

Broedduur en uitkomstvolgorde van de eieren van de Havik *Accipiter gentilis*

Incubation time and hatching order in the Goshawk *Accipiter gentilis*

ROB G. BIJLSMA

Volgens de handboeken bebroeden Haviken hun eieren 35-38 dagen (Glutz von Blotzheim *et al.* 1971, Cramp & Simmons 1980, del Hoyo *et al.* 1994), de Noord-Amerikaanse ondersoort *A. g. atricapillus* zelfs maar 32-34 dagen (Palmer 1988). Deze periode staat voor de tijd die één ei nodig heeft om uit te komen, gerekend vanaf het moment dat met broeden is begonnen. Bij roofvogels werpt dat onmiddellijk de vraag op: welk ei? Immers, roofvogels beginnen zelden vanaf het eerste ei te broeden. Bovendien wordt de dagelijkse broedduur tijdens de eilegfase en vroege broedfase geleidelijk opgevoerd. Het eerstgelegde ei wordt zodoende langer bebroed dan het laatstgelegde ei. Uitstel van bebroeding in de eilegfase zorgt verder voor onzekerheid over de volgorde van de jongen in het nest: komt het eerstgeboren jong wel overeen met het eerstgelegde ei, het tweede jong met het tweede ei, enzovoort? Kennis hierover is essentieel bij het beantwoorden van vragen over sterfte onder nestjongen in relatie tot geslacht en/of leeftijd (Dijkstra *et al.* in prep.) en over manipulatie van de geslachtsverhouding door de moeder (Gowaty 1991).

Werkwijze

De waarnemingen werden verricht in West-Drenthe, in het bijzonder in Boswachterij Smilde, Landgoed Berkenheuvel en tussenliggende cultuurlanden (4466 ha, waarvan 64% bos). De meeste bosaanplant stamt uit de jaren dertig en veertig. Grove Den, Fijnspar en Japanse Lariks bepalen het bosbeeld. De Havik bereikt hier voor Drentse begrippen een 'normale' dichtheid van 0.5 paren/100 ha bos (Bijlsma 1993). Sinds 1991 neemt de soort in mijn Drentse studiegebied af.

Van alle paren was de identiteit van de oudervogels bekend (gebaseerd op vergelijking van het patroon van geruilde handpennen, gedrag en geluid), evenals het leg-begin in de voorafgaande jaren. Haviken zijn het jaar rond in hun territorium aanwezig. In de loop van maart bindt het wijfje zich steeds meer aan de nestplaats. Ze lapt het nest op en wacht op prooiaanbreng door het mannetje. De eerste paringen vinden al 50 dagen voor de eileg plaats. Een paring kan nauwelijks worden gemist. Beide partners laten een luid, rauw gesjirp horen, dat in de verste verte niet lijkt op het normale kekkeren. De copulatiefrequentie neemt sterk toe in de twintig dagen voorafgaande aan de eileg, tot een gemiddelde van eenmaal per uur (Møller 1987). Aan de hand hiervan is glo-

baal het moment van eileg te voorspellen. Rond de eileg zit het vrouwtje in een ogenschijnlijk lethargische houding vlakbij het nest, iets in elkaar gedoken met uitgezette veren. Deze houding is typerend voor de eilegfase. De nestbomen werden rond de eileg dagelijks of om de dag beklommen, net zo lang tot het legsel compleet was (geen nieuwe eieren binnen vijf dagen na het laatstgelegde ei). De eieren werden met een watervaste stift genummerd. Bij een deel van de paren vond nestcontrole pas plaats nadat al één of twee eieren waren geproduceerd. Aan de frisheid van de eischaal kan dan de legvolgorde worden afgelezen (zelfs kortstondige bebroeding resulteert in vervuiling van de eischaal). Bij twee 3-legsels met exact bekende legvolgorde werd gecontroleerd of de frisheid van de eischaal inderdaad een goede indicatie was voor de legvolgorde; in beide gevallen kwam de aldus bepaalde volgorde overeen met de juiste volgorde. Van acht legsels waren leg- en uitkomstvolgorde exact bekend. Van nog eens acht legsels werd de legvolgorde halverwege de eilegfase bepaald aan de hand van de vervuiling van de eischaal. Beide series kwamen op dezelfde broedduur uit (bijlage 1). Ze zijn daarom samengevoegd om de steekproef te vergroten.

In de late eifase werd de frequentie van nestcontrole opgevoerd tot één of twee maal per dag om de exacte broedduur en de uitkomstvolgorde van de eieren vast te stellen. Broedduur wordt in dit verband gedefinieerd als de tijd tussen leggen en uitkomen van een ei. In de strikte betekenis van het woord klopt dat niet, omdat er de eerste paar dagen volgend op de start van de eileg minder uren per dag wordt gebroed dan vanaf het moment dat het legsel is gecompleteerd (Beukeboom *et al.* 1988). Om praktische redenen wordt hier toch het woord broedduur gebruikt.

Wanneer twee jongen op dezelfde dag uit het ei kropen (te voorspellen doordat bij een eerdere controle twee eieren tegelijkertijd waren aangepikt of barstjes vertoonden, waarna het gewoonlijk nog twee dagen duurt voordat de eieren uitkomen), werd het vroegste jong individueel herkenbaar gemaakt door de tip van een teennagel af te knippen. Dit herstelde zich volledig binnen vier weken. De nestcontroles hadden geen meetbaar effect op de broedresultaten van de betreffende paren (Bijlsma 1992). Afhankelijk van legselgrootte en hoogte van de nestboom kostte een nestcontrole (inclusief klimmen) twee tot vijf minuten per nest.

Resultaten

Van in totaal 16 legsels is gedetailleerde informatie beschikbaar over broedduur en uitkomstvolgorde. Doordat niet alle eieren binnen een legsel

Bijlage 1. Broedduur (dagen) in relatie tot legvolgorde bij havikparen in West-Drenthe; niet alle eieren kwamen uit (-).
Incubation time (days) in relation to laying order in Goshawk pairs in western Drenthe; some eggs did not hatch (-).

Paar	Jaar	Einr.	Legdatum	Uitkomst datum	Broedduur	Paar	Jaar	Einr.	Legdatum	Uitkomst datum	Broedduur
<i>Pair</i>	<i>Year</i>	<i>Eggnr.</i>	<i>Laying date</i>	<i>Hatching date</i>	<i>Incubation time</i>	<i>Pair</i>	<i>Year</i>	<i>Egg nr.</i>	<i>Laying date</i>	<i>Hatching date</i>	<i>Incubation time</i>
Legvolgorde exact bekend <i>Laying order precisely known</i>						Legvolgorde halverwege eileg bepaald <i>Laying order determined halfway egg laying</i>					
B1	1992	1	5 april	16 mei	41	B3	1991	1	3 april	16 mei	43
		2	7 april	16.5 mei	39.5			2	5 april	-	-
		3	10 april	-	-			3	7 april	-	-
S75	1992	1	1 april	13.5 mei	42.5			4	11 april	-	-
		2	3 april	14.5 mei	41.5	S228	1991	1	3 april	15 mei	42
		3	6 april	15.7 mei	39.7			2	5 april	16 mei	41
		4	9 april	17 mei	38			3	7 april	16.5 mei	39.5
S119	1992	1	4 april	14 mei	40			4	10 april	-	-
		2	6 april	15 mei	39	B3	1992	1	7 april	19 mei	42
		3	9 april	18 mei	39			2	9 april	20 mei	41
B4	1993	1	31 maart	-	-			3	12 april	20.5 mei	38.5
		2	3 april	11 mei	38	S213	1992	1	26 maart	-	-
		3	5 april	12 mei	37			2	28 maart	8 mei	41
		4	9 april	-	-			3	30 maart	-	-
B4	1994	1	2 april	15 mei	43			4	1 april	9 mei	38
		2	4 april	16 mei	42	S303	1992	1	3 april	14 mei	41
		3	7 april	-	-			2	5 april	15 mei	40
S30	1994	1	20 april	30 mei	40			3	7 april	15.5 mei	38.5
		2	22 april	-	-	B3	1993	1	28 maart	9 mei	42
		3	25 april	1 juni	37			2	30 maart	10.5 mei	41.5
S303	1995	1	13 april	22 mei	39			3	1 april	11 mei	40
		2	15 april	22.5 mei	37.5			4	4 april	14 mei	38
D1	1995	1	9 april	20 mei	41	B2	1994	1	7 april	18 mei	41
		2	11 april	21 mei	40			2	9 april	18.5 mei	39.5
		3	15 april	-	-			3	11 april	19.5 mei	38.5
						B4	1995	1	29 maart	9 mei	41
								2	31 maart	10 mei	40
								3	4 april	13 mei	39

uitkwamen, kan het aantal gebruikte legsels/eieren nogal variëren naar gelang de vraagstelling (zie hieronder).

Broedduur De duur van de bebroeding van de afzonderlijke eieren is afhankelijk van de plaats van het ei binnen het legsel en van de legselgrootte (bijlage 1). Gemiddeld doet het eerste ei er 41.3 dagen over om uit te komen (N=14, SD=1.1), het tweede ei 40.1 dagen (N=14, SD=1.3), het derde ei 38.7 dagen (N=10, SD=1.0) en het vierde ei 38.0 dagen (N=3, SD=0.0). Hierbij is geen rekening gehouden met de grootte van het legsel. De grootte van het legsel heeft echter belangrijke consequenties voor de bebroedingsduur van het eerste ei. In 4-legsels doet het eerste ei er gemiddeld 42.4 dagen over om uit te komen (N=4,

SD=0.4), in 3-legsels 41.1 dagen (N=9, SD=0.9) en in 2-legsels 39.0 dagen (N=1).

Een compleet 4-legsel doet er 46-47 dagen over voordat alle eieren zijn uitgekomen (gemiddeld 46.5 dagen, SD=0.5, N=2), een 3-legsel 42.5-45 dagen (gemiddeld 43.5 dagen, SD= 0.9, N=5) en een 2-legsel 39.5 dagen (N=1).

Als een legsel niet uitkomt, kan de broedduur aanzienlijk uitlopen. Dit werd op Berkenheuvel vastgesteld bij een vrouwtje dat in 1994 en 1995 onbevuchte legsels met resp. 3 en 2 eieren produceerde. In 1994 bleef ze ten minste 49 dagen vast broeden, het jaar daarop exact 52 dagen.

Uitkomstvolgorde Haviken leggen om de dag een ei. Soms is het interval tussen twee opeenvolgende eieren groter, in het bijzonder bij de pro-

duktie van het laatste ei. Meestal bedraagt het interval tussen het op één na laatste en laatste ei drie dagen, soms zelfs vier of vijf. Het vijfde ei van een legsel kan volgens Brüll (1977) zelfs 8-10 dagen na het vierde ei worden geproduceerd, maar dat is een uitzondering.

De intervallen tussen het uitkomen van opeenvolgende eieren zijn kleiner dan het leginterval van twee dagen (bijlage 1). Dat wordt veroorzaakt door de onregelmatige bebroeding in de vroege eifase, vooral overdag. Het vrouwtje kan dan geruime tijd op een tak vlakbij het nest zitten. Bebroeding van de eieren vindt normaliter vanaf het tweede ei plaats, maar sommige vrouwtjes wachten daarmee tot het legsel compleet is of laten in de loop van de eilegfase de dagelijkse bebroedingsduur geleidelijk toenemen.

Er werden geen gevallen van positieverbetering onder nestjongen vastgesteld (bijvoorbeeld: ei 2 komt als eerste uit). In zes gevallen kwamen twee jongen op dezelfde dag uit, met vastgestelde intervallen van vijf tot 14 uur. Ondanks deze kleine verschillen in uitkomen bleef de legvolgorde intact. Tussen dergelijke jongen bestond op de dag van uitkomen geen meetbaar verschil (vleugellengte, gewicht), maar dit werd na enkele dagen weer - ongeacht het geslacht - zichtbaar in de vleugellengte.

Discussie

Kennis van de broedduur en de volgorde van het uitkomen van de eieren is belangrijk. Het legbegin

wordt gewoonlijk teruggerekend met behulp van de leeftijd van de nestjongen (vleugellengte) en de broedduur van de eieren in relatie tot de legselgrootte (Bijlsma 1993). De broedduur van 35-38 dagen, zoals vermeld in de handboeken, is onjuist. Zelfs indien wordt uitgegaan van de bebroedingsduur voor één ei (naar Cramp & Simmons 1980), is het noodzakelijk om na te gaan welk ei wordt bedoeld. De bebroedingsduur van het laatstgelegde ei, ongeacht de legselgrootte, is in mijn geval altijd nog gemiddeld 38 dagen (variatie van 37 tot 39 dagen, bijlage 1). Dit ei komt het dichtst in de buurt van een constante bebroeding vanaf het moment dat het de cloaca heeft verlaten. Bij drie door Holstein (1942) bekeken nesten lag deze waarde echter lager, namelijk op gemiddeld 36 dagen (variatie van 34-37 dagen, cf. tabel op pagina 72 in Holstein 1942).

De broedduur van het eerstgelegde ei varieerde van 39 tot 43 dagen. Deze uitkomst was al bekend door de waarnemingen van Siewert (1933) en Holstein (1942), die voor het eerste ei op een broedduur van resp. 40 dagen (N=1) en 41 dagen (N=4) uitkwamen. Het eerste ei wordt langer bebroed naarmate het legsel meer eieren bevat (bijlage 1), en wel omdat de eerste eieren van grote legsels (drie eieren of meer) niet dag en nacht worden bebroed zolang het legsel incompleet is. Niet-permanente bebroeding in de eilegfase wordt bevestigd door waarnemingen bij nesten (Siewert 1933, Holstein 1942, Brüll 1977, eigen observaties).

Om het legbegin uit te rekenen op grond van



Jonge Havik *Accipiter gentilis* (acht uur oud) en uitkomend ei, Boswachterij Smilde, 22 mei 1995 (Rob G. Bijlsma). Goshawk nestling of eight hours old, and hatching egg

vleugelmaten van de nestjongen is het noodzakelijk de legselgrootte te weten en rekening te houden met de leeftijd van de jongen (Bijlsma 1993). De aldaar voorgestelde broedduur voor het eerste ei in 2-legsels van 40 dagen (zie tabel 4.3 op pagina 44) moet op grond van bovenstaande gegevens worden bijgesteld naar 39 dagen.

De volgorde waarin eieren uitkomen is van betekenis bij studies naar vogelsoorten met een afwijkende geslachtsverhouding (Gowaty 1991). Er zijn namelijk sterke aanwijzingen dat de geslachtsverhouding kan variëren naar gelang de positie binnen een legsel in relatie tot het legbegin (Olsen & Cockburn 1981, Dijkstra *et al.* 1990, Zijlstra *et al.* 1992, Anderson *et al.* 1993). Bepaling van leg- en uitkomstvolgorde is echter arbeidsintensief. A priori uitgaan van een uitkomstvolgorde synchroon aan de legvolgorde is - vanwege uitstel van bebroeding in de vroege eifase - niet zonder risico, zoals bleek bij Amerikaanse Torenvalken *Falco sparverius* (Anderson *et al.* 1993). Bij deze soort bleken de eieren van slechts 27 van de 38 legsels uit te komen in overeenstemming met de legvolgorde. In de overige gevallen trad meestal een positieverbetering van één plaats op, in enkele gevallen zelfs van twee of drie plaatsen. Volgens Holstein (1942) zou positieverandering soms ook bij de Havik optreden, maar helaas onderbouwde hij dat niet met cijfers. Uit de tabel op pagina 72 van zijn boek blijkt bovendien dat de uitkomstvolgorde van de eieren in drie legsels gelijk was aan de legvolgorde; slechts in één geval kwamen twee eieren op dezelfde dag uit.

Van Haviken is bekend dat de sexratio afwijkt van de 50-50-verhouding, en wel ten faveure van mannen. Het mannenoverschot is vooral duidelijk onder laat gestarte broedsels (Bijlsma 1993). Om de vraag te kunnen beantwoorden of er binnen een legsel wordt gemanipuleerd met de geslachtsverhouding, moet zekerheid bestaan over de uitkomstvolgorde van de eieren. Bij de hier gepresenteerde gegevens was de uitkomstvolgorde in alle gevallen identiek aan de legvolgorde. Positieverbetering kan echter niet helemaal worden uitgesloten, omdat in sommige broedsels twee (tot nu toe nooit meer dan twee) eieren op dezelfde dag uitkwamen. In één geval zat er slechts vijf uur verschil tussen het uitkomen van twee eieren.

Op grond van eigen materiaal van de Veluwe (1980-95) en Drenthe (1990-95), waarbij alle jongen van een nest werden gemeten, gewogen en gesext, is gekeken of er vaak jongen van dezelfde leeftijd op een nest voorkwamen. Zo ja, dan werd vastgesteld of het verschil meer of minder dan een halve dag bedroeg. In het eerste geval beschouw ik het verschil als reëel, in het laatste geval kan het verschil (meestal 1-4 mm) ook zijn veroorzaakt door het tijdstip van meting, waarvoor niet is gecorrigeerd. Bovendien is bij jongen met eenzelfde geboortedag nagegaan of ze tot hetzelfde geslacht

behoorden, of niet. Bij jongen van hetzelfde geslacht zijn er geen consequenties ten aanzien van sexe-afhankelijke manipulatie van de sexratio, in het tweede geval wel degelijk.

In 188 van 246 nesten met meer dan één jong bleek het leeftijdsverschil tussen de jongen meer dan een dag te bedragen (76%). Bij 42 nesten werd tussen twee jongen een leeftijdsverschil van minder dan een dag maar meer dan een halve dag gemeten; daarvan betrof het in 32 gevallen jongen van hetzelfde geslacht en in tien gevallen jongen van verschillend geslacht. Bij 16 nesten was het leeftijdsverschil tussen twee jongen minder dan een halve dag; 12 keer ging het om jongen van hetzelfde geslacht, 4 keer om jongen van verschillend geslacht. Op een totaal van 246 broedsels leveren de vier nesten met jongen van verschillend geslacht in nagenoeg dezelfde leeftijd geen fundamentele fout op voor de uitkomstvolgorde van eieren. Met andere woorden: de sexe-specifieke groeicurve van de vleugellengte kan als maat voor de leeftijd worden gebruikt, en op zijn beurt kan de leeftijd van de jongen op het nest als een bijna 100%-nauwkeurige indicatie van de legvolgorde van de eieren bij Haviken worden beschouwd.

Dankwoord Cor Dijkstra gaf commentaar op een eerste versie van dit artikel.

Summary

In the sexually dimorphic Goshawk, where secondary sex ratio is biased towards males and laying date is positively correlated with sex ratio, it should be tested whether egg hatching sequence mirrors egg laying sequence, particularly because incubation time varies relative to clutch size. During 1991-95, egg laying and hatching sequences were determined in 16 clutches (Appendix 1). Incubation time (defined as time between laying and hatching) showed within-clutch variation, with mean incubation time for 1st eggs being 41.3 days (SD=1.1, N=14), for 2nd eggs 40.1 days (SD=1.3, N=14), for 3rd eggs 38.7 days (SD=1.0, N=10) and for 4th eggs 38.0 days (SD=0.0, N=3). Clutch size also influenced incubation time, as can be demonstrated for first-laid eggs: 42.4 days (SD=0.4, N=4) in C/4, 41.1 days (SD=0.9, N=9) in C/3 and 39.0 days in C/2 (N=1). Incubation times for completed clutches varied between 46-47 days in C/4 (mean 46.5 days, SD=0.5, N=2), 42.5-45 days in C/3 (mean 43.4 days, SD=0.9, N=5) and 39.5 days in a single C/2. Infertile clutches may be incubated up to 52 days (N=1).

Hatching intervals between successive eggs were smaller than laying intervals. However, hatching rank equalled laying rank in all cases studied (Appendix 1). In six out of 16 nests two eggs hatched on the same day (5-14 hours apart), but hatching order still equalled laying order and this hatching order could still be quantified by wing length differences at the age of ringing. In a much larger sample of nests on which all nestlings were ringed, sexed and measured (N=246), 58 nests had two nestlings with an age-difference of less than one day. Based on wing length, 42 of these couples differed

in age by 0.5-1 day, still sufficient to distinguish hatching order. In the remaining 16 nests with age-differences of less than 0.5 day between two nestlings, 12 couples were of the same sex and only four of different sex. It can be concluded that in Goshawks hatching order reflects laying order, and that nestling rank at the time of ringing can be used to establish hatching order.

Literatuur

- ANDERSON D. J., BUDDE C., APANIUS V., GOMEZ J. E. M., BIRD D. M. & WEATHERS W. W. 1993. Prey size influences female competitive dominance in nestling American Kestrels (*Falco sparverius*). *Ecology* 74: 367-376.
- BEUKEBOOM L., DIJKSTRA C., DAAN S. & MEIJER T. 1988. Seasonality of clutch size determination in the Kestrel *Falco tinnunculus*: An experimental approach. *Ornis Scand.* 19: 41-48.
- BIJLSMA R. G. 1992. Effect van nestcontroles op het nestsucces van roofvogels. *Drentse Vogels* 5: 66-70.
- 1993. *Ecologische atlas van de Nederlandse roofvogels*. Schuyt & Co., Haarlem.
- BRÜLL H. 1977. *Das Leben europäischer Greifvögel*. Fischer Verlag, Stuttgart.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L. (eds.) 1980. *The Birds of the Western Palearctic*, 2. Oxford University Press, Oxford.
- DIJKSTRA C., BIJLSMA R. G. & VAN MANEN W. in prep. Seasonal sex ratio variation in Goshawk *Accipiter gentilis* broods.
- DIJKSTRA C., DAAN S. & BUKER J. B. 1990. Adaptive seasonal variation in the sex ratio of kestrel broods. *Functional Ecology* 4: 143-147.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. N., BAUER K. M. & BEZZEL E. 1971. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, 4. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- GOWATY P. A. 1991. Facultative manipulation of sex ratios in birds: rare or rarely observed? *Current Ornithology* 8: 141-171.
- HOLSTEIN V. 1942. Duehøgen *Astur gentilis dubius* (Spartman). Hirschsprungs Forlag, Kopenhagen.
- DEL HOYO J., ELLIOTT A. & SARGATAL J. (eds.) 1994. *Handbook of the Birds of the World*, 2. Lynx Edicions, Barcelona.
- MØLLER A. P. 1987. Copulation behaviour in the goshawk, *Accipiter gentilis*. *Anim. Behav.* 35: 755-763.
- OLSEN P. D. & COCKBURN A. 1991. Female-biased sex allocation in peregrine falcons and other raptors. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 28: 417-423.
- PALMER R. S. (ed.) 1988. *Handbook of North American Birds*, 4. Yale University Press, New Haven.
- SIEWERT H. 1933. Die Brutbiologie des Hühnerhabichts. *J. Orn.* 81: 44-94.
- ZIJLSTRA M., DAAN S. & BRUINENBERG-RINSMAN J. 1992. Seasonal variation in the sex ratio of marsh harrier *Circus aeruginosus* broods. *Functional Ecology* 6: 553-559.

Rob G. Bijlsma, Doldersummerweg 1, 7983 LD Wapse

Aanvaard voor opname 10 januari 1996

