

Biologie van Wespddieven *Pernis apivorus* in het oerbos van Białowieża

Willem van Manen

Als het allemaal niet meezit in het leven, dan kun je blijven mokken, maar ook kun je een sabbatical nemen en op zoek gaan naar een vrouw. Raak je daarbij verzeild in het oerbos van Białowieża, wat ligt dan meer voor de hand dan wespddiefonderzoek? Pas na vier jaar ging ze met me mee, vandaar dat de gegevens voor dit onderzoek de periode 2003-06 bestrijken.

Vier jaren zijn lang genoeg om verschillende omstandigheden in het terrein tegen te komen, en een aardig beeld te krijgen over hoe de Wespddief gedijt in een habitat dat waarschijnlijk nog het meeste lijkt op de bossen die enkele duizenden jaren geleden het grootste deel van de gematigde zone van Europa bedekten (Williams 2000). Hoe zouden de Wespddieven het daar doen in vergelijking met de op arme zandgronden aangeplante bossen van Drenthe en de Veluwe, waar ik tot dan toe onderzoek deed en in de toekomst nog onderzoek zou doen (van Manen 2000, van Manen *et al.* 2011)?

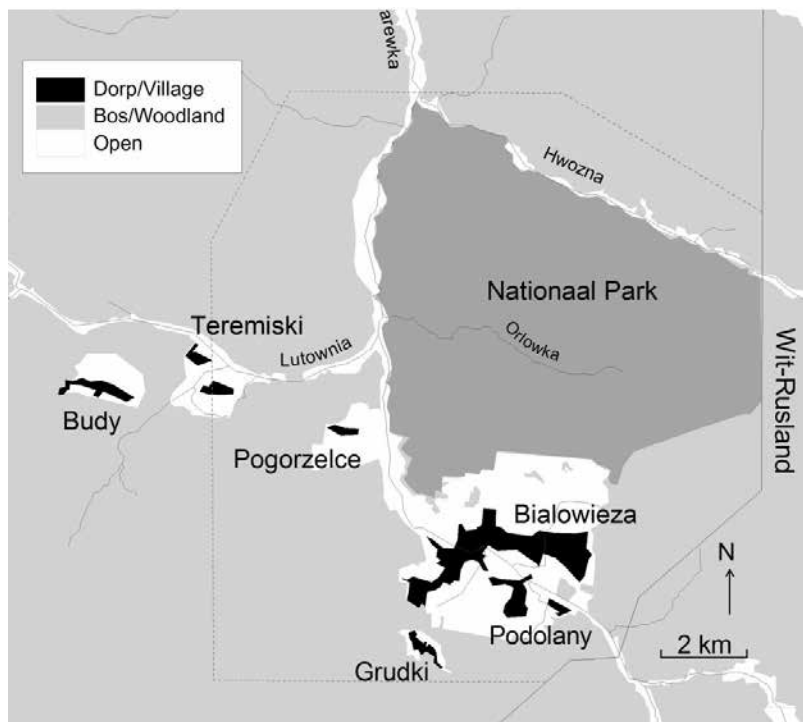
Onderzoeksgebied

Het onderzoeksgebied ligt middenin het bijna 1800 km² grote Białowieża-bos, dat voor de helft in Polen ligt en voor de andere helft in Wit-Rusland (52°41'N, 23°05'O). Het strikte reservaat (5000 ha) van het bekende Białowieża Nationaal Park, waarvan wordt gezegd dat het het grootste fragment laaglandoerbos van Europa is, is onderdeel van het onderzoeksgebied (Figuur 1 en 3).

Het gebied dat op Wespddieven werd onderzocht, heeft een oppervlakte van 131.6 km². Het grootste deel (84%) is bedekt met bos, 13% is open en bestaat voornamelijk uit graslanden en akkers die uit productie zijn genomen. In de beekdalen bestaat het grootste deel uit zeggenmoeras, met hier en daar elzenbroekbos dat opruikt richting de beken. De drogere voormalige landbouwgronden zijn begroeid met ruderaal vegetatie, maar soms ook met jonge bosopslag van voornamelijk berk en soms grove den of fijnspar. Ongeveer 2.5% bestaat uit dorpen met hun karakteristieke houten huisjes, aangrenzende tuinen en boomgaarden.

Binnen het strikte reservaat zijn de drogere gronden begroeid met door ouderdom ineenslopende percelen grove den *Pinus sylvestris* en in veel gevallen door letterzetter aangetaste opstanden van Fijnspar *Picea abies*. Op de hierdoor ontstane open plekken slaat een dichte laag Haagbeuk *Carpinus betulus* op. Vochtiger gronden zijn begroeid met gemengd bos van oude (jonge komen nagenoeg niet voor) Zomereik *Quercus robur*, Haagbeuk, Fijnspar en lokaal Linde *Tilia cordata*, Esdoorn *Acer pseudoplatanus* en Iep *Ulmus glabra*. De tweede boomlaag in deze opstanden bestaat vooral uit Linde en Haagbeuk. Op nattere plekken staat een mix van Zwarte Els *Alnus glutinosa*, Es *Fraxinus excelsior* en vaak ook Fijnspar. Ongeveer een derde van het gebied is droog, een derde vochtig en een derde nat, al kan de verhouding sterk variëren naar

gelang regen- en sneeuwval. Een struiklaag ontbreekt veelal, alleen Hazelaar *Corylus avellana* is soms talrijk, vooral in de vochtiger delen. In de vochtige delen is de bosbodem in het vroege voorjaar bedekt met een bloementapijt, met als meest opvallende soorten Bosanemoon *Anemona nemorosa*, Klaverzuring *Oxalis acetocella* en Daslook *Allium ursinum*. Later in het voorjaar komt op veel plekken brandnetel *Urtica dioica* op: deze soort ontbreekt in de droge delen, maar is talrijk in de vochtige delen van het terrein (Tomiałojć 1991, Wesolowski & Tomiałojć 1995).



Figuur 1. Omgeving van het onderzoeksgebied met belangrijkste dorpen, beken/rivieren en het strikte reservaat van het Nationaal Park (donkergrijs). *The study area Białowieża National Park (dark grey) is surrounded by extensive forests, clearings and small villages.*

Buiten het Nationaal park komen fragmenten voor die sterk doen denken aan het strikte reservaat, met een gevarieerde bosstructuur, veel boomsoorten, oude bomen afgewisseld met jonge, en een plaatselijk rijke struik- en kruidlaag. Aanzienlijke lapen bos zijn echter veel monotoner, waarbij drogere delen worden gedomineerd door Fijnspar en natte door Zwarte Els.



Delen van het productiebos, grenzend aan het Nationaal Park, zijn er nauwelijks van te onderscheiden. Białowieża 364, 8 augustus 2006 (Foto: Willem van Manen). *Some parts of the commercial forest surrounding the National Park can be hardly distinguished from it. Białowieża 364, 8 August 2006.*

Werkwijze

Om de territoria in kaart te brengen klom ik in oude Fijnsparren die tot 55 m hoog worden en soms ver boven de rest van het bos uitsteken. Vanuit de top scande ik met een 10x30 kijker over het bos om vliegende Wespdieven op te sporen. Bij goed zicht kon ik de meeste vogels tot op 1.5 km afstand makkelijk ontdekken. Tot een afstand van 2.5 km waren Wespdieven betrouwbaar op naam te brengen, en het volgen van Wespdieven lukte tot ongeveer 3 km afstand. Om het onderzoeksgebied dekkend te onderzoeken, heb ik ‘getopt’ vanuit bomen die 2-3 km van elkaar stonden. Vanuit een boom observeerde ik 30-390 minuten. In 2003-06 inventariseerde ik op die manier respectievelijk vanuit 60, 42, 56 en 34 bomen, met een totale tijdsinvestering van respectievelijk 170, 118, 167 en 110 uur. In juli bracht ik 388 uur in boomtoppen door, in augustus 128 uur, in juni 30 uur en in mei 24 uur.

Indien mogelijk werden vogels op sekse gebracht en werden aantekeningen gemaakt van individuele kenmerken als kleuren en patronen van het verenkleed (vooral bij de variabele mannen) en rui patronen (vooral bij de sterker ruiende vrouwen). Uiteraard werd er gelet op eventuele prooi in de poten. Vogels werden zo lang als mogelijk gevolgd, al werd in geval van sterk treuzelende exemplaren vaak tussendoor gescand

op andere vogels. De plek waar vogels werden opgemerkt en de plek of richting waarin ze verdwenen, werden bepaald met behulp van een kompas. Afstanden werden geschat, waarbij de ervaring uit Nederland goed van pas kwam (fouten in afstandsbepaling resulteren in extra uren, en soms dagen, zoekwerk). Vanaf 2004 legde ik de positie van de zitboom vast in een GPS.



Een blik over het bos geeft een goed beeld van de diversiteit in boomsoorten en van de vele staande dode bomen. Białowieża reservaat 370a, 5 juli 2006 (Foto: Willem van Manen). *View over canopy showing diversity in tree species and an abundance of standing dead trees. Białowieża, strict reserve 370a, 5 July 2006.*

Vogels die prooi dragen, zijn indicatief voor een nest met jongen. Wanneer ze de prooi stijf onder de staart houden, zoals ze vaak doen met een kleinere wespennoot, kan deze licht over het hoofd worden gezien, zelfs door een ervaren waarnemer. Daarom werden alle vluchten die min of meer in een rechte lijn verliepen en eindigden in het bos, als mogelijke vlucht van nestplaats naar foerageerplaats of vice versa geïnterpreteerd. Begin- en eindpunten van dergelijke vluchten werden dubbel gecheckt vanuit een boomtop in de buurt, totdat de aanwezigheid van een nest met jongen kon worden bevestigd of uitgesloten.

In geval van een voedseltransport trachtte ik het nest te vinden door het maken van kruispeilingen en door dichterbij de vermoedelijke nestplaats een boomtop op te zoeken. Op het gevaar af te dicht bij het nest te zitten en daardoor het gedrag van de vogels te beïnvloeden, verstopte ik me soms tussen de takken van de zitboom op een lager punt. Na verloop van tijd werd dan stevast de angst te groot dat ik dingen zou missen of al had gemist, waardoor ik geleidelijk hoger ging zitten of meer takken verwijderde, waardoor ik bijna steeds open en bloot eindigde. Het vinden van een nest kostte vanaf het moment van eerste waarneming 1-4 dagen. In drie gevallen

werd na waarneming van een voedseltransport geen nest gevonden. In één geval stopten de transporten abrupt, maar werden op deze plek nog wel vogels waargenomen. Vermoedelijk is de broedpoging hier mislukt ten tijde van mijn zoekactie. In een tweede geval gingen de voedseltransporten naar het midden van het meest natte en afgelegen deel van het strikte reservaat. Alleen al het bereiken van deze plek kostte meer dan twee uur ploeteren door modder en zwermen steekmuggen. In 2003 heb ik het hier opgegeven, maar in 2004 vond ik het nest (in een berk) na vier dagen zoeken. Het derde geval van een niet-gevonden nest betrof een vrouwtje, dat met haar prooi Wit-Rusland binnenvloog. De meeste nesten met jongen werden vanuit verschillende posities “gepeild”. De gegevens van GPS-gezenderde vogels in Nederland hebben de activiteits- en verspreidingspatronen bevestigd die door middel van het veldwerk vanuit boomtoppen waren gevonden (van Manen *et al.* 2011). Het is daardoor niet aannemelijk dat ik (veel) nesten met jongen heb gemist.



Het zoeken van wespndiefnesten in oerbos valt niet mee, vooral omdat het bosbeeld iedere 50 m sterk verandert en het moeilijk is om je te oriënteren. Białowieża reservaat 399a, 17 augustus 2006 (Foto: Willem van Manen). *Searching for Honey Buzzard nests in primeval forest is hard work, especially because every 50 m the scenery may change dramatically. Białowieża, strict reserve 399a, 17 August 2006.*

Op veel plekken werden wel Wespndieven waargenomen, maar ontbraken aanwijzingen voor een nest met jongen. Het ging om baltsende mannetjes, al dan niet vergezeld van een wijfje. Deze vogels werden op basis van individuele kenmerken en/of uitsluitende waarnemingen van elkaar en van de vogels met nesten onderscheiden. De plekken waar deze vogels het bos ingingen of er uit opkwamen, of de plekken waar vlak boven de boomtoppen werd gevlienderd, beschouwde ik als de centra van territoria. In

slechts enkele gevallen werden in deze territoria nesten gevonden, meestal nadat het blad van de bomen was gevallen. Aan de hand van mannetjes met GPS-dataloggers op de Veluwe konden we vaststellen dat mannetjes zonder nest er in de zomer een relatief klein en duidelijk afgebakend territorium op nahouden, wat niet kan worden gezegd van vrouwtjes, die zowel met als zonder een nest met jongen lange zwerftochten kunnen ondernemen tot resp. 60 en 100 km van het nest (van Diermen *et al.* 2009, ongepubliceerde data).

Van de nesten werd de nestboomsoort, de hoogte boven de grond en de positie van het nest in de boom (tegen hoofdstam of op zijtak) genoteerd. Reeds bekende nesten werden eind juni gecontroleerd en in geval van een bezet nest werden eieren opgemeten. Nadat jongen waren uitgekomen, controleerde ik de nesten iedere 4-5 dagen, waarbij ik noteerde of, en welke van de, ouders present waren bij of op het nest. Jongen werden gemeten (maximale vleugellengte) en gewogen, de dikte van de krop geschat op een schaal van 0 (leeg) tot 2.5 (uitpuilend). Voedselresten werden gedetermineerd tot op de soort(groep). In geval van intacte vogels en kikkers werden deze gewogen en gemeten. Van wespenraten werd, indien mogelijk, de diameter bepaald. Bij iedere controle verwijderde ik voedselresten van het nest. Het legbegin van de paren is terugge-rekend aan de hand van de vleugellengte van het oudste jong tijdens de eerste meting, met behulp van de tabel in Bijlsma (1997).

Bij de uitwerking van de populatie zijn alleen de gegevens van binnen het vastomlijnde onderzoeksgebied gebruikt, hierboven beschreven “onderzoeksgebied” (Figuur 3). Bij overige broedbiologische gegevens (legbegin, groei jongen, voedsel) zijn ook gegevens van enkele nesten buiten het vaste onderzoeksgebied gebruikt.

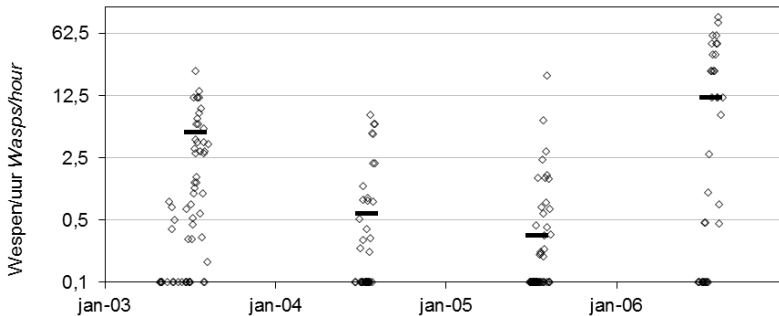


Lindes beklimmen kan lastig zijn, maar wanneer ze schuin staan, zoals deze, valt het mee, omdat de mosgroei ervoor zorgt dat de bast dun blijft en klimijzers goed grip hebben. Białowieża 370, 19 juni 2004 (Foto: Willem van Manen). *Climbing a Linden may be tricky, but when leaning a little, like this one, the moss keeps the bark thin so that the pickles won't slip. Białowieża 370, 19 June 2004.*

Wespenaanbod

Om een indruk te krijgen van het aanbod van wespen in het gebied, telde ik de wespen die foerageerden in dezelfde boomtoppen van waaruit ik Wespendienven observeerde. In veel gevallen kon ik de soort niet vaststellen, maar duidelijk was dat het meestal ging om Gewone Wesp *Vespa vulgaris* en in mindere mate om Rode Wesp *V. rufa*. Duitse Wesp *V. germanica* waren algemeen in het dorp Białowieża en in het boerenland grenzend aan het oerbos, maar werden zelden aangetroffen in het bos zelf. Middelste Wesp *Dolichovespula media* en Hoornaar *Vespa crabro* kwamen voor in het bos, maar zijn niet tijdens het boomtoppen waargenomen. De door mij verzamelde wespenaantallen zullen dus vooral betrekking hebben gehad op Gewone Wesp en Rode Wesp en in een enkel geval veldwespen *Polistes* spp.

In mei en juni zag ik nauwelijks wespen vanuit de boomtoppen. De aantallen begonnen toe te nemen in juli en bereikten een piek aan het eind van juli of begin augustus. In 2006 waren wespen het meest talrijk, in 2004 en 2005 waren ze relatief schaars (Figuur 2).



Figuur 2. Aantal wespen per uur observatie vanuit boomtoppen; balkjes geven het gemiddelde in juli. In verband met logaritmische schaal zijn nul-waarnemingen op 0.1 gesteld. *Number of wasps per hour; counted in spruce tops when observing Honey Buzzards. Dashes represent the mean number in July. Because of logarithmic scale, zero-observations have been substituted into 0.1.*

Aanwezigheid van andere roofvogelsoorten en predatoren

Wespendienven deelden het studiegebied met (eigen schattingen en tellingen van paren/tellingen van paren in 1981-94 door Pugacewicz (1997)): Grauwe Kiekendief *Circus pygargus* (1/0), Havik *Accipiter gentilis* (7/11), Sperwer *A. nisus* (10/19), Buizerd *Buteo buteo* (50/92), Schreeuwarend *Aquila pomarina* (9/18), Boomvalk *Falco subbuteo* (5/4) en Raaf *Corvus corax* (10/15). Van de Oehoe *Bubo bubo*, die wel voorkomt in Oost-Polen, is onbekend of hij voorkomt in het onderzoeksgebied.

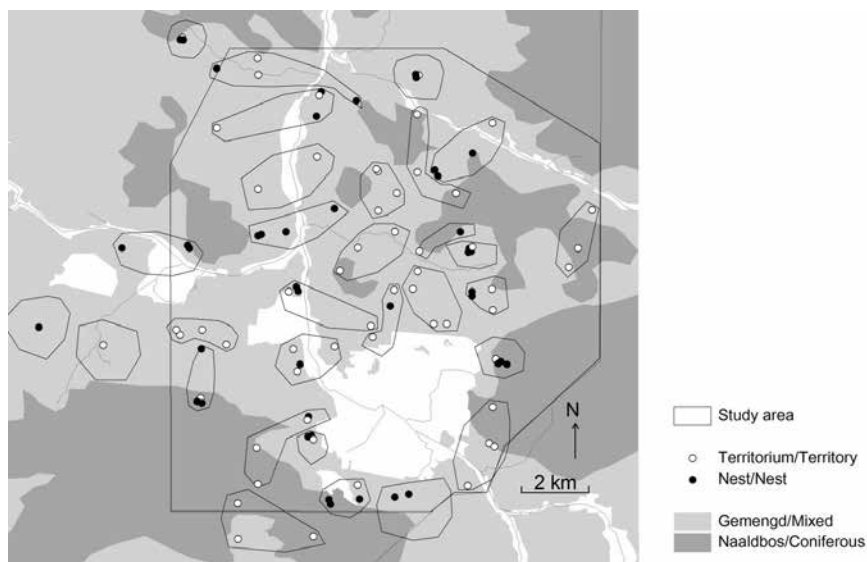
Tussen genoemde soorten en de Wespendienven werden nauwelijks interacties waargenomen. Het is niet aannemelijk dat er verder sprake was van concurrentie om ruimte, bijvoorbeeld nestplaatsen, vanwege de overvloed daaraan. In enkele gevallen

werden nesten van Wespandief gespreid door Haviken. De enige andere potentiële predator van Wespandieven is de Boommarter *Martes martes*, waarvan de dichtheid in het strikte reservaat wordt geschat op 3.6-7.6 individuen/10 km² (Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998). Predatie van Wespandieven door Boommarter werd niet met zekerheid vastgesteld gedurende het onderzoek.

Resultaten

Verspreiding en dichtheid

Gedurende de vier jaren van onderzoek werden 26 territoria vastgesteld, daarvan 16 in vier jaren, 7 in drie jaren en 3 in twee jaren. Territoria (zonder nestvondst) die in slechts in één seizoen werden vastgesteld (3 in 2003 en 1 in 2006) zijn buiten beschouwing gelaten, want de kans is vrij groot dat deze berusten op onterechte interpretaties van waarnemingen. Omdat sommige paren niet in alle jaren binnen de grenzen van het onderzoeksgebied zaten (Figuur 3), ga ik bij berekening van de dichtheid uit van 25 paren, resulterend in een dichtheid van 16.7 paar/100 km².



Figuur 3. Verspreiding van territoria van Wespandieven in het onderzoeksgebied (omlijnd) in 2003-06. Territoria zijn geclusterd op basis van nabijheid en uitsluiting binnen jaren. Clustering zegt dus niets over plaatstrouw of leefgebied van individuen of paren. *Distribution of territories of Honey Buzzard in the Białowieża study area (outlined) in 2003-06. Polygons join nearest territories in different years (and account for exclusive observations within year). A polygon does not necessarily involve the same individuals in successive years, nor does it express shape or size of the real territory/home range.*

De territoria waren tamelijk gelijkmatig over het gebied verspreid, al lijkt er een tendens aanwezig om grotere oppervlaktes naaldbos te vermijden. Er was geen verschil in dichtheid tussen het strikte reservaat (oerbos) en de productiebossen daarbuiten. Ook was er geen sprake van voorkeur of vermijding van open terrein, beekdalen of menselijke bewoning (onder de voorwaarde dat bos aanwezig was). Afstanden tussen buurparen varieerden van 520 tot 4080 m (gemiddeld 1680, SD=640, N=99). Tussen nesten (zonder dat er andere territoria tussenin zaten) varieerde de afstand van 520 tot 2760 m (gemiddeld 1440, SD=720, n=18).

Nesten

Inclusief enkele nesten buiten de grenzen van het onderzoeksgebied (Fig. 3), werden 29 verschillende nesten gevonden. De meeste (17) werden in 2003-06 slechts eenmaal gebruikt, 11 nesten werden tweemaal gebruikt en één driemaal. Het moge duidelijk zijn dat het gemiddelde nestgebruik sterk kan zijn beïnvloed door de duur van de onderzoeksperiode. In 2011 zaten bijvoorbeeld jongen op een nest dat in 2003 bezet was en op dat moment al een oud nest betrof. De meeste nesten waren van oorsprong door Wespddieven gebouwd. Eén nest was eerder gebruikt door een Buizerd en aan één nest kon aan het materiaal in de basis worden afgelezen dat het door een Raaf was gebouwd. Dit nest zat uitzonderlijk hoog op 37 m in een fijnspar waar ooit de top was uitgebroken. Het nest zat tussen vijf zijtakken die de functie van top hadden overgenomen. Toen de Raaf deze plek gebruikte, was de situatie waarschijnlijk nog wat opener, maar op het moment dat de Wespddieven het overnamen, was het een beschutte plek zonder veel uitzicht rondom.



Typische nestplaats van Wespddief in kroon van Linde en omringd door maretakken. De jongen zijn resp. 28 en 29 dagen oud. Białowieża reservaat 286a, 31 juli 2006 (Foto: Willem van Manen). *Typical nest site of Honey Buzzard, high up in Lindens and surrounded by Mistletoe. The young are resp. 28 and 29 days old. Białowieża, strict reserve 286a, 31 July 2006.*

Nesten zaten op 14-37 m hoogte, gemiddeld op 20.9 m (SD=4.7, N=29). In de meeste gevallen (18) was het tegen de hoofdstam gebouwd, zesmaal in een vork van drie of meer takken en vijfmaal op één of enkele min of meer horizontale zijtakken op enige afstand van de hoofdstam. Bijna zonder uitzondering waren de nesten gebouwd op posities die goed waren afgeschermd tegen de middagzon.

Binnen het strikte reservaat (het oerbos) was Linde de meest gekozen nestboom (Tabel 1). Ook buiten het reservaat werden vaak Lindes uitverkoren, in oenschouw genomen dat deze nutteloze boomsoort, waarvan alleen de bast ooit werd gebruikt voor schoenen, in productiebos vrijwel niet voorkomt. Esdoorn werd zowel binnen als buiten het reservaat veel gebruikt in verhouding tot beschikbaarheid. Buiten het reservaat werd Fijnspar vaker als nestboom gebruikt dan verwacht, maar binnen het reservaat werden in deze boomsoort geen nesten gevonden. Berk en Els werden proportioneel min of meer conform hun beschikbaarheid gebruikt als nestboom. Het enkele broedgeval in een Es is vreemd, want deze nogal kale boom biedt in het algemeen geen beschutte nestplaatsen. Ook in dit geval was het nest matig afgeschermd en van de weeromstuit makkelijk zichtbaar vanaf de grond. Zomereik, Haagbeuk, Ratelpopulier *Populus tremula* en Grove Den werden binnen dit onderzoek niet als nestboom gebruikt, maar waren volop aanwezig. Zomereik en Grove Den werden wel door andere roofvogels en door Raven als nestboom gebruikt.

Tabel 1. Beschikbaarheid van boomsoorten en keuze van nestboom door Wespendien in het strikte reservaat (9 nesten) en in de bossen daarbuiten (20 nesten). Beschikbaarheid naar Jędrzejewska & Jędrzejewski (1998), licht veranderd om cijfers te krijgen voor Esdoorn, Linde, Berk en Ratelpopulier. *Availability of tree species and choice of nesting tree species by Honey Buzzards within the strict reserve (N=9) and in the forest bordering the strict reserve (N=20). Availability after Jędrzejewska & Jędrzejewski (1998), slightly modified to get values for Maple, Linden, Birch and European Aspen.*

Boomsoort <i>Tree species</i>	Reservaat <i>Reserve</i>		Overige bossen <i>Other woodland</i>	
	Beschikbaar (%) <i>Available (%)</i>	<i>Pernis</i> <i>apivorus (%)</i>	Beschikbaar (%) <i>Available (%)</i>	<i>Pernis</i> <i>apivorus (%)</i>
Zomereik <i>Quercus robur</i>	20	0	11	0
Haagbeuk <i>Carpinus betulus</i>	19	0	2	0
Fijnspar <i>Picea abies</i>	16	0	25	50
Zwarte Els <i>Alnus glutinosa</i>	12	11	20	10
Grove den <i>Pinus sylvestris</i>	11	0	28	0
Es <i>Fraxinus excelsior</i>	6	0	2	5
Esdoorn <i>Acer pseudoplatanus</i>	5	11	0	15
Linde <i>Tilia cordata</i>	5	67	0	15
Berk <i>Betula spec.</i>	4	11	6	5
Ratelpopulier <i>Populus tremula</i>	4	0	6	0

Broedsucces

Van tien nesten die voorafgaand aan het broedseizoen waren gevonden, werd één verlaten in de eifase. In de overige negen werden jongen geboren, die in acht gevallen uitvlogen. Vanwege de gevolgde methode (zoeken naar succesvolle nesten in de jon-

genfase) is het dus waarschijnlijk dat het aantal eileggende paren en het aantal paren met jongen (Tabel 2) systematisch is onderschat. De mate waarin valt waarschijnlijk mee, vanwege het hoge broedsucces van de paren waarvan de nesten tijdens de eifase werden gecontroleerd en waarvan 80% jongen grootbracht. Ook het aantal gevonden nesten in de tabel is een onderschatting, want dat werd in dit onderzoek sterk bepaald door het aantal paren dat jongen grootbracht.

In het onderzoeksgebied legde in 2003-06 tenminste 37% van de paren eieren, kwamen bij 36% van de paren de eieren uit en bracht 29% van de paren jongen groot. Verliezen in de eifase werden veroorzaakt door verlaten van het legsel (1) en (buiten onderzoeksgebied) predatie (1). Nesten mislukten in de jongenfase vanwege predatie door Havik (1), predatie door onbekende predator (1), het ineensstorten van een enorme Linde gedurende zwaar onweer, waarbij een zware tak uit de kruin de lager gelegen zijtak, waarop het nest lag, meesleurde (1) en onbekende redenen, vermoedelijk predatie (3).

Tabel 2. Broedbiologische parameters van Wespddieven in Białowieża in 2003-06. Aantal nesten, nesten met eieren en nesten met jongen is waarschijnlijk onderschat (zie tekst). Parameters of the breeding population in Białowieża 2003-06. *Number of nests refers to the number that was found. Breeding attempts that failed during incubation (with eggs) or in the early nestling stage may have been systematically underestimated.*

Jaar	Year	2003	2004	2005	2006	Total
N Paren*	<i>N Pairs*</i>	25	24	22	19	90
N Nesten*	<i>N Nests*</i>	11	13	10	5	39
N met eieren*	<i>N with eggs*</i>	11	9	9	4	33
N met jongen*	<i>N with young*</i>	11	9	9	3	32
N succesvol*	<i>N successful*</i>	10	7	6	3	26
Legbegin	<i>Onset laying</i>	25-5	22-5	22-5	2-6	25-5
Jongen/nest	<i>Young/nest</i>	1.89	1.88	1.67	2.00	1.84
Uitgevl./succ.	<i>Fledglings/succ.</i>	1.78	1.86	1.83	2.00	1.86
Uitgevl./paar*	<i>Fledglings/pair*</i>	0.71	0.54	0.50	0.32	0.54
Conditie**	<i>Condition**</i>	100.2	100.8	94.5	102.1	99.2
Presentie ouders (%)	<i>Presence parents (%)</i>	46.6	56.3	25.0	56.5	46.8

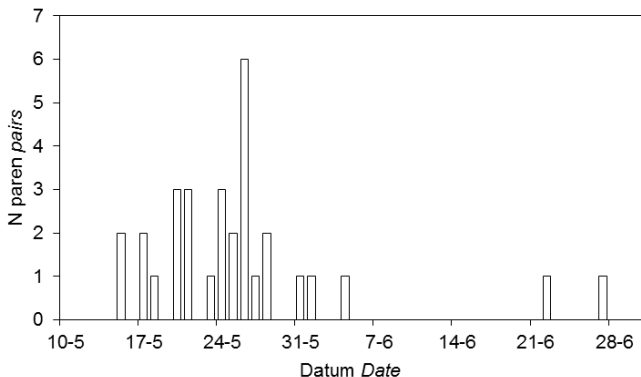
*= In vaste onderzoeksgebied (Fig. 3). *Only within study area (Fig. 3).*

**= Conditie van jongen, % van gemiddelde, berekend als residu ten opzichte van polynome regressielijn door data in Figuur 6. *Condition of young, % of mean, calculated as residual from polynomial regression through data in Fig. 6).*

Legbegin en aantal eieren en jongen

Legsels werden gestart tussen 15 mei en 27 juni (gemiddeld 25 mei, SD=9.27, N=31) (Figuur 4). In de achtereenvolgende jaren werden eerste legsels gestart op 15 mei in 2003 en 2004 en op 17 mei in 2005 en 2006. In 2003-2005 was het legbegin behoorlijk gesynchroniseerd met als laatste data resp. 4 juni, 27 mei en 26 mei, maar in 2006 begonnen twee paren uitzonderlijk laat (22 en 27 juni). Er zijn geen aanwijzingen gevonden dat het in deze gevallen ging om vervolglegsels.

In de tien nesten die tijdens de eifase werden gecontroleerd, lagen in alle gevallen twee eieren. De afmetingen van 19 eieren bedroegen 51.2 ($SD=2.44$) x 41.4 ($SD=1.73$). Het aantal jongen in de nesten bedroeg 5×1 en 27×2 (en $4 \times$ onbekend), resulterend in 1.8 jong per nest. Dit is een minimum, want veel nesten werden later in de jongenfase gevonden, zodat er eerder al jongen konden zijn gestorven of verdwenen.



Figuur 4. Legbegin van Wespndieven in het onderzoeksgebied in Białowieża in 2003-06. *Onset of laying of Honey Buzzards in the Białowieża study area in 2003-06.*



Kaïnistisch gedrag wordt zelden gezien bij Wespndieven. Hier zit een twee dagen oud jong zijn 1.5 dagen oude nestgenoot op de huid. Beide jongen vlogen uit, Białowieża 338a, 1 juli 2004 (Foto: Willem van Manen). *Siblicide is rarely observed in Honey Buzzard. Here a chick of two days old attacks its sibling of 1.5 days. Both chicks fledged. Białowieża 338a, 1 July 2004.*

Eieren die niet uitkomen blijven bij Wespeneieren vaak lang in het nest liggen, zelfs tot na het uitvliegen van het jong. Dit verschijnsel werd tijdens dit onderzoek in het geheel niet waargenomen.

Partiële verliezen kwamen tot stand door sterfte tijdens het uitkomen (1), predatie van het jongste jong door een Havik, predatie na het uitvliegen van het oudste jong en predatie van een jong na het uitvliegen. Het aantal uitgevlogen jongen bedroeg 4x 1 en 24x 2 en 2x onbekend, gemiddeld 1.86 (SD=0.36). Binnen het onderzoeksgebied werd gemiddeld 0.54 jong per paar grootgebracht (1.83 jongen per succesvol nest).

Groei van de jongen en presentie van ouders bij het nest

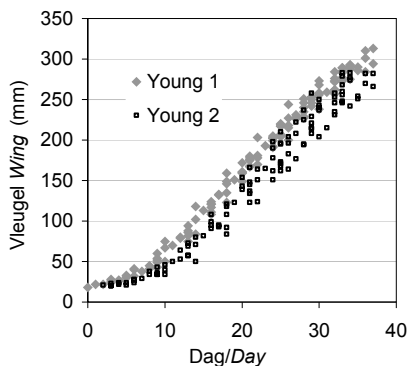
Berekend op basis van vleugellengte tijdens de eerste meting van de jongen bedroeg het leeftijdsverschil tussen de nestgenoten gemiddeld 2.7 dagen. Er bestond geen verschil in groeisnelheid tussen het eerste en tweede jong (Figuur 5), want beide curves verlopen even steil. Ook in de ratio tussen vleugellengte en gewicht, die kan worden gezien als maat voor de conditie van het jong, is geen verschil op te merken tussen de eerst- en latergeborene (Figuur 6).

Tussen jaren waren wel verschillen. De conditie van de jongen, uitgedrukt als residu ten opzichte van de gemiddelde groeicurve (gesteld op 100) van alle metingen van jongen (bij vleugellengtes >30 mm), bedroeg in 2003 100.2 (SD=7.7, N=58 metingen bij 12 jongen), in 2004 100.8 (SD=10.0, N=77 metingen bij 15 jongen), in 2005 94.5 (SD=8.0, N=42 metingen bij 14 jongen) en in 2006 102.1 (SD=11.1, N=66 metingen bij 7 jongen). De jongen in 2005 waren gemiddeld fors lichter dan in de andere jaren.

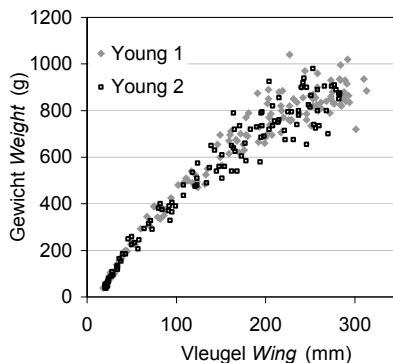


Jong van 36 dagen op het voormalige ravennest, 37 m hoog in een Fijnspar. Het was dit jong dat ik kort tevoren onder het nest aantrof met de oogjes vrijwel dicht vanwege steken door knutjes (van Manen 2006). Białowieża 475b, 23 juli 2004 (Foto: Willem van Manen). *Young of 36 days old on a nest that was originally built by Raven in a Norway spruce at a height of 37 m. Some days before I found this young under the nesting tree, its eyes almost closed by stings of blackflies* (van Manen 2006). Białowieża 475b, 23 July 2004.

Vanaf het moment van uitkomen van de eieren, totdat de jongen 10 dagen oud waren, zat er bijna zonder uitzondering een ouder (meestal een vrouwtje) bij of op het nest (96% van de gevallen, N=26 nestbezoeken). In de daaropvolgende tien dagen daalde dit naar 81% (N=31), in de derde decade naar 43% (N=49) en in de vierde decade naar 17% (N=29). In 2003, 2004 en 2006 was tussen dag 10 en dag 40 in resp. 47, 56 en 57% (N=30, 32 en 23) van de gevallen een ouder bij het nest aanwezig. In 2005 was de presentie met 25% (N=24) een stuk lager.



Figuur 5. Vleugelgroei van nestgenoten, dag 0 = dag van uitkomst van oudste jong (jong 1). N=134 metingen van 27 oudste jongen en 114 metingen van 23 jongste jongen. *Growth of siblings, day 0 = hatching date of oldest chick (young 1). N=134 measurements of 27 oldest chicks and 114 measurements of 23 youngest chicks.*



Figuur 6. Gewicht als functie van vleugellengte bij opgroeiende jongen. Jong 1 = oudste jonge (N=134 metingen van 27 jongen), Jong 2 is jongste jong (N=114 metingen van 23 jongen). *Weight plotted against wing length of young Honey Buzzards. Young 1 = oldest chick (N=134 measurements of 27 chicks), Young 2 = youngest chick (N=114 measurements of 23 chicks).*

Dieet

Van 1924 op nesten verzamelde prooiersten bestond 96.8% uit raten van sociale wespen (Tabel 3). In de meeste gevallen betrof het grijze raten, die afkomstig konden zijn van Duitse, Rode of Saksische Wesp *Dolichovespula saxonica*. Vermoedelijk kwamen er meer soorten voor met grijze raten, maar deze werden niet waargenomen in het gebied. Omdat Wespdiëven waarschijnlijk vooral in het bos foerageerden (voor zover ik kon nagaan, kwamen alle prooidragende vogels op uit bos) en Duitse Wespen nauwelijks voorkwamen in bos, is de kans groot dat dit vooral raten van de Rode en Saksische Wesp betrof. Dit komt overeen met raten waarin nog determineerbare poppen zaten. Dit betrof in twee gevallen Saksische Wespen en in vijf gevallen Rode Wespen. Het aandeel raten van de Gewone Wesp (goed herkenbaar aan de gele kleur) was kleiner, al is het mogelijk dat dit aandeel is onderschat doordat raten van de Gewone Wesp brosser zijn en sneller worden vertrapt op het nest. Van de gedetermineerde wespen kwam de Hoornaar, die gewoonlijk nesten bouwt in boomholtes, het minst voor.

Een klein deel (35) van de prooien bestond uit vogels. In alle gevallen ging het om jonge exemplaren, waaronder 21 Zanglijsters *Turdus philomelos*, 10 Merels *T. merula*, 1 Roodborst *Erithacus rubecula* en 3 ongedetermineerde zangvogels. Van 23 kikkers konden negen worden gedetermineerd als Bruine Kikker *Rana temporaria*, de andere als Bruine of Heikikker *R. arvalis*.

Jaarlijkse verschillen in dieet waren gering, al werd in 2005 een opmerkelijk groot aandeel raten van Hoornaar op de nesten aangetroffen en een klein aandeel raten van Gewone Wesp, maar ook van kikkers en vogels.

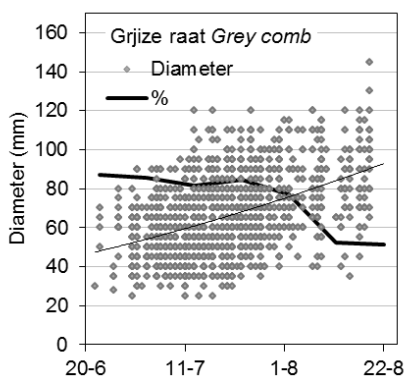
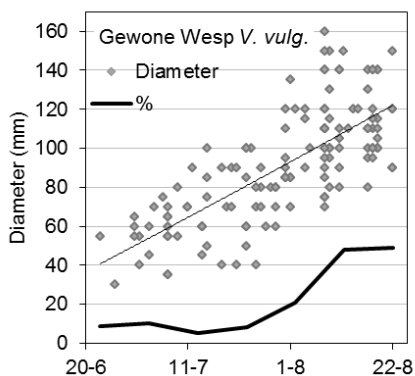
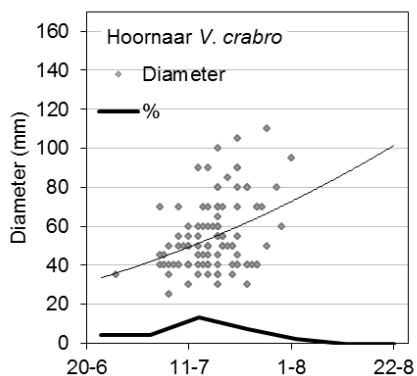
Tabel 3. Prooiresten aangetroffen op nesten van Wespdenieven in Białowieża in 2003-2006. Raatgrootte is uitgedrukt als % ten opzichte van gemiddelde, berekend uit tweedegraads polynoom door de punten, zoals weergegeven in Figuur 7. *Prey remains on nests of Honey Buzzards in Białowieża Forest in 2003-06, sampled every 4-5 days. Comb size is expressed as % of mean, represented by the second degree polynomial regression line in Fig. 7.*

Prooigroep <i>Prey group</i>	2003		2004		2005		2006		Total	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Vogels <i>Birds</i>	10	1.8	15	2.9	3	0.7	9	2.1	37	1.9
Kikkers <i>Frogs</i>	7	1.3	5	1	1	0.2	10	2.3	23	1.2
Overig insect <i>Other insects</i>	0	0	0	0	1	0.2	0	0.0	1	0.1
Hoornaar <i>Vespa crabro</i>	26	4.7	14	2.7	65	15.8	15	3.4	120	6.2
Gewone Wesp <i>Vespula vulgaris</i>	133	24.3	68	13	28	6.8	76	17.3	305	15.9
Grijze raat <i>Grey comb*</i>	372	67.9	423	80.6	314	76.2	329	74.9	1438	74.7
Totaal <i>Total</i>	548	100	525	100	412	100	439	100	1924	100
Relatieve raatgrootte <i>Relative comb size</i>										
Hoornaar <i>Vespa crabro</i>	102.5		79.7		98.0		110.3			
Gewone Wesp <i>Vespula vulgaris</i>	96.5		99.7		104.2		111.1			
Grijze raat <i>Grey comb*</i>	101.5		98.3		95.5		117.8			

* Grijze raten, waarschijnlijk voornamelijk toebehorend aan Rode, Saksische en vermoedelijk ook Duitse Wesp. *Grey combs, belonging to Vespula rufa, Dolichovespula saxonica and probably V. germanica.*

Begin juli, wanneer de jongen uitkomen, werden vooral de grijze raten van Rode- en Saksische Wesp aangevoerd (Figuur 7). Het aandeel daarvan daalde in de loop van de jongenperiode en lag op ongeveer 50% van het totale aantal raten op het moment dat de jongen uitvlogen. Het aandeel Gewone Wespen verliep daaraan spiegelbeeldig en steeg gedurende de jongenperiode tot eveneens bijna 50% rond het uitvliegen. Hoornaars werden sowieso minder aangevoerd, maar opvallend is dat ze vooral in de kleine jongenfase op het nest lagen, en dat de aanvoer rond 20 juli stopte.

De aangevoerde raten werden in de loop van het seizoen groter. Bij de grijze raten gebeurde dit langzamer dan bij Gewone Wesp en Hoornaar. Ten opzichte van het gemiddelde, voorgesteld als de regressielijnen in Figuur 7, waren raten in 2003 en vooral in 2006 erg groot.



Figuur 7. Diameter (mm) van op het nest gevonden wespnraten in juni-augustus, naar soort(groep) en het aandeel van de soort(groep) op het totaal aantal aangevoerde wespnraten. *Diameter (mm) of combs, found on nest of Honey Buzzards in June-August, per species(group) and the proportion of the species(group) in all wasp combs found on nests in Białowieża in 2003-06.*

Discussie

Nestplaatskeuze

In het strikte reservaat komen oude Lindes voor, maar erbuiten ontbreken die volledig. De oude Lindes hebben niets van de armzalige knobomen die we gewend zijn in Nederland, al komt zelfs in de lindebomen in ons land het karakter van een levenskunstenaar naar voren. Het zijn machtige bomen, even dik als de dikste eiken en bijna even hoog (tot 40 m). De zuilvormige stam met loszittende bastspanen van wel 4 m lengte is vrijwel altijd hol, wat goed te horen is tijdens het klimmen. Wie zijn arm op 10 m hoogte door een opening naar binnen steekt, kan hem daar vrij rondzwaaien. De kroon is grillig, met teruggroeiende takken die hoeken van negentig graden of minder maken en die begroeid zijn met Maretakken *Viscum album*. De bessen van die Maretakken zorgen er in het voorjaar voor dat de lucht in oude lindenopstanden trilt van het geluid van Pestvogels *Bombycilla garrulus*, die op de terugweg zijn naar de broedgebieden. In deze kronen is het dat Wespendien in Białowieża bij voorkeur hun nest bouwen.



Wespendiefnest uit vorig seizoen hoog in Linde (naar links hellende boom, boven in beeld). Białowieża reservaat 257, 25 april 2005 (Foto: Willem van Manen). *Honey Buzzard nest of previous season in Linden (central tree, slightly bending to left, nest in upper section of picture). Białowieża, strict reserve 257, 25 April 2005.*

In Nederland broeden Wespendieven volop in grove den en soms in eiken. In Białowieża heb ik geen nesten in deze boomsoorten aangetroffen, hoewel ze ruim voorhanden zijn. Dat is geheel anders bij Buizerds en Schreeuwarenden, die relatief veel in eiken broeden en bij zowat alle Raven, die in Grove Dennen broeden. De Eiken en Grove Dennen in Białowieża zijn bijna zonder uitzondering oud en tamelijk transparant. De vorm is meer verticaal dan in Nederland en mooie afdakjes van dichte takken ontbreken. Het is waarschijnlijk dit gebrek aan beschutte plekjes, waardoor deze boomsoorten niet worden gebruikt door Wespendieven.

Jaarlijkse variatie

In 2005 was er sprake van een minder florissante situatie voor de Wespendieven in Białowieża. Weliswaar ging eenzelfde aandeel van de populatie als in 2003 en 2004 over tot eileg en werd op het normale moment begonnen met eileg, maar de jongen waren 6% lichter dan gemiddeld, de ouders waren tussen levensdag 10 en 40 van hun kroost de helft minder bij het nest aanwezig en relatief veel nesten mislukten in de jongenfase. Dit was ook het jaar met gemiddeld de kleinste aantallen foeragerende wespen in boomtoppen (al was het aantal weinig lager dan in 2004) en opvallend veel Hoornaar in het dieet. Het is aannemelijk dat de Wespendieven in 2005 kampten met wespenkortingen in de opgroefase van de jongen.

Bij een lage wespenstand zou je grotere aantallen gewervelde prooien op de nesten verwachten. Voor het slechte wespenjaar 2005 ging dat niet op, want in geen ander jaar werden zo weinig kikkers en vogels op de nesten aangetroffen. In 2006, het jaar met de meeste wespen, vond ik daarentegen de meeste gewervelde prooien op de nesten. Dit doet vermoeden dat jonge Wespddieven gewervelde prooien versmaden wanneer er voldoende wespenbroed wordt aangebracht. Op video-opnames, gemaakt door Jan van Diermen op de Veluwe in 2009, kon worden gezien hoe het grotere en sterkere jong gewervelde prooien aan het kleinste jong overliet, maar aangebracht wespenbroed voor zichzelf opeiste. Hoewel veel gewervelde prooien op de nesten in eerste instantie een magere wespenstand zouden doen vermoeden, kan het omgekeerde ook wel eens waar zijn.

In 2006 was het aantal vastgestelde paren lager dan in de voorgaande jaren, evenals het aantal paren dat een legsel startte. Bovendien begonnen enkele paren pas zeer laat met eileg. Zou dit een gevolg kunnen zijn geweest van de inspanningen die de vogels zich in 2005 hadden getroost om hun jongen op te voeden? Na het in Nederland abominabele wespenjaar 1997 (Bijlsma *et al.* 1997), toen er vrijwel geen jonge Wespddieven grootkwamen, keerde een in dat jaar gezenderd vrouwtje in 1998 niet terug op de nestplaats. In 1999 werd ze echter wel weer in het onderzoeksgebied waargenomen (Bijlsma 2012a). Een Veluws mannetje met datalogger verliet in 2009 voortijdig zijn nest (met twee jongen, waarvan één sterk achtergebleven) en broedgebied. De gegevens uit de later uitgelezen datalogger wezen er op dat het deze vogel tijdens de trek naar zijn overwinteringsgebied maar net lukte om de Sahara over te steken. Het volgende broedseizoen bleef hij in Afrika, zonder aanstalten te maken om terug te keren. Het daaropvolgende broedseizoen (2011) was hij een van de eerste om terug te keren en bracht hij samen met zijn vrouw van 2009 (die in de zomer van 2010 schijnbaar doelloos over een groot deel van de ZW-Veluwe had gezworven) twee jongen groot (gegevens Stichting Boomtop/UVA).

Dichtheid, broedbiologie en broedsucces vergeleken met Nederlandse situatie

De dichtheid van territoria, gevonden in het onderzoeksgebied in Białowieża, valt binnen de spreiding van gevonden dichtheden in Nederland (Tabel 4). Het percentage paren dat tot eileg overging was aan de lage kant, evenals het aandeel succesvolle paren. Maar het aantal jongen dat per aanwezig paar werd grootgebracht, wijkt niet af van de meeste Nederlandse onderzoeksgebieden. Onder deze gebieden zijn sterk gefragmenteerde landschappen, zoals Salland en Achterhoek, met respectievelijk maar 10% en 25% bedekking met bos. Dit lijkt geen invloed te hebben op de gevonden dichtheid.

In Białowieża begonnen Wespddieven gemiddeld iets vroeger met broeden dan in Nederland: in 2003 gemiddeld 25 mei tegen 31 mei, in 2004 22 mei tegen 29 mei, in 2005 22 mei tegen 25 mei, maar in 2006 werd in Białowieża later begonnen dan in Nederland: 2 juni tegen 27 mei (Bijlsma 2012). Het studiegebied in Polen ligt op dezelfde breedtegraad als de gebieden die in Nederland werden onderzocht, maar valt wel in de zone met een landklimaat (Nederland: zeeklimaat).

Tabel 4. Dichtheid en broedresultaten van Wespensdieven in enkele gebieden in Nederland, waarbij dezelfde veldmethoden werden toegepast, vergeleken met de situatie in Białowieża. *Density and breeding results of Honey Buzzard in some areas in The Netherlands, same field methods used, compared to the situation in Białowieża.*

Gebied	Periode	N/km2	N paren	% + ei	% Succes	Juv/paar	Bron
<i>Area</i>	<i>Period</i>	<i>N/km2</i>	<i>N pairs</i>	<i>% + eggs</i>	<i>% Success</i>	<i>Juv/pair</i>	<i>Source</i>
ZW-Veluwe	1974-90	0.19	324	67	55	0.98	Bijlsma <i>et al.</i> 2012
W-Drenthe	1990-2012	0.18	147	46	26	0.41	R.G. Bijlsma
N-Drenthe	1992-98	0.20	80	43	34	0.55	van Manen 2000
Salland	1994-98	0.11	80	?	26	0.41	Voskamp 2000
N-Veluwe	2008-10	0.13	43	42	30	0.44	van Manen <i>et al.</i> 2010
ZW-Veluwe	2008-10	0.10	40	63	48	0.85	van Manen <i>et al.</i> 2010
Achterhoek	2008-10	0.13	33	55	48	0.87	van Manen <i>et al.</i> 2010
Białowieża	2003-06	0.17	90	37	29	0.53	Dit onderzoek <i>This study</i>



Beekdal van de Hwozna, met nog zichtbaar de ten behoeve van houtafvoer ooit rechtgetrokken beek. Het beekdal, voormalig hooiland, is nu een dichte zeggenmat met riet; aan weerszijden lopen elzen het beekdal in. Białowieża, genomen vanuit 192d richting ZO, 8 juli 2004 (Foto: Willem van Manen). *Valley of the Hwozna, the straightened brook still visible. Once meadow, now the valley is covered with sedges and reed and from both sides Alder is invading. Białowieża from 192d in SE direction, 8 July 2004.*

Het lijkt er dus op dat die prachtige, oude en relatief ongestoorde bossen in Oost-Polen voor Wespensdieven niet wezenlijk anders zijn dan onze sterk gefragmenteerde landschappen en productiebossen op arme zandgrond. Het zit er dik in dat deze plooibaarheid van Wespensdieven vooral te danken is aan de wespen, die zich tot op

heden kennelijk in West-Europa niet uit het veld hebben laten slaan door (of zelfs hebben geprofiteerd van?) intensivering van landbouw, hoge bevolkingsdichtheid en tot op de vierkante meter gepland bodemgebruik, ook in natuurgebieden. Hierbij moet worden aangetekend dat de dichtheid van Wespendienven in uitgestrekte grove den-
nenbossen elders in Polen bijzonder laag zijn (eigen steekproeven in Bory Stobrawski (ZW-Polen) in 2001 en nabij Białogard (NW-Polen) in 2012.

Dankwoord/acknowledgements

I thank Ewa Gobiec and Sara Karetko for their hospitality in Białowieża and for traveling with me to The Netherlands in order to become respectively my wife and daughter. Tomasz Wesolowski and Patryk Rowiński introduced me in Białowieża National Park, offered a place to stay in Dom Mysliwski and let me be a part of their team 'The Tits'. We spent many wonderful evenings on the balcony of the hotel, discussing as many wonderful wonders of life. Thanks a lot, guys. I thank Dorota Czeszczewik, Czarek Mitus and Wiesiek Walankiewicz for making me welcome in the basement of the Hotel and for pleasant talks over tea and coffee. Bogdan Jaroszewicz taught me a lot about the ecosystem of Białowieża and was helpful in identifying insects. Eugeniusz Pugaczewicz showed me some nest sites and above all stunned me with his thorough knowledge of the Polish part of the Białowieża Forest. For various reasons I thank Monika Czuchra, Marta Dolegowska, Olympia Pabian, Irek Ruczyński, Ruth Sagehorn, Paolo Volponi, Andrzej Zalewski, Karol Zub and the many others whom I forgot to mention. Tot slot wil ik mijn vriend Rob Bijlsma bedanken, die me altijd helpt en inspireert, ook ver van huis.



Tomasz en zijn 'Tits', die me introduceerden in het Nationale Park Białowieża, met van links naar rechts: Auteur, Tomasz Wesolowski, onbekend, onbekend, Marta Maziarz, Woitek, Monika Czuchra en Patrik Rowiński. Kominkowy, Dom Mysliwski, 4 mei 2003. *Tomasz and 'Tits' who kindly introduced me into the Białowieża National Park, from left to right: Author, Tomasz Wesolowski, unknown, unknown, Marta Maziarz, Woitek, Monika Czuchra and Patrik Rowiński. 4 May 2003.*

Summary

Manen W. van. 2013. Biology of Honey Buzzards *Pernis apivorus* in the primeval forest of Białowieża, Poland. De Takkeling 21: 101-126.

During 2003-06 Honey Buzzards were studied in Białowieża Forest, eastern Poland, in an area of 131.6 km² (52°41'N, 23°05'E). Most of study plot (84%) is covered by woodland, 13% consists of farmland (mostly meadows and marshes in river valleys and - abandoned - arable fields). About 2.5% of the area consists of villages (Fig. 1). The strict reserve of Białowieża National Park lies within the study area. Tree species composition within and outside the strict reserve are shown in Table 1.

Territories were mapped by scanning for birds from tops of tall Norway Spruces *Picea abies* that towered above the forest canopy. Duration of treetop sessions ranged from 30-390 minutes per tree. In 2003-06, observations were conducted from resp. 60, 42, 56 and 34 treetops totalling resp. 170, 118, 167 and 110 hours in May-August (mostly July and August). When possible, birds were sexed and notes were made of the individually highly variable (male) plumage, moulting patterns and prey transportations. Prey-carrying birds were followed as long as possible and locations where they ascended from or disappeared into the canopy were determined with help of a compass and by estimating distances. In case of food transportations, I attempted to find the nest, in most cases successfully, by triangulation and choosing observation posts closer to the presumed nest site. The majority of active nests were detected after several days of observing from treetops, and it is not likely that many were missed.

I collected data on nesting tree species, nest height and position of nest in the canopy. Nests known from previous years were checked in June for occupation and clutch size. After chicks had hatched, nests were climbed every 4-5 days. During nest visits, data were collected on presence of guarding or incubating parent(s), and biometrics of the chicks (maximum wing chord and weight). Food remains were identified to species (group) and diameter of wasp combs was recorded. Onset of laying was calculated from wing length of the oldest chick, using the growth curve in Bijlsma (1997).

In order to get an impression of wasp abundance, I monitored the number of foraging wasps in the treetops from which I observed Honey Buzzards (Fig. 2). In many cases I was unable to identify wasp species, but Common Wasp *Vespula vulgaris* was by far the most common species visiting the tops, followed by Red Wasp *V. rufa* and *Polistes* spp. German Wasp *V. germanica* was common in the village of Białowieża and surrounding fields, but was rarely observed in the woods.

During 2003-06, 26 territories were located on 131.6 km², of which 16 were occupied in all four years of study, 7 during three years and 3 during two years. Territories that were found in only one breeding season (3 in 2003 and 1 in 2006) are not regarded as separate territories, because they may represent misinterpretation of field observations. The number of 26 territories for the study area is slightly overestimated, as in some years some territories extended beyond the boundaries of the study area (Fig. 3). The density is therefore estimated at 25 pairs, or 16.7 pairs/100km². The density of Honey Buzzards in the primeval forest of Białowieża did not differ from Dutch populations breeding in fragmented landscapes with secondary, species-poor and partly

non-indigenous coniferous forests on poor soils (Table 4). Territories were distributed evenly across the study area, but with a tendency of avoiding the drier coniferous parts of the study area. There was no apparent difference between the density in the strict reserve (primateval forest) and the more cultivated stands bordering the National Park. Nesting occurred in a wide range of habitats provided that woodland was in close range.

Nearest-neighbour distances of territories varied between 520 and 4080 m (mean=1680, SD=640, N=99). When restricted to nests, provided that no territories were in between, nearest-neighbour distances varied between 520 and 2760 m (mean=1430, SD=720, N=18).

Including some nests outside the study area, 29 different nests were occupied by Honey Buzzards during 2003-06. Most (17) were used only once during the four years of study, 11 were used twice and one nest was used three times. Nests may be used intermittently for longer periods of time, as shown in 2011 by a nest that had also been occupied in 2003. The majority of nests was originally built by a Honey Buzzard, one nest had been used previously by a Common Buzzard *Buteo buteo*, one was originally built by a Raven *Corvus corax* and six nests were evidently old (but original builder unknown).

Honey Buzzards showed a preference for Linden *Tilia cordata* as nesting tree, as compared to the availability of tree species (Table 1). Maple *Acer pseudoplatanus* was more frequently used than expected, which was also true for Norway Spruce outside the strict reserve. Birch *Betula* spp., Ash *Fraxinus excelsior* and Alder *Alnus glutinosa* were used according to availability. European Aspen *Populus tremulus*, Scots Pine *Pinus sylvestris*, Hornbeam *Carpinus betulus* and Pedunculate Oak *Quercus robur* were not used as nesting tree. Nests were built in the crown of trees at heights between 14 and 37 m (mean=20.9, SD=4.7, N=29). In most cases, nests were built against the main trunk, six times in a fork of three or more branches and five times on a more or less horizontal branch at some distance from the trunk. Almost invariably, nests were well protected from the midday or afternoon sun by the canopy.

Some nests were checked during incubation, but most nests were found during the nestling stage. Each of the ten nests checked during incubation contained two eggs. In nine of these (90%) egg hatched (8x 2 and 1x 1) and in eight (80%) young fledged (6x 2, 2x 1).

The survey method based on following prey-carrying adults in July likely underestimates the number of breeding attempts, as failures during incubation or during the early brood stage are easily missed. A nest was found in 42% of the territories, a clutch produced in 36%, eggs hatched in 35%, and young fledged in 28% of the territories. The single failure during incubation was due to desertion (1). Broods failed due to predation by Goshawk *Accipiter gentilis* (1), predation by unknown predator (1), breaking down of tree (huge Linden) during thunderstorm (1), and unknown reasons (3).

Onset of laying, back-calculated from wing length of the oldest chick, varied between 15 May and 27 June 2003-06 (mean=25 May, SD=9.27, N=31)(Fig. 4). Earliest pairs in 2003-06 started resp. on 15 May, 15 May, 17 May and 17 May, latest pairs resp.

on 4 June, 27 May, 26 May and 27 June. The late clutch in 2006 was exceptional, but 2006 was an outlier in several other respects as well: fewer pairs were observed in the study area (Table 2), few pairs laid eggs and produced young, and of the six pairs with known laying dates, two were very late (22 and 27 June). This may have been a carry-over effect from conditions encountered during the breeding season of 2005, when wasp numbers were poor, chick weights were 6% below average (corrected for age, see also below for chick conditions), nest attendance in the nestling period (chicks between 10 and 40 days old) of male and female was about 50% lower than average, and more breeding attempts failed during the nestling stage than in 2003-04 and in 2006.

All nests checked during incubation contained two eggs (N=10). Nineteen eggs measured on average 51.2 mm (SD=2.44) x 41.4 mm (SD=1.73). Brood size was 5x 1 and 27x 2 (and 4x unknown), resulting in 1.8 young/nest. Reduction from clutch to brood size was caused by death of a chick during hatching. During this study unhatched eggs were not recorded. The number of fledglings amounted to 4x 1, 24x 2 and 2x unknown (mean 1.9). Partial brood reduction was recorded twice: once the youngest chick was killed by a Goshawk after the oldest chick had already fledged and once one of the chicks was killed by a Goshawk after fledging. The reproductive rate was 0.53 young/pair (including non-laying and failed pairs). As found for density, reproductive values in Polish old growth and cultivated forests were very similar to those obtained in secondary production forests in The Netherlands (using the same field methods; Table 4).

Age difference between siblings was about 2.7 days (based on wing length), but speed of growth between oldest and youngest chicks were similar according to the steepness of growth rates in young 1 and 2 in Fig 5). Also, the ratio between wing length and weight, which could be regarded as a condition index, did not differ between oldest and youngest chicks (Fig. 6). The ratio weight/wing length expressed as residual of the mean (wing length >30 mm, mean set at 100) was in 2003 100.2 (SD=7.7, N=58 measurements of 12 young), in 2004 100.8 (SD=10.0, N=77 measurements of 15 young), in 2005 94.5 (SD=8.0, N=42 measurements of 14 young) and in 2006 102.1 (SD=11.1, N=66 measurements of 14 young).

From hatching till 10 days old, almost invariably one or both parents were present on or nearby the nest (96% of cases, N=26 nest visits). Nest attendance gradually decreased from 81% at chick ages of 11-20 days old (N=31), to 43% at chick ages of 21-30 days old (N=49), 17% at chick ages of 31-40 days old (N=29) and 0% at chick ages of 41-50 days old (N=2). In 2003-06, nest attendance during the nestling period (young between 10 and 40 days old) was respectively 47, 56, 25 and 57% (resp. N=30, 32, 24 and 23 nest visits).

Of 1924 prey remains found on nests, the majority (96.8%) consisted of combs of social wasps (Table 3), mostly grey combs which could not be identified to species (except seven with identifiable pupae: 5x *Vespula rufa*, 2x *Dolichovespula saxonica*). *Vespula vulgaris* (yellowish combs) comprised a smaller part of the diet, but may have been underestimated since combs of this species are brittle and easily destroyed by trampling chicks. *Vespa crabro*, which normally nests in tree cavities, was rarely preyed upon, except in 2005 when wasp numbers were poor. The only other insect as

prey of Honey Buzzards concerned the remains of a dung beetle *Geotrupes spiniger*. A small fraction of the prey remains consisted of birds, exclusively nestlings or recently fledged juveniles with feathers not yet fully developed: 21 Song Thrushes *Turdus philomelos*, 10 Blackbirds *T. merula*, 1 European Robin *Erithacus rubecula* and 3 unidentified passerines. Of 23 frogs, nine could be identified as *Rana temporaria*, the others as *Rana* spp.

In the early breeding season the diet almost entirely consisted of wasp species that produce grey combs *i.e.* Red, Saxon and possibly German Wasp. European Hornets reached an early peak during the first half of July, but were not recorded as prey in August. The Common Wasp was an uncommon prey species in late June, but progressively increased in importance throughout the breeding cycle until almost half of all prey remains in August belonged to *V. vulgaris* (Fig. 7).

Literatuur

- Bijlsma R.G. 1997. Handleiding veldonderzoek Roofvogels. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Bijlsma R.G., van Manen W. & Ottens H.J. 1997. Groei van hongerende Wespendienven *Pernis apivorus*. De Takkeling 5(3): 20-30.
- Bijlsma R.G. 2012. Trends en broedresultaten van roofvogels in Nederland in 2011. De Takkeling 20: 10-45.
- Bijlsma R.G. 2012a. Yagi. In: Mijn Roofvogels: 331-336. Atlas/Contact, Amsterdam.
- Bijlsma R.G., Vermeulen M., Hemerik L & Klok C. 2012. Demography of European Honey Buzzards *Pernis apivorus*. Ardea 100: 163-177.
- Diermen J. van, van Manen W. & Baaij E. 2009. Terreingebruik en activiteitspatroon van Wespendienven *Pernis apivorus* op de Veluwe. De Takkeling 17: 109-134.
- Jędrzejewska B. and Jędrzejewski W. 1998. Predation in vertebrate communities. The Białowieża Primeval Forest as a case study. Ecological Studies 135. Springer-Verlag, Berlin.
- Manen W. van. 2000. Reproductiestrategie van de Wespendif *Pernis apivorus* in Noord-Nederland. Limosa 73: 81-86.
- Manen W. van. 2006. Ectoparasieten op nesten van Wespendif *Pernis apivorus*. De Takkeling 14: 130-134.
- Manen W. van, van Diermen J., van Rijn S. & van Geneijgen P. 2011. Ecologie van de Wespendif *Pernis apivorus* op de Veluwe in 2008-2010, populatie, broedbiologie, habitatgebruik en voedsel. Natura 2000 rapport, Provincie Gelderland, Arnhem & Stichting Boomtop, Assen.
- Pugaczewicz E. 1997. Ptaki lęgowe Puszczy Białowieskiej. Północnopodlaskie Towarzystwo Ochrony Ptaków, Białowieża.
- Tomiałojć L. 1991. Characteristics of old growth in the Białowieża forest, Poland. Natural Areas Journal 11(1): 7-18.
- Voskamp P. 2000. Populatiebiologie en landschapsgebruik van de Wespendif *Pernis apivorus* in Salland. Limosa 73: 67-76.
- Wesołowski T. & Tomiałojć L. 1995. Ornithologische Untersuchungen im Urwald von Białowieża – eine Übersicht. Ornithol. Beob. 92: 111-146.
- Williams M. 2000. Dark ages and dark areas: global deforestation in the deep past. *Journal of Historical Geography* 26: 28–46.

Adres: Talmastraat 112, 9402 RB Assen, willemanmanen@hotmail.com

Bijlage 1. Basale parameters van de actieve nesten in Białowieża Nationaal Park, inclusief nesten buiten vaste studiegebied. *Basic Parameters of active nests Białowieża forest, Poland, including some nests outside the study area.*

Jaar	Sectie	Boomsort	Hoogte	Eerste ei	Legsel	Jong	Uitgevl.
<i>Year</i>	<i>Section</i>	<i>Tree species</i>	<i>Height</i>	<i>First egg</i>	<i>Clutch</i>	<i>Young</i>	<i>Fledged</i>
2003	223d	<i>Alnus glutinosa</i>	23.5	28-5	2	2	2
2003	313d	<i>Fraxinus excelsior</i>	20.5	24-5	2	2	1
2003	338a	<i>Picea abies</i>	22.0	20-5	+	1	1
2003	343b	<i>Tilia cordata</i>	21.5	1-6	+	2	2
2003	368d	<i>Picea abies</i>	21.0	15-5	+	2	2
2003	372b	<i>Acer pseudoplatanus</i>	19.0	20-5	+	2	2
2003	475b	<i>Picea abies</i>	37.0	26-5	+	2	2
2003	499c	<i>Betula spec.</i>	25.0	4-6	+	2	2
2003	501c	<i>Alnus glutinosa</i>	21.0	31-5	+	2	2
2004	257d	<i>Tilia cordata</i>	25.0	?	+	+	0
2004	314a	<i>Tilia cordata</i>	19.0	18-5	+	2	2
2004	338a	<i>Picea abies</i>	22.0	26-5	2	2	2
2004	343b	<i>Tilia cordata</i>	21.5	26-5	+	2	2
2004	395d	<i>Acer pseudoplatanus</i>	18.0	26-5	+	2	2
2004	428c	<i>Picea abies</i>	14.0	20-5	+	2	2
2004	475b	<i>Picea abies</i>	37.0	15-5	2	1	1
2004	499c	<i>Betula spec.</i>	25.0	24-5	2	2	0
2004	500d	<i>Picea abies</i>	24.0	27-5	+	2	2
2005	156c	<i>Tilia cordata</i>	17.0	21-5	+	2	2
2005	193c	<i>Acer pseudoplatanus</i>	14.0	24-5	+	2	2
2005	222a	<i>Betula spec.</i>	17.0	17-5	+	2	2
2005	286c	<i>Tilia cordata</i>	21.0	?	+	+	+
2005	313c	<i>Picea abies</i>	15.0	25-5	+	1	0
2005	343b	<i>Tilia cordata</i>	21.5	26-5	+	2	0
2005	370b	<i>Tilia cordata</i>	21.0	?	+	1	1
2005	428a	<i>Picea abies</i>	15.0	23-5	+	2	2
2005	448b	<i>Picea abies</i>	26.0	26-5	+	1	0
2005	499d	<i>Picea abies</i>	23.0	21-5	+	2	2
2006	156c	<i>Tilia cordata</i>	17.0	21-5	2	2	2
2006	188c	<i>Tilia cordata</i>	18.0	27-6	2	0	0
2006	286b	<i>Tilia cordata</i>	21.0	28-5	2	2	2
2006	313c	<i>Picea abies</i>	15.0	22-6	2	0	0
2006	337b	<i>Picea abies</i>	16.0	?	+	2	2
2006	391b	<i>Tilia cordata</i>	24.0	?	+	2	2
2006	428a	<i>Picea abies</i>	14.0	25-5	2	2	2
2006	448b	<i>Picea abies</i>	26.0	17-5	2	2	2



De bekleding van wespindiefnesten weerspiegelt in de regel de diversiteit in boomsoorten in de directe omgeving. Dit nest zat in een fijnsparperceel met slechts enkele Berken en Ratelpopulieren in de nabijheid. Kennelijk had het paar een voorkeur voor loofhout. Białowieża 428, 23 juni 2006 (Willem van Manen). *The lining of Honey Buzzard nests generally mirrors the tree composition in the immediate surroundings of the nest. This nest was located in a stand of Norway Spruce with some scattered Birches and European Aspen. Apparently this pair preferred broad-leafed twigs. Białowieża 428, 23 June 2006.*