

Broedduur bij Sperwers *Accipiter nisus*: duur van de eifase en berekening van het legbegin

Jan van Diermen & Hans Donkers

In studies naar de broedbiologie van vogels wordt veel waarde toegekend aan het moment dat oudervogels kiezen om met hun broedpoging van start te gaan. De in de tijd variabele foerageercondities maken dat het voortplantingsresultaat samenhangt met de keuze van het (meest geschikte) begintijdstip. Toch beginnen niet alle Sperwers jaarlijks tegelijk met broeden. De variatie in kwaliteit van vogels, habitat en klimaat veroorzaakt een spreiding in startdatum en broedsucces binnen een populatie en tussen jaren. De in de loop van het seizoen afnemende legselgrootte is niet alleen afhankelijk van habitat en individu, maar ligt ook in de kalender (daglicht-periode) besloten.

In de door ons geraadpleegde literatuur vonden we geen aanwijzingen voor de aanwezigheid van seizoensvariatie in broedduur, ofwel in de lengte van de eifase bij de Sperwer. In dit artikel doen we verslag van de gemeten variatie in de duur van de eifase en verkennen we welke factoren hierin mogelijk een rol spelen. Tenslotte belichten we de nauwkeurigheid van verschillende berekeningswijzen van het legbegin bij de Sperwer met behulp van leeftijdsschattingen aan de hand van biometrie van nestjongen.

Definitie van broedduur, ligduur en eifase (waarover hebben we het)

In de handleiding voor roofvogelonderzoek (Bijlsma 1997: 60) wordt gesproken van broedduur of (beter) ligduur van het eerste ei. Immers, hoe lang een ei wordt bebroed kunnen we alleen met camera's of temperatuursensoren meten. Newton (1986) stelt dat de bebroedingsduur bij Sperwers van het vijfde of zesde ei meetbaar is omdat dit ei gelegd wordt op een moment dat het wijfje al met broeden is begonnen (aangenomen: vanaf het vierde ei). Hij nam een gemiddelde bebroeding van 33 dagen waar voor het laatste ei. De mate waarin tijdens de legfase al wordt gebroed, onderlinge verschillen in broedcapaciteit, type nest en klimatologische factoren veroorzaken wellicht samen de waargenomen variatie in 'broedduur'. Met de term ligduur wordt deze klip omzeild. Maar eigenlijk is de aanduiding 'ligduur-van-het-eerste-ei' alleen van toepassing wanneer dat eerste ei ook daadwerkelijk uitkomt. Bij Sperwers komt -onder andere- het eerste ei regelmatig niet uit. Daarom spreken wij hier over 'duur van de eifase' gedefinieerd als: het aantal dagen tussen het leggen van het eerste ei en het uitkomen van het eerste kuiken. Kort gezegd: eifase.

Materiaal en methode

Onze waarnemingen stammen uit de periode 1990-2001 uit studiegebieden in oostelijk en westelijk Noord-Brabant (resp. 117 en 32 nesten) en de zuidelijke IJsselvallei in Gelderland (7 nesten). In het kader van populatiestudies zochten wij in afgebakende gebieden alle sperwernesten en probeerden we die zo vroeg mogelijk na de nestbouwperiode

te controleren (van Diermen 1996, Donkers 1998). In meer dan de helft van de nesten konden we op die manier één of meer waarnemingen doen tijdens de eileg. Daarmee stelden we de legdatum van het op dat moment laatst gelegde ei vast met een fout van 0-1 dag. De volgende rekenwijze werd gehanteerd bij fysieke of andere controles.

- fysieke controles (beklimmen nestboom, controleren van eieren en nest op sporen van eibreek, temperatuurwaarneming): bij aantreffen van een incompleet legsel werd na 11.00 uur MEZT (Midden-Europese Zomer Tijd, dat is Universele Tijd 9.20 uur) aangenomen dat het laatste ei eventueel ook op de controledag zelf kon zijn gelegd. Volgens Ian Wyllie vindt de eileg meestal in de ochtend plaats, tussen ongeveer 1-4 uur na zonsopkomst; dit komt overeen met Newton's (1986) opmerking dat eileg gewoonlijk vóór het middaguur zijn beslag krijgt. De legdatum van het laatste ei werd dan vandaag of gisteren (controledatum minus 0.5 dag). Werd het nest vóór 11 uur MEZT 's-morgens gecontroleerd en was het legsel koud, dan werd aangenomen dat het laatst gelegde ei van gisteren of eergisteren was (controledatum minus 1.5 dag). Werd in een nest een opvallend warm en/of opvallend groenig gekleurd ei aangetroffen, dan werd dit geïdentificeerd als vers gelegd (legdatum laatste ei = controledatum). Dat laatste kon natuurlijk ook vastgesteld worden bij controles met een 24-uurs interval.
- optische controles (spiegel, camera, vanuit boom ernaast): het laatst gelegde ei in incomplete legfels werd bij controle vóór 11.00 uur MEZT op gisteren/eergisteren en na 11.00 uur MEZT op vandaag/gisteren gezet.

Voor het afleiden van het legbegin (legdatum eerste ei) werd voor elk ei na het eerste ei een interval van twee dagen gerekend (Newton 1986). Uit bovenstaande blijkt dat we nogal eens een legdatum eindigend op 0.5 dag hebben aangenomen.

Aan de eileg zelf hebben we weinig aandacht besteed. Mede (?) door de geringe controlefrequentie kwamen we maar sporadisch afwijkingen van de tweedaagse interval tegen. Het betrof tweemaal een driedaags interval na het eerste ei, eenmaal een driedaags interval na het derde ei, eenmaal een driedaags interval na het vierde ei, eenmaal een driedaags interval na het vijfde ei en eenmaal een interval van maximaal 36 uur na het tweede ei (dus korter dan de aangenomen 48 uur!). In alle gevallen was het aannemelijk dat de eieren van één en hetzelfde vrouwtje waren.

Rond de verwachte uitkomstdatum (vanaf vijf weken na het legbegin) controleerden we de nesten opnieuw, en stelden de leeftijd van kuikens vast met behulp van eigen kuikengroei-metingen uit 1990 en 1995-98 (gepubliceerd in Bijlsma 1997: 148-149). Een eerste leeftijdsbepaling werd afgeleid van de tarsusmaat (Bijlsma & van Diermen 1998).

Kuikens worden op ieder uur van de dag geboren, ook als het donker is. De toegekende leeftijd van een kuiken kent dus altijd een fout van 0-1 dag, bij hoge uitzondering hebben we kuikens binnen één nest op grond van directe waarneming een leeftijdsverschil van een halve dag toegekend.

Later werden de kuikens nog eens uitvoerig gemeten, soms wel negen maal, en in elk geval bij het ringen, meestal op een leeftijd van 14-21 dagen. Op die manier kregen we een beeld van de leeftijdsopbouw in een gezin. Voor elk nest berekenden we het leeftijdsverschil tussen het eerste en laatste kuiken (= uitkomstperiode) en het voorlaat-

ste en laatste kuiken. Leeftijdsverschillen tussen nestgenoten van twee dagen of meer zijn een directe aanwijzing voor het starten met broeden alvorens het legsel compleet is.

Resultaten

Van 156 nesten met een geobserveerd legbegin deden we metingen aan jongen. 81 legsels kwamen compleet uit (drie legsels telden slechts 1, 2 en 2 eieren). In negen gevallen betrof het een nalegsel, waarvan er drie geheel uitkwamen. Nalegsels behandelen we gescheiden, omdat ze van een -in fysiologische zin- aparte categorie Sperwers stammen. Voorts keken we naar het al of niet volledig uitkomen van legsels, legbegin en legselgrootte, leeftijd van het vrouwtje en de mate waarin eieren asynchroon uitkwamen. De leeftijd van het mannetje laten we buiten beschouwing. Jonge mannetjes kwamen alleen bij de Oost-Brabantse (12 van de 113) en Gelderse nesten voor (4 van 7) en veroorzaken bij het uitsplitsen naar legselgrootte en leeftijd van de partner erg kleine en selecte steekproeven. Ook eivolume laten we hier buiten beschouwing (van 70 legsels bekend).

Volledig uitkomen van legsels

In veel nesten komen niet alle eieren uit als gevolg van bijvoorbeeld sterfte van embryo's of eiverlies door schaalbreuk of predatie. Van 147 eerste legsels kwamen er 78 compleet uit (53%). Aan de hand van 5-legsels (grootste steekproef) gingen we na of deels- en geheel uitgekomen legsels zich beide lenen voor berekening van de duur van de eifase. Tabel 1 vat de gemiddelde eifases bij verschillend uitkomstsucces samen. Er blijkt geen aantoonbaar effect van het uitkomst-succes op de duur van de eifase, vooral omdat de geheel succesvolle legsels al zo'n enorme spreiding laten zien. We zien dan ook geen bezwaar om alle nesten samen in de berekeningen te betrekken.

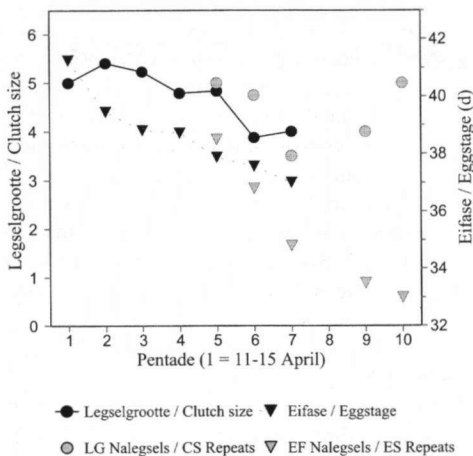
Tabel 1. Gemiddelde duur van de eifase in 5-legsels van Sperwers met verschillend uitkomst-succes; er was geen verschil aantoonbaar tussen volledig uitgekomen en deels uitgekomen legsels. *Mean egg stage (days between laying of first egg and hatching of first chick) in Sparrowhawks clutches (clutch size = 5) with and without egg loss; a significant difference was not apparent between fully and incompletely hatched clutches.*

Uitval (n ei) <i>Egg loss (n)</i>	Gemiddelde eifase (dagen) <i>Mean egg stage (days)</i>	Legsels <i>Clutches</i>	Standaardafwijking <i>SD</i>	Spreiding <i>Range</i>
3-4	39.25	4	1.84	37.0 - 41.5
2	38.13	12	1.36	33,0 - 41.0
1	39.06	19	0.95	37,0 - 40.5
0	38.06	42	1.78	33,0 - 43.0

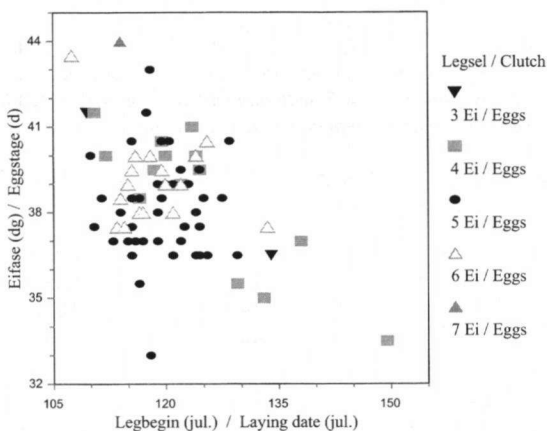
Legbegin en legselgrootte

De legselgrootte bij Sperwers neemt af met voortschrijdend seizoen. In onze selectie van nesten (die geen populatie vertegenwoordigt!) bedroeg de gemiddelde legdatum voor legsels van 6-7, 5, 4 en 3 eieren afgerond respectievelijk 28 april en 1, 4, en 6 mei. Met het afnemen van de legselgrootte neemt ook de duur van de eifase in de tijd

af (Figuur 1). Vreemde eend in de bijt zijn hier de nalegrels. Het zijn er maar negen, maar ze laten een sterke afname van het aantal eifase-dagen zien, schijnbaar ongeacht de legselgrootte, die eind mei juist bij de zeer korte eifase toeneemt.



Figuur 1. Gemiddelde legselgrootte (bereik 1-7 eieren) en gemiddelde duur van de eifase (bereik 32.5-44 dagen) per pentade van 11-15 april tot en met 31 mei-4 juni. Beide vertonen een geleidelijke afname, nalegrels kennen een sterk verkorte eifase, ongeacht legselgrootte. *Mean clutch size (range 1-7) and egg-stage (range 32.5-44 days), both declining as season progresses. Repeats show relatively short-lasting egg-stages irrespective of clutch size.*



Figuur 2. Eifase in volledig uitgekomen legfels van 3-7 eieren (n=78) met een legbegin variërend van 17 april tot 29 mei (Juliaanse datum 107-149). *Egg-phase in fully hatched clutches of 3-7 eggs (n=78), started between 17 April and 29 May (Julian dates 107-149).*

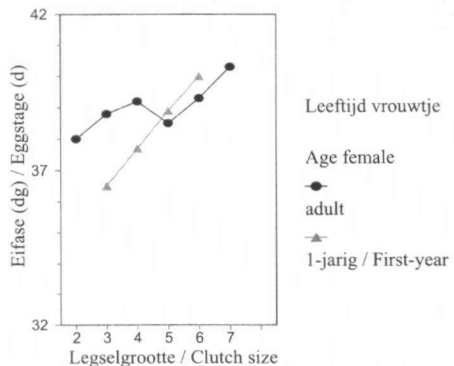
In Figuur 2 staan de eifase-waarden van alle volledig uitgekomen legfels afzonderlijk weergegeven (inclusief drie nalegels). Bij legfels met 5 eieren die geheel uitkwamen (n=43) ligt de gemiddelde waarde aanvankelijk steeds rond 38 dagen en treden hoge en lage uitschieters gelijktijdig op. Pas in mei nadert het gemiddelde de 37 dagen. Bij 6-legfels (n=18) ligt het zwaartepunt iets hoger, rond 39 dagen. Een midden mei begonnen 6-legsel had een opvallend kortere eifase (37.5 dagen). Meest markant is de verkorting van de eifase bij een later legbegin in 4- legfels (n=14), terwijl de vroeg gestarte 4-legfels juist een langere eifase hebben dan 5- en 6-legfels. Het feitelijke aantal eieren lijkt hier geen bepalende factor, eerder de leeftijd van het vrouwtje (zie hieronder) en de status van het legsel (eerste of naleg).

Leeftijd vrouwtje

Eerstejaars vrouwtjes zijn per definitie onervaren als broedvogel. Helaas scoren we van eerstejaars vrouwtjes minder vaak een geobserveerd legbegin. Dat is mede een gevolg van hun latere startdatum en de dan optredende vermoeidheid (bijhouden van veel nesten) bij de onderzoekers. Ook zitten ze vaak op nieuwe plekken en worden ze pas tijdens het broeden ontdekt (legsel al compleet). Jonge vrouwtjes zijn in onze steekproef dan ook ondervetegenwoordigd (14%).

Figuur 3 laat voor oude en jonge vrouwtjes de variatie in eifase bij verschillende legselgrootte zien. De eifase loopt bij de nieuwkomers keurig op met toenemende legselgrootte; bij adulte vogels versluieren de kleine legfels (2-4 eieren) het beeld enigszins. In een deel van deze gevallen weten we, of mogen we aannemen, dat er grotere of kleinere problemen met de voedselvoorziening speelden. Het gaat hier ten dele om (1) vogels met een legpauze, (2) nesten waaruit tijdens de eileg eieren verdwenen door predatie, (3) nesten waar pas met broeden werd begonnen nadat het laatste ei er al ten-

Figuur 3. Gemiddelde duur van de eifase (dagen) bij verschillende legselgrootte in eerste legfels van jonge en adulte sperwervrouwtjes. De eifase duurt langer bij grotere legfels. Dat verband is weinig consistent bij kleine legfels van adulte vrouwtjes (2-4 eieren). In deze groep zitten relatief veel vogels die problemen met het produceren van een (compleet) legsel hebben. Dat kan zijn door haperingen in de voedseltoevoer vroeg in het seizoen met als indirect gevolg predatie van eieren, maar ook door ouderdom (seniliteit). *Egg-stage (mean in days) and clutch size in adult and yearling Sparrowhawk females (only first clutches). Egg-stage on average increases with clutch size, but is less consistent in adults with small clutches (2-4) as some of these birds had trouble in producing eggs or protecting their eggs during the laying-period, linked with food shortage early in the season or senescence.*



minste een dag in lag of (4) nesten die wel vroeg werden gestart maar toch geen groot legsel opleverden. Al deze verschijnselen wijzen op voedselgebrek vroeg in het seizoen, of ouderdom van de vogels (seniliteit).

Voor jonge vrouwtjes is de drempel om te broeden hoger; alleen de betere dieren dringen door in de broedpopulatie waardoor mogelijk minder probleemgevallen in onze steekproef voorkomen. Het is verleidelijk om de kleine legfels van adulte vogels uit Figuur 3 weg te denken, wetende dat in deze groep nogal wat ondermaats presterende vogels voorkwamen. Dan rest een figuur met twee keer een keurig lijntje dat een langere eifase bij oplopende legselgrootte illustreert.

Asynchroon uitkomen van eieren

Sperwers beginnen met broeden voor het legsel voltallig is. Hoe dat precies in zijn werk gaat hebben we niet bekeken, maar het resulteert in een flinke variatie in geboortedata van kuikens binnen een nest. In legfels van 4, 5, 6 en 7 eieren was de spreiding resp. 1-3, 1-7, 2-8 en 5-10 dagen. De drie nalegfels zonder eiverliezen, alle van adulte vrouwtjes, deden er bij legselgroottes van 4, 4 en 5 respectievelijk 3, 3 en 2 dagen over om uit te komen. Dat wijst erop dat deze vogels hun eieren al tijdens de leg intensief bebroeden en zo de eifase bekorten. Ze hebben als het ware haast en lopen hiermee verloren tijd in. Tabel 2 vat de gemiddelde waarden samen voor compleet uitgekomen nesten. Grotere legfels en die van jonge vrouwtjes geven de grootste leeftijdsverschillen tussen kuikens.

Tabel 2. Uitkomstduur van eerste legfels (gemiddelde, in dagen) en leeftijdsverschil tussen het laatste en voorlaatste kuiken (gemiddelde, in dagen) van Sperwers zonder eiverliezen (exclusief nalegfels), gescheiden naar adulte en eerstejaars vrouwtjes. Het aantal legfels van jonge vrouwtjes is te klein om verschillen aan te tonen, maar asynchroon uitkomen is meer manifest in grotere legfels en bij jonge vrouwtjes, met een verhoogde kans op groeiachterstand voor de kleinste kuikens (nestdotjes). *Hatching periods of fully hatched Sparrowhawk clutches (excluding repeats) and age-difference between youngest and penultimate chick (means in days). Numbers of first-year female clutches are too small to draw firm conclusions. Asynchronous hatching is more pronounced in larger clutches and to some extent in first-year broods, increasing the risk of runting.*

Leeftijd vrouw <i>Female age</i>	Legselgrootte <i>Clutch size</i>	Uitkomstperiode <i>Hatching period</i>	Leeftijdsverschil <i>Age difference</i>	Legfels (n) <i>Clutches (n)</i>
Adult	2	0	0	2
Adult	3	2.0	2.5	1
	4	1.9	1.2	10
	5	3.2	1.7	37
	6	4.3	2.3	17
	7	5.0	2.0	1
Eerstejaars	2	-	-	0
<i>First-year</i>	3	1.0	0.5	1
	4	2.3	1.3	2
	5	3.3	2.1	5
	6	3.0	1.0	1
	7	-	-	0

Nalegsels

Omdat nalegsels een bijzondere plaats innemen, vatten we hier enkele feiten samen. Bij adulte vrouwtjes duurde de eifase in nalegsels gemiddeld 4 dagen korter dan in eerste legfels. De twee jonge vrouwtjes met een nalegsel kregen kuikens 37-39 dagen na het leggen van het eerste ei, geen merkbaar verschil met de eifase in eerste legfels. Volwassen vrouwtjes met een nalegsel doen, zo lijkt het, weer alsof ze jong zijn. Nalegsels gestart na midden mei kenden een eifase van slechts 34 dagen (gemiddeld 4 eieren, n=4), daarvóór 37 dagen (gemiddeld 4.8 eieren, n=5). Tabel 3 geeft de eifases per legfelgrootte voor eerste legfels en nalegsels.

Tabel 3. Eifase (dagen) in relatie tot legfelgrootte in eerste legfels (n=147) en nalegsels (n=9) van de Sperwer. Vrouwtjes met nalegsels starten sneller met broeden, resulterend in een kortere eifase. *Egg stage period (days) and clutch size in first clutches (n=147) and repeats (n=9) of Sparrowhawks. On average, females laying repeats are more hurried to start incubation, resulting in a shorter egg-stage period than in females laying first clutches.*

Legfelgrootte <i>Clutch size</i>	Gemiddelde eifase eerste legfels (n±SD) <i>Mean egg stage first clutches (n±SD)</i>	Gemiddelde eifase nalegsels (n±SD) <i>Mean egg stage repeats (n±SD)</i>
1	40.5 (1, 0.00)	-
2	38.2 (2, 3.54)	-
3	38.3 (4, 3.30)	37.0 (1)
4	38.8 (23, 1.65)	34.4 (4, 1.75)
5	38.5 (75, 1.63)	36.8 (3, 3.33)
6	39.4 (40, 1.70)	36.5 (1)
7	40.3 (2, 5.30)	-

Discussie

Hoe belangrijk of relevant is het om precies de legdatum van het eerste ei van een sperwervrouwtje vast te stellen? Newton *et al.* (1986, 2000) konden diverse verbanden tussen legbegin, dispersie en overleving aantonen. Inmiddels is uit deze en tal van andere studies gebleken dat 'eerder' vaak in meer dan één opzicht 'beter' betekent. Vroege starters produceren meer eieren en krijgen meer jongen die ze beter kunnen voeden. Die jongen hebben met een betere conditie een grotere kans op zelfstandig overleven en soms ook aantoonbaar betere kansen op reproductie. Met een nauwkeurige berekening van het legbegin is dan ook veel gewonnen. Niettemin is studie naar de periode voorafgaande aan de broedtijd (territorialiteit, gebruik van habitat), in de broedtijd (welk voedsel, efficiënt gebruik van voedselpieken?) en kort erna (dispersie, dichtheidsafhankelijke concurrentie) minstens zo belangrijk om te begrijpen hoe processen in populaties werken. De voortplantingsstadia die met controles van de nestinhoud nauwkeurig te volgen zijn, worden voorafgegaan en gevolgd door periodes waarin de verrichtingen van een paartje moeilijker zijn te kwantificeren. Telemetrisch onderzoek in Schotland gaf aan dat sperwermannetjes in aaneengesloten bosgebied de periode voor de eileg min of meer territoriaal zijn en een relatief klein activiteitsgebied benutten (Mar quiss & Newton 1982). Het hangt dan van de rijkdom van dit habitat en van de activiteiten van

het vrouwtje zelf af hoe vroeg met de eileg gestart kan worden. Welk voedsel de jongen in het nest krijgen, is ook afhankelijk van het legbegin en van jachthabitat of prooispectrum (Geer 1981). In late nesten in Wytham Wood in Engeland was het gemiddeld prooigewicht hoger en werd minder efficiënt gebruik gemaakt van de (voedsel-)piek van uitgevlogen mezen. Newton (1978) vond betere jongengroei in nesten met een regelmatige aanvoer van kleine prooi in tegenstelling tot de situatie bij een minder regelmatige aanvoer van grote prooien. Deze bevindingen geven aan dat kuikens uit vroegere nesten al in het nest beter af zijn dan jongen uit late nesten.



Eerstgeboren sperwerkuiken van c. 10 uur oud in 5-legsel van een eerstejaars vrouwtje, Bedafse Bergen, Noord-Brabant, om 8.40 uur Universele Tijd op 11 juni 1988 (Jan van Diermen). Twee eieren zijn aangepikt, één ei piepte en één ei kwam niet uit. De kom is gemaakt van berkentakken en gevuld met een keurig bedje van schilfers van grove den. *First-born Sparrowhawk chick of some 10 hours old, in a clutch of 5 (2 eggs pipping, 1 cheeping, 1 silent) of a first-year female on nest in Scots pine, province of Noord-Brabant, at 8.40 UT on 11 June 1988.*

Na het uitvliegen bedelen de jongen nog enkele weken om voedsel. Ook dan is het moeilijk vast te stellen hoeveel tijd en energie ouders in hun jongen investeren, wat de kwaliteit of conditie van de jongen is en op welk moment ze daadwerkelijk zelfstandig worden (Wyllie 1985, Frumkin 1994). Het zou kunnen dat daar de verschillen het meest geprononceerd zijn: de vroege starters kunnen hun jongen sneller los laten, de late starters moeten hun jongen na het uitvliegen extra lang verzorgen, ook al omdat een deel van hun inspanningen aan kleptoparasitaire jongen afkomstig van andere nesten ten goede komt (Frumkin 1994). Een deel van deze tijdsgebonden effecten wordt gecompenseerd door met het vorderen van het seizoen een kleiner broedsel groot te brengen. In algemene zin lijkt het voor Sperwers van belang vroeg te starten en scheppen Sperwers die eerder starten dan hun naaste burens de beste kansen voor hun nakomelingen (Newton & Rothery 2000). In 1986 toonden Newton & Moss al aan dat sperwers uit grotere broedsels beter overleven. In feite was hier de relatie met een vroege geboortedatum ook al te zien (grotere broedsels komen gemiddeld vroeger in het seizoen voor), maar werd deze niet getest (Newton & Moss 1986). Ook voor Noord-Brabantse jonge Sperwers bleek een vroege geboorte (hier geassocieerd met de nabijheid van een dorp) tot grotere overlevingskansen te leiden (van Diermen 1996).

Conclusies

De benedengrens van de eifase moet samenvallen met de bebroedingsduur van een ei. Onze waarden van 33-37 dagen als benedengrens voor verschillende selecties van vijfleghsels komen overeen met de waarden van Newton (1986: 32-35 dagen voor laatste ei) en Brown (1925: 33-37 dagen voor het eerste ei, 32-35 dagen voor laatste eieren; 3 nesten). Sperwers die laat leggen -in het bijzonder die met een nalegsel- compenseren hiervoor ten dele met een kortere eifase, zó kort zelfs dat die amper langer duurt dan de benodigde tijd om een ei uit te broeden. Of er naast het beginnen met broeden tijdens de leg (met een groter leeftijdsverschil tussen de kuikens als gevolg) nog een ander mechanisme is dat hiertoe leidt, weten wij niet.

Voor het berekenen van het legbegin komen verschillende benaderingen in aanmerking. Een universele maat voor Sperwers zou de geboortedag van het oudste kuiken minus 38.5 of 39 dagen kunnen zijn (in plaats van 40 dagen als in Bijlsma 1997). Ook kan per legselgrootte een maat voor de eifase worden gedefinieerd: 38 dagen voor legsel kleiner dan 4 eieren, 39 dagen voor vroege 4-legsels van adulte vrouwtjes (tot c. 6 mei), 36 dagen voor 4-legsels van jonge vrouwtjes en voor nalegsels (vanaf c. 6 mei), 38.5 dag voor 5-legsels, 39 dagen voor 6-legsels en 40 dagen voor 7-legsels.

De gehanteerde methoden voor het berekenen van het legbegin met behulp van de leeftijd van jongen van Newton (33 dagen broedduur voor het laatste ei plus twee dagen leginterval voor elk na het eerste ei gelegd ei), Werkgroep Roofvogels Nederland (geboortedag eerste kuiken - 40 dagen), en een uit onze bevinding voortkomende methode (geboortedag eerste kuiken minus 38.5 dagen) geven volgende verschillen met het geobserveerde legbegin (Tabel 4).

Tabel 4. Berekening van het legbegin bij Sperwers (120=30 april) volgens verschillende methoden, afgezet tegen het waargenomen legbegin (gebaseerd op 156 nesten). *Different methods of calculating onset of laying in Sparrowhawks (120=30 April), as compared to the observed laying date (based upon 156 nests with observed laying date).*

Method	Gemiddeld legbegin (dagen, \pm SD) <i>Mean laying date (days, \pmSD)</i>	Verskil met waarneming <i>Difference from observed</i>	Spreiding <i>Range</i>
Waargenomen <i>Observed</i>	120.9 (\pm 7.24)	-	
Newton (1986)*	121.1 (\pm 7.23)	0.2	-7.0/7.5
Bijlsma (1997)**	119.5 (\pm 6.49)	-1.4	-7.5/4.0
Dit stuk <i>This paper</i> ***	121.0 (\pm 6.49)	0.1	-6.0/5.5

* Legdatum = ([geboortedatum laatste kuiken] - 33 dagen - (legselsgrootte - 1)*2)

*Laying date = ([birthdate last chick] minus 33 days minus (clutch size-1)*2).*

** Legdatum = (geboortedatum oudste kuiken - 40 dagen)

Laying date = (birthdate oldest chick minus 40 days).

*** Legdatum = (geboortedatum oudste kuiken - 38.5 dagen)

Laying date = (birthdate oldest chick minus 38.5 days).

Daaruit blijkt de methode 'Bijlsma 1997' de grootste afwijking ten opzichte van het waargenomen legbegin geeft, met in veel gevallen een te vroeg berekend legbegin. De methode van Newton is meer toegesneden op legsels waarvan het laatste ei uitkomt en geeft soms problemen bij uitval van eieren; de maximale afwijking van het waargenomen legbegin bedraagt een week. De uit dit artikel afgeleide methode benadert het waargenomen legbegin iets beter en kan met verschillende waarden per legselsgrootte worden verfijnd.

Dank

Voor nestcontroles, gezelschap en hulp in het veld bedanken we Gertrude van den Elzen, William van de Velden, Jan van de Tillaert en Aart Dekkers. Rob Bijlsma deed verhelderende tekstvoorstellen.

Summary: Incubation period in Sparrowhawks *Accipiter nisus*: duration of egg stage and method of calculating onset of laying

The period between laying of the first egg and hatching of the first chick varies between nests (i.e. females) and within clutches. In the present study on Sparrowhawks, carried out in three regions in The Netherlands during 1990-2001, this interval is christened 'egg-stage'. From the study sites, 156 nests were selected in which egg laying was observed. The egg stage was found to range between 32.5 and 44 days (mean 38.6 days) (Fig. 2). On average, the egg stage in first layings was of shortest duration in clutches of 2-3 eggs (38.2-38.3 days, n=6). Clutches of 5 eggs (i.e. the most common clutch size in our Sparrowhawks, with 48% of the sample of 156 nests) showed a slightly more prolonged egg stage (38.5 days), further increasing to 39.4 and 40.3 days in respectively clutches of 6 eggs (n=40) and 7 eggs (n=2). The egg stage did not differ much in 5-egg clutches that hatched completely or partly (Table 1).

Clutches of 4 eggs did not fit this pattern, with an egg stage of 38.8 days. However, within this group first-year females showed a much shorter egg stage than adult females, viz. respectively 37.7 days (n=5) and 39.2 days (n=18) (Fig. 3). We had indications that these adult females suffered from inadequate food supply (laying interval >2 days, egg predation during laying, hesitant start of incubation after laying of the ultimate egg); it is also possible that senility played a role.

Within each clutch size category, the egg stage shortened with progressing season. The correlation between egg stage and clutch size, as found in first layings, was absent in repeat layings (Fig. 1). Late-laying females partly compensated their late onset by commencing incubation during egg laying, thus shortening the egg stage but increasing the age-difference between chicks and with a higher incidence of runts. This strategy was most clearly found in adult females producing a repeat laying (n=7); on average, such clutches hatched 4 days earlier than similar clutches in first layings.

These data indicate that the duration of the egg stage is correlated with the date at which laying is initiated, and consequently also with clutch size. To back-calculate onset of laying from the age of the oldest chick in the nest (assuming this to concur with the first-laid egg, which is not always true), we propose either a fixed egg stage of 38.5 days, or a gliding scale of 36-40 days depending on clutch size. Ideally, in clutches of 4 eggs a distinction should be made between early adult starters on the one hand, and late starting first-years and repeat layings on the other hand. The present proposal of an egg stage of 38.5 days between first egg and first chick came closest to the observed interval as compared to several other methods of back-calculating onset of laying (Table 4).

Literatuur

- Bijlsma R.G. 1997. Handleiding veldonderzoek Roofvogels. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Brown R. H. 1925. The incubation- and fledging-periods of the Sparrow-Hawk. *Brit. Birds* 19: 153- 155.
- van Diermen J. 1996. Sperwers in dorpen, cultuurland en bos. *De Levende Natuur* 97: 43-51.
- van Diermen J. 1998. Seksen van sperwerkuikens. *Op Het Vinkentouw* 86: 27-31.
- Donkers H. 1998. Onderzoek naar Sperwers *Accipiter nisus* in westelijk Noord-Brabant. *De Takkeling* 6: 79-85.
- Frumkin R. 1994. Intraspecific brood parasitism and dispersal in fledging Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Ibis* 136: 426-433.
- Geer T. 1981. Factors affecting the delivery of prey to nestling sparrowhawks (*Accipiter nisus*). *J. Zool. Lond.* 195: 71-80.
- Newton I. 1978. Feeding and development of Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) nestlings. *J. Zool. Lond.*: 184: 465-487.
- Newton I. & Moss D. 1986. Post-fledging survival of sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in relation to mass, brood-size and brood composition at fledging. *Ibis*: 128: 73-80.
- Newton I. 1986. *The Sparrowhawk*. Poyser, Calton.
- Newton I. & Rothery P. 2000. Post-fledging recovery and dispersal of ringed Eurasian Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *J. Avian Biol.* 31: 226-236.
- Wyllie I. 1985. Post-fledging period and dispersal of young Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Bird Study* 32: 196-198.

Adres: JvD, Bonendaal 6, 7231 GG Warnsveld (E-mail: jdiermen@zonnet.nl).