers corresponderen met nummering in tabel 1. *Successful (hatched) and unsuccessful Honey Buzzard territories in the Salland study area in 1996. Area south of hatched line was studied in 1994-98, area north of line in 1996 and 1998. Numerals correspond with those in Tab. 1.*

schijnsel is moeilijk met zekerheid vast te stellen, maar verklaart wellicht de vele tientallen waarnemingen van Wespendien die slechts eenmalig of gedurende een korte periode in het studiegebied waren te zien.

Activiteitsgebieden Specifieke aandacht werd besteed aan de actieradius van individueel herkenbare vogels door in 1994, 1995, 1996 en 1998 tijdens boomtopsessies bij twee paren met jongen nauwkeurig in te tekenen waar de vogels met voedsel uit het bos omhoog kwamen. Wanneer een vogel met voedsel in de klauwen uit het bos omhoog kwam en naar het nest vertrok, werd de afstand tussen deze plek en het nest met behulp van een topografische kaart zo nauwkeurig mogelijk bepaald. Doordat het landschap relatief open is en een dicht wegennetwerk kent, leverde deze methode bruikbare resultaten op. De observaties van de twee

paren leverden 35 waarnemingen van voedselvluchten op. Van 24 vluchten was de herkomst bekend, zodat ze bruikbaar waren voor deze studie. Er werd hiervoor 124 uur verdeeld over 18 ochtenden en 4 min of meer volledige dagen waargenomen. Op vier ochtenden werd er met meerdere mensen tegelijk waargenomen, waarbij één waarnemer zich nabij het nest posteerde, en de andere waarnemers in boomtoppen op enkele kilometers afstand plaats namen. Waarnemingen van voedseldragende vogels werden na de waarnemingsessie met elkaar vergeleken aan de hand van de genoteerde tijden en vliegrichtingen.

Er werd gewoonlijk waargenomen op dagen met goede weersomstandigheden. Gemiddeld werd één voedselvlucht per 3,5 waarnemingsuren geregistreerd. Het is niet uit te sluiten dat een deel van de voedselvluchten is gemist. De kans is namelijk groot dat enerzijds van voed-

selvluchten over grote afstand de herkomst onduidelijk is gebleven, terwijl anderzijds vluchten over zeer korte afstanden gemakkelijk kunnen zijn gemist omdat de vogels beneden boomtop-niveau bleven. Van de 24 voedselvluchten is de herkomst in acht gevallen bepaald vanuit een boomtop in de directe omgeving van het nest (enkel korte afstanden). In elf gevallen werd één van de bewuste Wespddieven opgemerkt vanuit een boomtop buiten de directe nestomgeving. In vijf gevallen lukte het een van het nest vertrekkende Wespddief met auto (3x) of fiets (2x) door open landschap te volgen naar de locatie waar voedsel werd verzameld. Om de steekproef te vergroten werden negen losse waarnemingen van voedselvluchten van andere paren aan de dataset toegevoegd.

Observaties van voedselvluchten vormen slechts een fractie van de waarnemingen. Door alle waarnemingen van de individueel herkenbare vogels van de twee genoemde paren in 1996 op kaart in te tekenen en de buitenste waarnemingspunten met elkaar te verbinden, ontstaat eveneens een benadering van het activiteitsgebied van de afzonderlijke vogels.

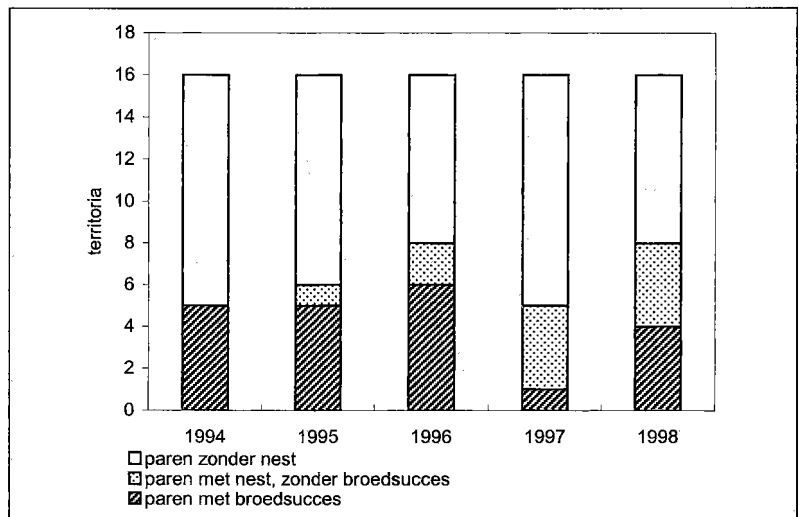
Resultaten

Territoria en nesten De verspreiding van Wespddieven in Salland laat een vrij constant patroon zien van territoria in de bosrijke delen van het studiegebied (figuur 1). Gedurende de vijf onderzoeksjaren was in het systematisch onderzochte gebied het aantal territoria ieder jaar gelijk (16); wel varieerde jaarlijks het aandeel paren dat jongen wist groot te brengen (figuur

2). Hoeveel van de paren zonder broedsucces wel een nest hadden, is onbekend. In vijf gevallen werd wel nestbouw waargenomen, maar werden waarschijnlijk geen eieren gelegd. Tot diep in de zomer werden deze nesten voorzien van vers groen. De afstand van een denkbeeldig centrum van een activiteitsgebied van een paar tot het centrum van het activiteitsgebied van het dichtstbijzijnde buurpaar bedraagt in het zuidelijk deel van het studiegebied vrij constant 2 tot 3 km. De dichtheid in dit gebied is 0,11 territorium per 100 ha landschap. In het noordelijk deel van het studiegebied is de dichtheid een fractie lager, mogelijk door een lager aandeel bos in het landschap. Hier kunnen echter door een lagere inventarisatiefrequentie paren zijn gemist.

De ruimtelijke verdeling van de nesten is minder gelijkmatig. In het gebied Oostermaet, in het zuidoosten van het studiegebied, was in verschillende jaren een cluster van drie nesten te vinden (in 1996 alle met eileg), met slechts enkele honderden meters tussen de nesten. Wespddieven bouwden hun nesten op goed verborgen plaatsen. In totaal werd in het zuidelijk deel van het studiegebied 30 maal een bezet nest gevonden. Het betrof hier 26 verschillende nesten; twee van de paren betrokken in meerdere jaren het zelfde nest (twee nesten 2 maal en één nest 3 maal). Afstanden tussen opeenvolgende broedplaatsen binnen hetzelfde territorium liepen op tot 2,5 kilometer. Negen nesten waren in een eerder jaar gebouwd door Buizerds *Buteo buteo* (3x), Haviken *Accipiter gentilis* (2x), Sperwers *Accipiter nisus* (1x) of Zwarte Kraaien *Corvus corone* (3x). Veertien van de 17

Figuur 2. Aantal territoria van Wespddieven in het zuidelijk deel van het studiegebied in 1994-98. Number of territories (hatched=successful, dotted=failed nest, unmarked=pair without nest found) of Honey Buzzards in the southern study area in Salland in 1994-98.



Tabel 1 Broedsucces (0, 1, 2j = resp. 0, 1 en 2 jongen) en nestboomsoort per territorium per jaar in het zuidelijk deel van het studiegebied. *Breeding success* (0, 1, 2j = 0, 1 and 2 fledglings) and *nesting tree species per territory per year in the southern part of the study area*. Pm = Douglas *Pseudotsuga menziesii*, Qr = Zomereik *Quercus robur*, Ps = Grove Den *Pinus sylvestris*, Pcs = Sitkaspar *Picea sitchensis*, Pca = Fijnspar *Picea abies*, Ld = Lariks *Larix decidua*.

| Terr. | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 |
|-------|-------|--------|--------|--------|--------|
| 1 | 2j Pm | - | - | - | - |
| 2 | 2j Pm | 2j Pm | 2j Qr | 0j Qr | 2j Qr |
| 3 | - | - | 2j Pm | - | 1j Pm |
| 4 | - | 0j Pm | 1j Pm | - | 0j Pm |
| 5 | - | - | - | - | - |
| 6 | - | - | - | - | - |
| 7 | - | - | - | - | - |
| 8 | 2j Pm | 2j Pm | 2j Pm | 0j Pm | 0j Pm |
| 9 | - | - | - | - | - |
| 10 | - | - | - | - | - |
| 11 | - | - | - | - | - |
| 12 | - | - | - | - | - |
| 13 | - | - | 0j Pm | 0j Pm | 1j Ps |
| 14 | 2j Ps | 2j Pm | 2j Pm | 0j Pm | 0j Pm |
| 15 | - | 2j Pca | 2j Pcs | 1j Pcs | 0j Ld |
| 16 | - | - | 0j Pca | - | 1j Pca |

door Wespddieven zelf gebouwde nesten zaten in Douglas *Pseudotsuga menziesii*, Sitkaspar *Picea sitchensis* en Fijnspar *Picea abies* (tabel 1). In deze boomsoorten kunnen Wespddieven hun nest goed verstoppen.

Reproductie In het zuidelijk studiegebied is gemiddeld in 24% van de in totaal 80 vastgestelde territoria met succes gebroed (ten minste één uitgevlogen jong). Het aandeel succesvolle broeders varieerde echter van 6 tot 38% per jaar (figuur 2). Directe gegevens over de achtergrond van het hoge aandeel paren zonder broedsucces ontbreken. Van de 12 broedsels die vanaf een vroeg stadium (eifase of kleine jongenfase) werden gevolgd, bleek de overlevingskans groot te zijn. Er werden elf nesten zonder broedsucces gevonden. In zeven gevallen werden waarschijnlijk in het geheel geen eieren gelegd, twee gevallen mislukten door voedselgebrek in de jongenfase (beide in 1997) en twee nesten werden gepredeerd, vermoedelijk door Haviken. Het lijkt waarschijnlijk dat in ruim de helft van de territoria in het geheel niet met broeden werd begonnen. Per succesvol broedgeval werden gemiddeld 1,74 jongen grootgebracht (14 maal 2 jongen en 5 maal 1 jong). Gerekend over het totaal aantal territoria

in het zuidelijk deel van het studiegebied is dit 0,41 jong per paar per jaar.

Activiteitsgebieden Voor de twee intensief gevolgde paren bedroegen de oppervlaktes van de minimale activiteitsgebieden 1550 en 1700 ha voor de mannetjes en 2500 en 2600 ha voor de vrouwtjes (figuur 3). De mediane lengte van voedselvluchten in de nestjongenfase, in vogelvlucht gerekend van nest tot foerageerplek, bedroeg respectievelijk 1,9 en 3,2 km voor de mannetjes en vrouwtjes (figuur 4). Dit verschil is significant (Man-Whitney U-test, $U=47,5$, $P < 0,01$). Van de vogels zonder jongen ontbreken systematische gegevens over de grootte van het activiteitsgebied. Uit waarnemingen van niet-broedende territoriale vogels komt echter ook een beeld van vaste verspreidingsgebieden, waarbij de grootte van die activiteitsgebieden niet kleiner lijkt dan dat van vogels met een broedsel. Zoals genoemd in de methode zijn er echter ook ongepaarde vogels die een variabel activiteitsgebied kunnen hebben.

Discussie

Territoria De Sallandse populatie Wespddieven lijkt stabiel. Het feit dat in het zuidelijk deel van het gebied ieder jaar 16 territoria in een vrij constant ruimtelijk patroon werden vastgesteld, wekt de indruk dat het beschikbare habitat volledig door Wespddieven is bezet. Deze populatiestudie beslaat echter slechts vijf jaren. Vergelijkbare studies in Duitsland (Kostrzewa 1991) en op de Veluwe (Bijlsma 1986) tonen op de lange termijn wel degelijk fluctuaties in het aantal bezette territoria. De constatering van Kostrzewa (1987) dat de territoriumdichtheid door de weersomstandigheden en wespstand wordt beïnvloed, kan niet worden bevestigd. In het vrijwel wespeloze seizoen van 1997 en het verregende 1998 werden in mei en juni toch weer 16 territoria vastgesteld. Wel vond vermoedelijk al begin juli zuidwaartse trek van Wespddieven plaats (eigen waarnemingen van 17 vreemde vogels in vijf overtrekkende groepjes). Waarschijnlijk was daarom bij de controles in juli en augustus bijna de helft van de territoria al verlaten. Een deel van de fluctuaties in andere studies is mogelijk terug te voeren op dit soort verschillen in trefkans gedurende het seizoen. Naast vroegtijdig vertrek uit de broedgebieden speelt daarbij het feit dat bij regenachtig weer Wespddieven veel beneden

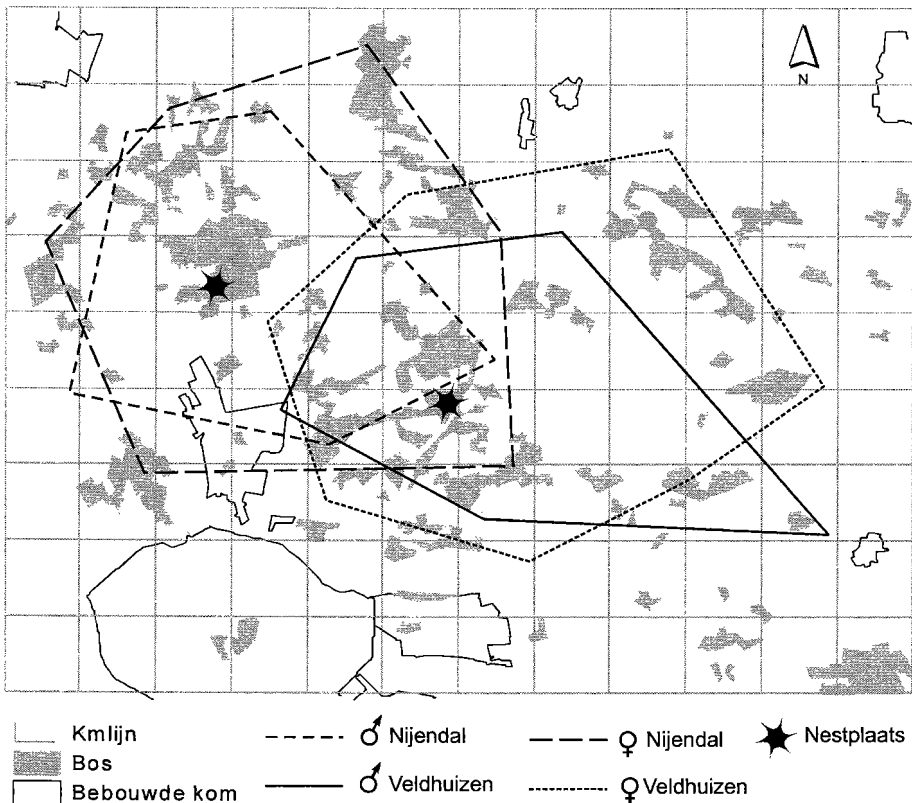
boomtopniveau blijven. Hierdoor neemt de trefkans eveneens sterk af (Bijlsma 1986).

De hoge dichtheid in het studiegebied staat niet op zichzelf. Ook ten zuiden van het studiegebied, in de noordelijke Achterhoek, werden vergelijkbare of zelfs hogere dichtheden aangetroffen (S. van Rijn). Op de ZW-Veluwe vond Bijlsma (1986) vergelijkbare dichtheden van 0,08 tot 0,15 paar per 100 ha. De gevonden dichtheid van 0,11 territoria per 100 ha is echter hoog in vergelijking met andere gebieden in Europa; de gemiddelde dichtheid in 11 studies bedraagt slechts 0,06 paar per 100 ha (overzicht in Kostrzewa 1985). Er lijkt echter sprake van een waarnemerseffect bij een aantal van deze studies (hoe groter het studiegebied hoe lager de dichtheid), waardoor de waargenomen dichtheid zeer waarschijnlijk achterblijft bij de werkelijkheid (R. Bijlsma).

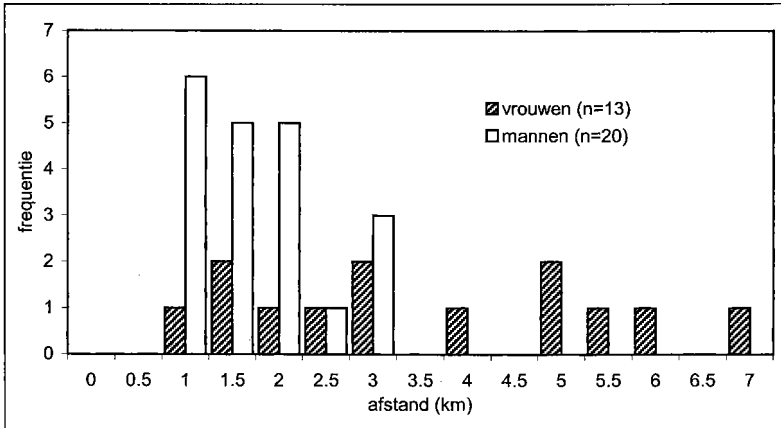
Broed- en voedselhabitat Bij de keuze van het broedhabitat hebben de Sallandse Wespendienven een sterke voorkeur voor dichte sparrenop-

standen, terwijl loofbos, in veel gevallen beschreven als broedhabitat bij voorkeur (o.a. Amcoff *et al.* 1994), wordt gemeden. De indruk bestaat dat deze voorkeur voor de meer dekking biedende sparren te maken heeft met de opkomst van de Havik, een bewezen predator van broedende Wespendienven en hun jongen. In Nederland werden in 1999 twee gevallen gemeld van door Haviken gepeudeerde nestjongen en twee gevallen van gepeudeerde adulten, waaronder één maal zelfs beide ouderdieren (Bijlsma 2000).

Slechts de directe omgeving van het nest wordt merkbaar tegen soortgenoten verdedigd (eigen waarnemingen). Het feit dat in het beschreven studiegebied nesten op slechts enkele honderden meters afstand van elkaar werden gevonden is hiervoor illustratief. Bij Wespendienven is geen sprake van exclusieve voedselterritoria; de overlap in activiteitsgebieden van dicht bij elkaar nestelende paren is groot. Indien ook de activiteitsgebieden van niet-broeders worden meegerekend, dan delen de paren hun



Figuur 3. Minimale activiteitsgebieden van twee paren Wespendienst in Salland in 1996, gebaseerd op waarnemingen van individueel herkenbare vogels. *Minimal range of activity of two Honey Buzzard pairs in Salland in 1996 (based on field observations of individually recognisable birds).*



Figuur 4. Lengte van voedselvluchten (afstand tussen vertrekpunt van foeraergeleplek en nest) van twee paren Wespendif met jongen in Salland in 1994-98, aangevuld met negen losse waarnemingen van andere paren. *Length of foraging flights (distance between approximate foraging site and nest) of two Honey Buzzard pairs with young in Salland in 1994-98, including nine flights of other birds.*

voedselterritoria zelfs over de gehele oppervlakte met soortgenoten. De gevonden waarden voor de activiteitsgebieden van gemiddeld 1625 ha voor twee mannetjes en 2550 ha voor twee vrouwtjes zijn enigszins vergelijkbaar met de bevindingen van Ziesemer (1997), die twee paren volgde met behulp van telemetrie. Ook hij vond een duidelijk groter activiteitsgebied bij vrouwtjes. Bijlsma (1991) registreerde een gemiddeld activiteitsgebied van 1411 ha voor vier mannetjes. Het onderzoek van Bijlsma werd echter uitgevoerd in min of meer aaneengesloten habitat, een grote Drentse boswachterij, terwijl het hier beschreven onderzoek en dat van Ziesemer (1997) plaats vonden in landschap met een veel lager aandeel bos. Aangezien Wespendife hun voedsel voornamelijk in het bos zoeken, zorgt het relatief weinig beboste leefgebied in Salland voor een noodzakelijkerwijs groter activiteitsgebied. Bovendien lijken de activiteitsgebieden van Wespendife te variëren met de jaarlijkse fluctuatie van het voedselaanbod, waardoor studies moeilijk met elkaar zijn te vergelijken. Waarom vrouwtjes een grotere activiteitsgebied dan mannetjes hebben is een raadsel. Wellicht blijven mannetjes liever dicht bij het nest om de directe omgeving van het nest te kunnen 'verdedigen' tegen andere Wespendife. Inderdaad blijken vooral de mannetjes tijd te besteden aan interactie met andere Wespendife in de omgeving van de nestplek (Ziesemer 1997). Van echte agressie lijkt echter geen sprake; Wespendife lijken geen bedreiging voor elkaars broedsels te vormen. Interacties tussen Wespendife moeten daarom wellicht meer in een sociale context worden gezien. Bij vrouwtjes werd bijvoorbeeld waargenomen dat ze in sommige gevallen kwamen buurten bij de nestplek van andere Wespendife, soms vele

kilometers van hun eigen nest verwijderd. De indruk bestond dat deze vogels heel goed op de hoogte waren van het feit dat zich hier een succesvol nest bevond. Interpretaties van dit soort waarnemingen berusten echter op speculatie.

Reproductie De gevonden extremen in het aandeel succesvolle broeders zijn waarschijnlijk terug te voeren op de talrijkheid van het belangrijkste voedsel: sociale wespen. In 1997, een uitgesproken slecht wespenjaar, vond groot-scheepse broeduitval plaats; alternatieve voedselbronnen zijn blijkbaar niet (meer) voldoende voorhanden (Bijlsma 1998). De achtergrond van het hoge aandeel niet-broeders bij de Wespendife is onduidelijk. Mogelijk staat de draagkracht van het gebied slechts het broeden van een deel van de populatie toe. In één geval (territorium 1) kwam een individueel herkenbaar mannetje dat de eerste twee onderzoeksjaren succesvol was het derde jaar niet meer terug en werd vervangen door een onbekende nieuwe man. Deze had in dat jaar (1996), ondanks het feit dat hij was gepaard aan een ervaren vrouw, geen broedsel. In dat jaar kwam het buurpaar (territorium 3), dat de twee jaren ervoor niet tot broeden overging, wel tot broeden. Deze anekdote kan een aanwijzing zijn dat de kans op succesvol broeden afhankelijk is van de concurrentiepositie ten opzichte van buurparen waarmee het voedselterritorium wordt gedeeld. Het zou echter ook kunnen zijn dat bij een soort als de Wespendife, met zo'n fijne afstemming van de partners op elkaar wat betreft het bebroeden van de eieren (volcontinu, maar toch afzonderlijk foeragerend), de vogels tijd nodig hebben om op elkaar (en het terrein) ingespeeld te raken.

Het feit dat ieder jaar slechts een deel van de aanwezige dieren tot broeden komt, terwijl de

aantallen niet teruglopen, duidt erop dat de overleving van volwassen dieren erg hoog moet zijn, tenzij rekrutering van elders plaatsvindt.

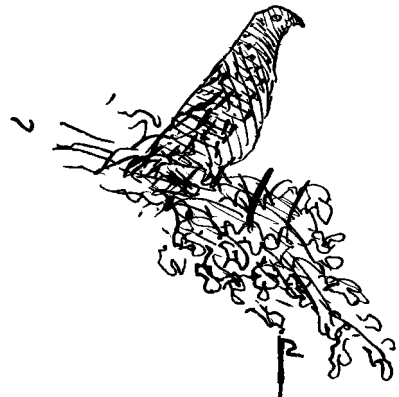
Dankwoord

Dank is er voor de mannen die zich specifiek met Wespddieven hebben bezig gehouden in Salland en de aangrenzende gebieden: Arnold Bakker, Hans Kleine Koerkamp, Jan Oosterman en Erwin Ruessink en Stef van Rijn en Ronny Hullegie. Verder dank aan iedereen die op enige andere wijze heeft bijgedragen: Emiel Blanke, Sjaak Bruggeman, Jan van Diermen, Joris Driessen, Fokko Erhart, Gerrit Gerritsen, Wil Gerritse, Amira Hasanovic, Herman Hazelhorst, Hugh Jansman, Michel Klemann, Wim Kolde-
wee c.s, Willem van Manen, Ton Schoorlemmer, Wouter Teunissen, Rob Versteeg, Peter Voskamp en Wouter Vrugink. Rob Bijlsma en Rob Vogel gaven bruikbaar commentaar op een eerdere versie van dit artikel.



Literatuur

- Amcoff M., Tjernberg M. & Berg Å. 1994. Bivråkens *Pernis apivorus* boplatsval. *Ornis Svecica* 4:145-158.
- Bijlsma R. G. 1986. Voorkomen en broedbiologie van de Wespddief *Pernis apivorus* op de Zuidwest-Veluwe en in de Zuidoost-Achterhoek. *Limosa* 59: 61-66.
- 1991. Terreingebruik door Wespddieven *Pernis apivorus*. *Drentse Vogels* 4: 27-30.
- 1993. Ecologische atlas van de Nederlandse roofvogels. Schuyt & Co., Haarlem.
- 1998. Invloed van extreme voedselschaarste op broedstrategie en broedsucces van Wespddieven *Pernis apivorus*. *De Takkeling* 6: 107-118.
- 2000. Trends en broedresultaten van roofvogels in Nederland in 1999. *De Takkeling* 8: 6-51.
- Forsman D. 1997. Identification, ageing and sexing of Honey Buzzard. *Dutch Birding* 19: 1-7.
- 1999. *The Raptors of Europe and the Middle East: A Handbook of Field Identification.* T & AD Poyser, London.
- Kostrzewa A. 1985. Zur Biologie des Wespenbussards (*Pernis apivorus*) in Teilen der Niederrheinischen Bucht mit besonderen Anmerkungen zur Methodik bei Greifvogeluntersuchungen. *Ökol. Vögel* 7: 113-134.
- 1987. Einflüsse des Wetters auf Siedlungsdichte und Fortpflanzung des Wespenbussards (*Pernis apivorus*). *Vogelwarte* 34: 33-46.
- 1991. Die Ökologie des Wespenbussards *Pernis apivorus* L. in der Niederrheinischen Bucht 1979 - 89: Dichte, Bruterfolg, Habitatpräferenzen und limitierende Faktoren. *Populationsökologie Greifvögel- u. Eulenarten* 2: 230-254.
- Manen W. van & Bijlsma R. G. 1995. Staartbandering bij adulte Wespddieven *Pernis apivorus* geeft



geen uitsluitel omtrent sexe. De Takkeling 3(2): 25-29.

Roberts S. J., Lewis J. M. S. & Williams I. T. 1999. Breeding European Honey-buzzards in Britain. *British Birds* 92: 326-345.

Ziesemer F. 1997. Raumnutzung und Verhalten von Wespenbussarden (*Pernis apivorus*) während der Jungenaufzucht und zu Beginn des Wegzuges - eine telemetrische Untersuchung. *Corax* 17: 19-34.

Population biology and landscape use of the Honey Buzzard *Pernis apivorus* in Salland

The population biology of Honey Buzzards was studied in two adjacent study areas in Salland (central Netherlands) of 145 km² (1994-98, southern part) and 215 km² (1996 and 1998, northern part) respectively. Scattered woodland covers 14% of the area, the rest is farmland (Fig. 1). Much time was spent in observing and describing territorial birds (plumage characteristics), resulting in location of home ranges and nests. Nests were checked by climbing during egg and/or nestling stage. Foraging flights were mapped from high observation points by following food-carrying adults (24 out of 35 flights could be used in this analysis, based on 124 observation hours).

During 1994-98 the population remained stable at 16 territorial pairs, all territories being occupied year after year (Fig. 2), even in years with poor breeding results. Spacing of territories was fairly constant, considering the distribution and availability of woodland (2-3 km between centres of territories in the south-

ern study area, average density 0.11 territory/100 ha). At one site, however, three nests were situated within a stretch of a single kilometre. In 1996 in each of these three nests eggs were laid. Fourteen out of 17 nests built by Honey Buzzards were situated in firs and spruces (Tab. 1). This preference can probably be explained by the concealment such trees offer against raiding Goshawks. Only two pairs used the same nest twice (2x) or three times (1x). Within the same territory, nests were up to 2.5 km apart in successive years. Two intensively studied pairs showed minimum home ranges of 1550 and 1700 ha for males and 2500 and 2600 ha for females (Fig. 3). Median distance of foraging flights during the nestling stage averaged 1.9 km in males and 3.2 km in females (Fig. 4).

On average, fledgelings were raised in 24% of the territories (6-38%; Fig. 2). The number of fledglings per successful nest averaged 1.71 (14x2, 5x1). Calculated for the southern study area (1994-98), on average 0.41 nestlings per pair were raised. Although some failed breeding attempts were recorded, it seems likely that most unsuccessful pairs did not produce eggs at all.