

Dichtheid, reproductie en sekse-specifieke verschillen in ruimtegebruik en voedselkeus van Wespendienven *Perinis apivorus* in ZO-Nederland en aangrenzend België in 2013-15

Jan van Diermen, Willem van Manen & Stef van Rijn



Foto 1. Man Wespendif zonder prooi passeert de boomtopper bij Altweerderheide op 11 juli 2014 (Foto: Stef van Rijn)¹. Waarnemen vanuit boomtoppen is een goede methode om voedseltransporten in kaart te brengen; met kruispeilingen zijn vervolgens nesten te vinden. *Observations made from tree tops in July are an efficient method to locate nests by means of food transportations and triangulation. Male without food, Altweerderheide, 11 July 2014.*

Samenvatting

In 2013-15 onderzochten we Wespendienven in Het Groene Woud in Noord-Brabant (85 km²) en het Kempen-Broek in de grensregio van Noord-Brabant en Limburg, deels in België (115 km²). Naar Nederlandse begrippen onderscheiden deze gebieden zich door het voorkomen van veel loofbos op relatief rijke (vooral in Brabant leemhoudende) bodem. De dichtheid van 0.19 wespendifterritoria per 100 ha landschap en 0.83/100 ha bos in Het Groene Woud en de iets lagere dichtheid van 0.17/100 ha landschap en 0.58/100 ha bos in het Kempen-Broek, zijn hoog vergeleken met andere studies in Nederland en NW-Europa.

Van de territoriale paren ging de helft tot broeden over en daarvan was weer de helft succesvol met 1.73 jongen per nest (0.41 jong per aanwezig paar). Dit valt binnen de bandbreedte zoals gevonden in vergelijkbare studies de laatste decennia in Nederland. Broedpogingen mislukten niet of zelden in de eifase, maar frequent in de jongenfase (43-51%). Dat kwam in de meeste, zo

¹ Alle foto's zijn van de auteurs (verder aangeduid met initialen), tenzij anders vermeld.

niet alle, gevallen door predatie van jongen. Waar de predator bekend was, bleek dat steeds een Havik die kuikens in de leeftijd van 3-44 dagen van het nest haalde of ter plekke consumeerden. Variatie in broedsucces tussen de drie onderzoekjaren was aanzienlijk. Zowel het aantal jongen per succesvol nest als het aandeel succesvolle broedgevallen correleerde met de talrijkheid van sociale wespen, die we schematisch bemonsterden. Hierin speelde alsnog predatie een rol want hoe lager de wespendichtheid, des te vaker en langer oudervogels hun jongen onbewaakt achterlieten om voedsel te zoeken.

Nesten (n=56) werden gevonden in allerlei bostypen zonder voorkeur voor een bepaalde booms-oort. Met GPS-zenders uitgeruste vogels (n=17) lieten zien dat ze aanvankelijk in de omgeving van het nest in bos foerageerden. Al tijdens de eifase gingen vrouwtjes verder weg, vaak naar plekken die ze in de latere jongentijd weer bezochten. In die periode gingen ook de mannen verder weg, maar in beperkter mate en gemiddeld niet verder dan twee km. Met foerageren op grotere afstand verlegden beide seksen hun activiteiten steeds meer naar cultuurland. Die tendens was het sterkst bij vrouwen die daarbij vaak een tot meer dan tien km buiten de actieradius van hun partner foerageerden.

Bij twaalf nesten registreerden we de prooiaanbreng met behulp van cameravallen (193 dagen). Mannen overnachtten ergens in hun jachtgebied en begonnen eerder op de dag te foerageren. Ze brachten in de ochtenduren vooral kikkers aan, corresponderend met de kikkermobiliteit zoals we die op looproutes vaststelden. Vrouwen overnachtten op of bij het nest. Zij brachten de eerste daguren verse takken aan en begonnen pas daarna te foerageren, meestal na het arriveren van de eerste mannenprooi. Vrouwen brachten overwegend wespenebroed naar het nest (>90% van de gevallen). Dat kan samenhangen met hun grote actieradius waarbinnen ze 'onbeperkt' op hun voorkeursprooi konden azen. Bovendien kwamen ze meer in agrarisch landschap, waarvan we vaststelden dat wespen er na midden juli talrijker waren dan in bos terwijl kikkers er juist schaars waren. Omgekeerd kan de tendens bij territoriale mannen om gewervelde prooi te vangen (40% van de gevallen) samenhangen met de gelimiteerde voorraad wespennesten in hun meer aan bos gebonden, beperktere foerageergebied. Met hun gescheiden ruimtegebruik bezochten partners zelden hetzelfde wespennest (<2%).

Bij vergelijking van boskenmerken op foerageer- en referentielocaties bleek dat Wespendienven rijk gestructureerd en soortenrijker, meest vochtig, bos prefereerden. Dit bleek ook het bostype waar we door middel van punttellingen de hoogste dichtheid aan voor Wespendienven geschikte vogelprooien vaststelden. Wespennesten zijn bij aankomst van de Wespendif in mei nog in het embryonale stadium en geen belangrijke voedselbron. Op basis van onze bevindingen lijkt structuurrijk vochtig bos met de bijbehorende rijkdom aan insecten, (zang)vogels (duiven en lijsters in het bijzonder) en kikkers in belangrijke mate de aantrekkelijkheid van de studiegebieden voor Wespendienven te bepalen. Het broedsucces tussen jaren hing in deze studie sterk samen met het jaarlijks variërend wespenaanbod.

Binnen het jaar domineerde in de latere jongenfase de exploitatie van relatief wesprijke cultuurland. De gedeeltelijke omschakeling naar cultuurland kan wijzen op negatieve ontwikkelingen voor wespen en insecten in het algemeen in bos en natuurgebied. Het is ook mogelijk dat de oogstbare voorraad nesten van sociale wespen in bos bij de heersende (dit in vergelijking met de situatie veertig jaar geleden) relatief lage wespestand uitgeput raakt naarmate het seizoen vordert. In beide gevallen lijkt de ecologie van hun huidige hoofdprooi, de generalistische Gewone Wesp *Vespula vulgaris*, een uitkomst; maar gezien de deplorabele toestand van het met gifstoffen belaste cultuurland is de houdbaarheid van die kwalificatie twijfelachtig.

Wespendieven brengen de winter door in de tropische zone van Afrika en broeden in Eurazië. Ze keren in de eerste helft van mei terug op de Nederlandse broedplaatsen. Hun jongen brengen ze groot met het broed van sociale wespen, aangevuld met kikkers, jonge vogels en broed van hommels.

De Nederlandse populatie bedraagt 360-440 paren (van Manen *in* Sovon 2018). Het voorkomen in Nederland hangt in grote lijnen samen met de aanwezigheid van bos (van Manen 2018) en daarmee met het voorkomen van voor landbouw minder bruikbare gronden. In Nederland zijn dat vooral dat hoge zandgronden, de veenbodems en recentelijk ook de zandgronden en natte delen van Flevoland. De kans bestaat dat Nederlandse Wespendieven hierdoor grotendeels veroordeeld zijn te leven in gebieden die suboptimaal zijn. Bossen op rijkere gronden bevatten namelijk meer biomassa op alle niveaus van de voedselketen en het is aannemelijk dat er meer insecten en daarop prederende wespen voorkomen. Ook de dichtheid aan broedvogels en daarmee de beschikbaarheid van nestjongen als prooi is er hoger. Bij vochtige tot natte omstandigheden zullen bovendien kikkers in rijkere bossen talrijker zijn dan in armere bossen. Reden genoeg te veronderstellen dat bossen op rijkere bodem in Nederland een relatief hoge dichtheid aan Wespendieven kunnen herbergen (zie ook Voskamp & Smets (2006).

Om dit te onderzoeken zijn op initiatief van de betreffende provincies gebieden in Noord-Brabant en Limburg (en aangrenzend Belgisch Limburg) geselecteerd, waar bossen op rijkere grond voorkomen, vaak in vrij natte omstandigheden. We hebben hier gedurende drie broedseizoenen (2013-15) de populatie Wespendieven in kaart gebracht, hun reproductie gemeten, onderzocht wat ze hun jongen te eten gaven en kwantitatieve informatie over prooi-soorten verzameld (deels in 2016). Door Wespendieven te voorzien van een GPS-tracker hebben we onderzocht waar, wanneer en in welke landschappen de vogels hun eten zoeken.

Daarmee hebben we de hoofdvragen van dit onderzoek beantwoord: hoeveel zitten er, wat presteren ze, wat eten ze, waar vinden ze hun voedsel en hoe gebruiken ze in verband hiermee het landschap. Daarnaast hebben we de prooi-soorten, sociale wespen en kikkers, nader bekeken.

Onderzoeksgebieden

Het Groene Woud

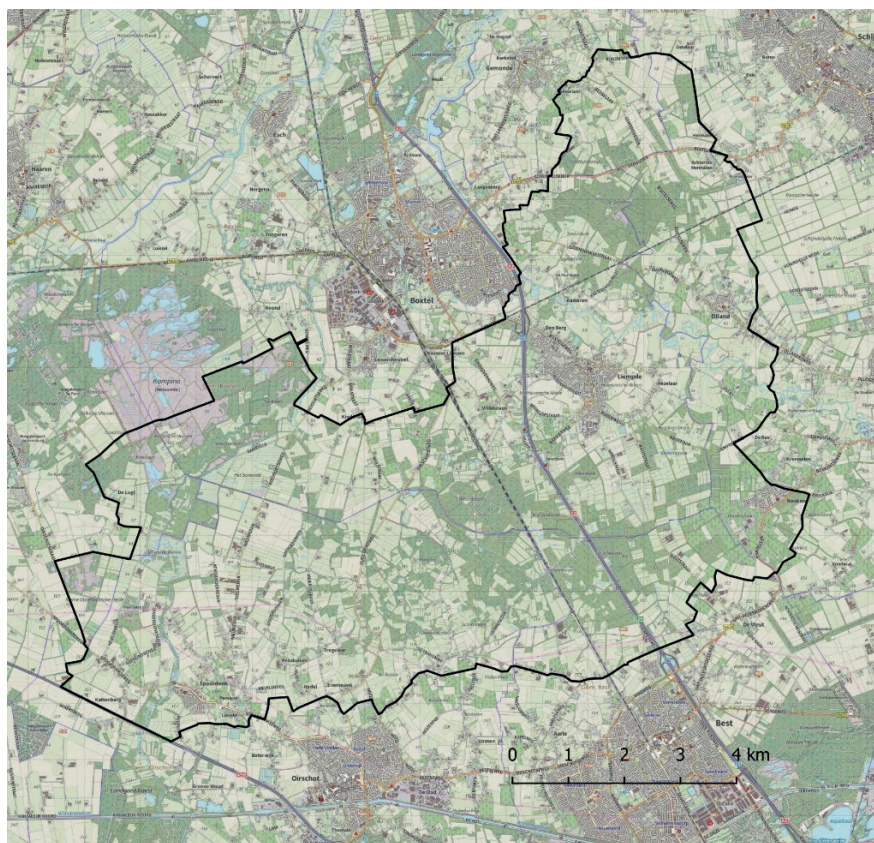
Studiegebied 'Het Groene Woud' ligt in Noord-Brabant tussen Boxtel, Oirschot en Sint-Oedenrode en heeft een oppervlakte van 85 km² (Figuur 1). Het is een halfopen gebied met verspreide vochtige bossen, graslanden, akkers en boomkwekerijen. Naast de dorpskern van Liempde is er veel verspreide bebouwing, zowel agrarische bedrijven als woonhuizen. In het noordoosten doorsnijdt de meanderende Dommel het gebied, in het zuidwesten de Beerze. De bodem bestaat grotendeels uit podzolen en zandgronden; het zand is er steeds lemig (65% lemige bodemtypen (Tabel 1). Bij het in cultuur brengen is een deel van de gronden verrijkt (eerdgronden). Door het gebied lopen de spoorverbinding Den Bosch-Eindhoven en de snelweg A2, beide met een ecoduct in de kern van het gebied.



Foto 2. Binnen 200 m van het waarneempunt werden een houtduifkuiken, minstens één kikker, een hoornaarnest en een nest Duitse wesp door dezelfde wespendifelman buitgemaakt. 5 augustus 2015, Tregelaar, Mortelen, Het Groene Woud, blik richting WNW (Foto: Peter van Geneijgen). *Within 200 m of this site a Woodpigeon squab, at least one frog and nests of Hornet and German Wasp were depredated and transported to the nest by the same male Honey Buzzard.*

Tabel 1. Bodemtypen in de studiegebieden Het Groene Woud en Kempen-Broek, in % van de oppervlakte. In Het Groene Woud is lemig zand bepalend, in het Kempen-Broek is de bodem minder verrommeld met meer ongestoorde bodems die plaatselijk bepalend zijn (zand, moerige ondergrond, leem, actief veenmosveen). Bron: Stiboka. *Occurrence (%) of soil types in the study plots. The soil in Het Groene Woud consists predominantly of loamy sand, the soil in Kempen-Broek is more diverse and less disturbed.*

Bodemtype <i>Soil type</i>	HGW	KB
Eerdgronden <i>Earth soils</i>	6.3	1.3
Lemige Eerdgronden <i>Loamy earth soils</i>	11.2	9.8
Podzolen <i>Podsollic soils</i>	26.8	33.7
Lemige Podzolen <i>Loamy podsollic soils</i>	5.2	10.4
Zand <i>Sandy soil</i>	1.7	13.7
Lemige Zandgronden <i>Loamy sandy soils</i>	47.4	10.3
Leem <i>Loam</i>	0.7	13.0
Moerige gronden <i>Peaty soils</i>	0.5	3.2
Veen <i>Peat</i>	0.1	4.8



Figuur 1. Begrenzing van studiegebied Het Groene Woud (85 km²) in Noord-Brabant (Bron: Pdok). *Overview of study area Het Groene Woud (85 km²) in Noord-Brabant.*

De bossen bestaan grotendeels uit loofhout, met name populier. De omschrijving ‘populierenopstand’ op de topografische kaart is opgevat als loofbos. Het grote aandeel loofhout, en daarbinnen het grote aandeel populierenbos in Het Groene Woud (Tabel 3), zijn in Nederlandse context bijzonder. De landgoedachtige bossen in het gebied zijn meer dan honderd jaar oud en hebben een goed ontwikkelde tweede boom- en/of struiklaag. Plaatselijk is een rijke voorjaarsflora van Bosanemoon, Eenbes en Slanke Sleutelbloem aanwezig, maar door braamopslag beduidend minder omvangrijk dan 40 jaar geleden. Uit eerder onderzoek zijn soortenrijke populaties van onder andere nachtvlinders, loopkevers, zweefvliegen en slakken bekend geworden (Poelmans *et al.* 2013).

De loofbossen op voormalige heide en veen zijn jonger en wat minder structuurrijk. De naaldbossen zijn in alle opzichten armer, al is ook hier in veel percelen een tweede

boom- of struiklaag opgeslagen. Een deel van het naaldhout is Fijnspar of Douglas, aangeplant als ondergroei van populier of eik. De condities voor de aanleg van bos waren matig; het was te nat vanwege een slecht doorlatende leemlaag met lokaal kwel (te zien aan ijzer- en bacteriefilm). Bos is daarom aangelegd op rabatten, wat veel microreliëf opleverde naast een groot oppervlak aan tijdelijk of semipermanent water met typerende macrofauna (o.a. dansmuggen Chironomidae, die in diapauze gaan bij droogvallen) en paaigelegenheid voor amfibieën.

Het Kempen-Broek

Studiegebied ‘Kempen-Broek’ is deels Belgisch grondgebied en heeft een oppervlakte van 115 km² (Figuur 2). Een kleiner deel ligt in Noord-Brabant (Ringselven, Budel-Dorplein, Hugterheide), het grootste deel in Nederlands Limburg. Het bestaat uit twee ruimtelijk gescheiden delen: noordelijk van Weert het complex Weerterbos-Hugterheide en zuidelijk van Weert de bossen van Kruispeel tot in de grensstreek en van Dorplein naar het oosten tot Stramproy-Kinrooi. Ertussen ligt westelijk van Weert het complex Weerter- en Budelerbergen, een militair oefenterrein dat buiten deze studie valt maar waar vermoedelijk ook Wespendienven broeden en zeker foerageren.



Foto 3. Natte zone langs de Oude Graaf gezien vanuit boomtop, Weerterbos in studiegebied Kempen-Broek. 14 juli 2014 (Foto: SvR). *Wetland created along Oude Graaf as seen from tree top, Weerterbos in study area Kempen-Broek, 14 July 2014.*

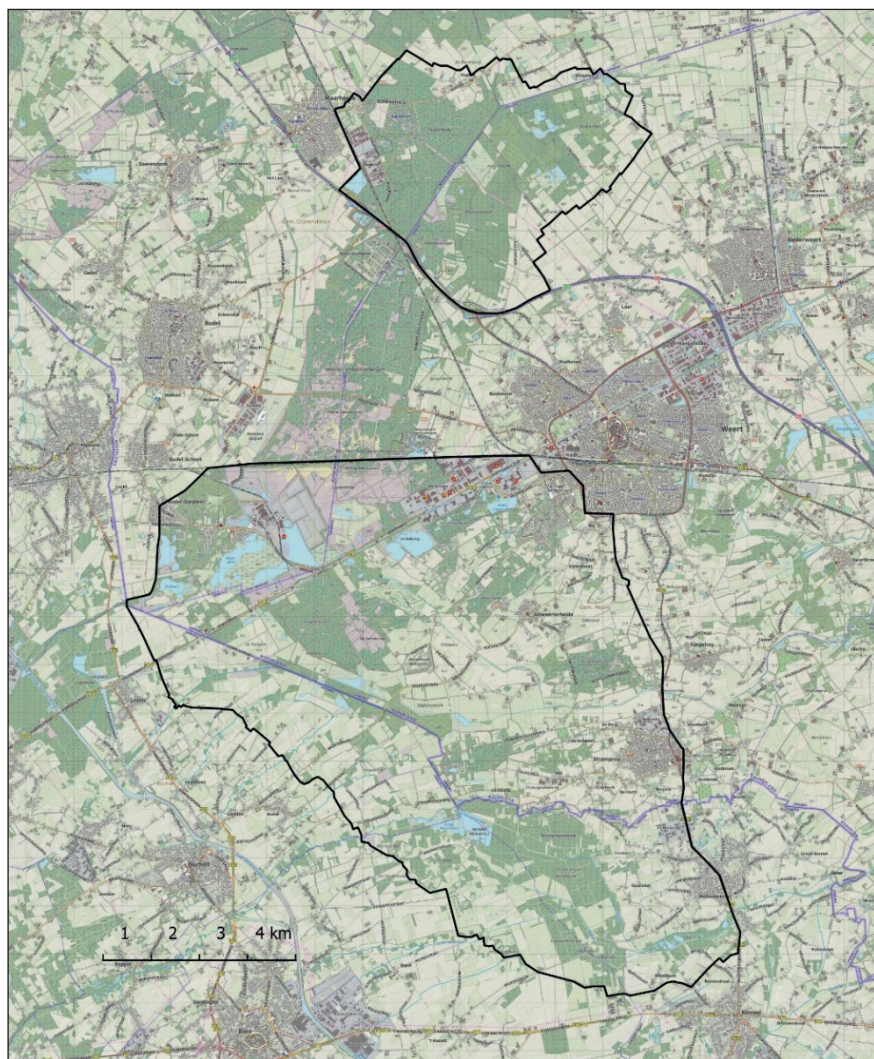
Vergeleken met Het Groene Woud zijn er minder leemhoudende bodems (44% versus 65%; Tabel 1) en is er meer bos (30% versus 22.7%; Tabel 2). In het Nederlandse deel staat veel meer naaldbos, vooral van Grove Den (Tabel 3). Het Limburgse deel van het complex Hugterheide-Weerterbos was bij aanleg erg nat vanwege keileem dicht aan

de oppervlakte en werd daarom begreppeld om bebossing mogelijk te maken. Naast veehouderij met de bijhorende maïsteelt komt in deze streek volle grond-tuinbouw en champignonkweek voor. Het loofbos in het Kempen-Broek is diverser dan dat in Het Groene Woud; meer Berk en meer Zomereik met diverse mengingen, en nat elzenbroek met permanent water (in het Belgisch deel). De Kempische bossen kennen veel structuurcontrasten, deels monocultuur zonder tweede boom- en struiklaag, deels spontane ontwikkeling, steeds als gevolg van verschillen in eigendom/beheer (particuliere aanplanting tegenover bosreservaat).

Tabel 2. Bodembebruik in de studiegebieden in ha en %, situatie 2013-16, gewijzigd naar Topografische Kaart 1:10.000. * grotendeels natuur op voormalige landbouwgrond, deels ontdaan van toplaag, deels begraaasd met runderen/paarden binnen raster. *Land use in the study areas in ha and % in 2013-16. * largely former farmland, top layer partly removed and partly fenced and grazed with cattle and horses.*

Bodembebruik	Category	HGW ha	KB ha	HGW %	KB %
Grasland	<i>Grassland</i>	1994.3	2498.8	23.5	21.7
Akkerland	<i>Arable land</i>	1610.1	2520.6	19.0	21.9
Fruittelt	<i>Orchard</i>	7.3	25.4	0.1	0.2
Boomkwekerij	<i>Tree nursery</i>	303.8	41.9	3.6	0.4
Totaal agrarisch	<i>Total farmland</i>	<i>3915.5</i>	<i>5086.7</i>	<i>46.1</i>	<i>44.2</i>
Loofbos	<i>Deciduous</i>	1304.7	1354.5	15.4	11.8
Gemengd bos	<i>Mixed woodland</i>	551.9	894.8	6.5	7.8
Naaldbos	<i>Coniferous</i>	70.1	1204.1	0.8	10.5
Totaal bos	<i>Total woodland</i>	<i>1926.7</i>	<i>3453.4</i>	<i>22.7</i>	<i>30.0</i>
Natuurgrasland*	<i>Semi-natural grassland*</i>	1440.5	547.6	17.0	4.8
Heide	<i>Heathland</i>	125.6	393.2	1.5	3.4
Zand	<i>Sand</i>	0.0	45.4	0.0	0.4
Totaal open natuur	<i>Open nature</i>	<i>1566.0</i>	<i>986.2</i>	<i>18.4</i>	<i>8.6</i>
Water en oever	<i>Water and shores</i>	43.3	261.7	0.5	2.3
Zandwegen	<i>Dirt roads</i>	191.4	274.2	2.3	2.4
Bebouwing	<i>Houses</i>	17.4	47.6	0.2	0.4
Bedrijf/erf	<i>Company/yard</i>	559.1	1095.4	6.6	9.5
Verharde wegen	<i>Paved roads</i>	269.8	297.0	3.2	2.6
Totaal bebouwd	<i>Total built-up</i>	<i>846.3</i>	<i>1440.0</i>	<i>9.9</i>	<i>12.5</i>
Totaal	<i>Total</i>	<i>8489.1</i>	<i>11502.3</i>	<i>100</i>	<i>100</i>

In beide gebieden is natuur ontwikkeld op uit bedrijf genomen landbouwgrond, meestal opgenomen in een jaarrond regime van begrazing met eigen koeien en begroeid met grassen, kruidenruigte en pionierbos. In het Kempen-Broek werden als tegenprestatie voor gratis natuurhectares ook percelen afgegraven om in geval van overbelasting van het afvoersysteem water vast te houden. Anno 2016 was het areaal nieuwe natuur in Het Groene Woud bijna drie maal zo groot als in het Kempen-Broek. Sinds 2019 wordt in Het Groene Woud het areaal bos uitgebreid door aanplantingen met endemische loofhoutsoorten op voormalige landbouwgrond (anno 2023 c. 20 ha).



Figuur 2. Begrenzing van het studiegebied Kempen-Broek (115 km²) op de grens van Noord-Brabant, Limburg en Belgisch Limburg (Bron: Pdok). *Overview of the study area Kempen-Broek (115 km²) bordering the Dutch provinces Noord-Brabant and Limburg and Belgian Limburg.*

Tabel 3. Aandeel van hoofdboomsoorten in de studiegebieden (in %). Bronnen: CBS Bosstatistiek 2004 en 2014, AMINAL, afdeling Bos & Groen 2001 & digitale versie van de Bosreferentiaalaag van Vlaanderen. *Share in % of main tree species in the study areas. Sources: NL: CBS Forest Statistics 2004 and 2014 and Belgium: AMINAL, Forest & Green Division 2001. Digital version of the Forest Reference Layer of Flanders. Het Groene Woud and the Belgian part of KB are predominantly deciduous.*

Soort	Species	HGW	KB NL	KB Be
Berk	<i>Betula</i> sp.	3.3	5.3	2.5
Populier	<i>Populus</i> sp.	38.0	6.7	11.7
Wilg	<i>Salix</i> sp.	5.2	0.5	1.7
Zomereik	<i>Quercus robur</i>	30.9	14.3	15.1
Zwarte Els	<i>Alnus glutinosa</i>	3.0	2.5	43.5
Overig loof	<i>Other deciduous</i>	1.7	1.8	2.7
Σ loofhout	<i>Total deciduous</i>	82.1	31.1	77.2
Corsicaanse Den	<i>Pinus nigra</i>	0.1	7.7	0.0
Douglas	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	0.6	1.2	0.0
Fijnspar	<i>Picea abies</i>	2.4	5.1	11.6
Grove Den	<i>Pinus sylvestris</i>	12.9	50.9	9.1
Lariks	<i>Larix</i> sp.	1.4	2.7	1.9
Overig naald	<i>Other conifers</i>	0.5	1.3	0.2
Σ naaldhout	<i>Total coniferous</i>	17.9	68.9	22.8

Werkwijze

Inventarisatie van Wespdiëven

Wespdiëven werden vanuit geprepareerde toppen van hoge bomen (bijna altijd sparren waaruit een krans takken werd weggezaagd) of vanaf open plekken met goed zicht op het omringende bos waargenomen en zolang mogelijk gevolgd. Waarnemingen werden op kaart ingetekend met vliegrichting en met geschatte afstand tot bekende ijkpunten (hoogspanningsmast, perceel Douglasspar, populieren scherm). Bij iedere waarneming werden, voor zover mogelijk, genoteerd: geslacht, type verenkleed buikzijde, rui- of andere gaten in vleugel en staart, interacties met andere dieren, gedrag en prooi transport (Foto 1, 4). Sommige waarnemers maakten foto's, maar de meesten niet.

Het meeste inventarisatiewerk werd verricht in juli en augustus, vanaf het moment dat jongen op het nest werden gevoerd. In deze periode is het goed mogelijk om onderscheid te maken tussen paren met jongen (gerichte vluchten van en naar het nest en de foerageerplek) en paren zonder jongen (ongerichte vliegbewegingen, vaker paarsgewijs, meer balts, en hervatting hiervan na onderbreking of op volgende dagen). Hoewel Wespdiëven onder goede waarneemomstandigheden tot op ongeveer drie km kunnen worden ontdekt en gevolgd, neemt de detectiekans al vanaf 1500 m sterk af. Waarneempunten lagen meestal meerdere km uit elkaar. Territoria en nesten werden gelokaliseerd met behulp van kruispeilingen. In geval van gerichte vluchten (meestal hoog opcircelen en in een rechte lijn afzakken) werd geverifieerd of zich een nest met jongen aan een van de uiteinden van het traject bevond. In de meeste gevallen, en zeker op meer dan een km afstand, is namelijk niet goed zichtbaar of een vogel een prooi

draagt. In nagenoeg alle gevallen van voedseltransport werd uiteindelijk een nest met jongen gevonden. Jaarlijks werd 10-25% van de wespndiefnesten al gevonden door in het vroege voorjaar systematisch naar (oude) roofvogelnesten te zoeken en die later te controleren. In 2014 en 2015 werden nestplekken ook door pas gearriveerde gezenderde vogels verraden.



Foto 4. Vrouw Wespndief ruiend. Handpen 1 is nieuw, handpen 2 en 3 zijn in de groei, en een armpen links zit verkeerd om gedraaid. Voor individuele herkenning moet notitie worden gemaakt van geslacht, rui, kleur en bandering van buik, borst en vleugels (alleen indien dichtbij en/of gefotografeerd). Kruispeel, 7 augustus 2014 (Foto: SvR). *Female Honey Buzzard moulting primary 1 (renewed) and 2 and 3 (growing); one of the left secondaries is damaged and has turned upside down (possibly about to be shed). Individual recognition is relatively easy when making notes on sex, moult, plumage and colour (only feasible when closeby and/or photographed).*

Nestcontroles

Nieuwe en bekende wespndiefnesten en niet-bezette havik- en buizerdnesten werden eind mei/begin juni gecheckt om vast te stellen of ze (nog) door een Wespndief werden gebruikt. Zo ja, dan werd de legselgrootte vastgesteld (Foto 5). Maar de meeste nesten werden na de eifase aan de hand van voedselbrengende ouders gevonden.

In de jongenfase werden naast controles vanaf de grond zo mogelijk twee of meer controles van de nestinhoud uitgevoerd door de nestboom te beklimmen; één maal kort na het uitkomen van de eieren en tot drie maal in een later stadium. Daarbij werd biometrie van de jongen opgenomen, bij eerste bezoek tenminste de maximaal gestrekte vleugellengte, de kropinhoud (in % of in drie categorieën van leeg tot vol) en het gewicht. Bij de tweede controle werden de jongen geringd en werden naast pootdikte (in verband met de keuze van ringmaat; van Diermen *et al.* 1996) facultatief andere maten genomen (maar zeker vleugellengte en gewicht). Tijdens alle controles werden de op/onder het nest liggende prooiresten beschreven en lege raten verzameld.



Foto 5. Kloksgewijs, van linksboven: nest in Zwarte Els, twee dagen voor uitkomen eerste ei, 5 juli 2013, Neerbroek in Kempen-Broek (Foto: SvR), in Zomereik met Hedera, tien dagen voor uitkomen eerste ei, 14 juni 2015, Geelders in Het Groene Woud (Foto: JvD), nest in Grove den, twee weken voor uitkomen; deze eieren zijn relatief licht gepigmenteerd. Weerterbos in Kempen-Broek, 17 juni 2015 (Foto: WvM) en nest in Schietwilg met Hedera, een week voor uitkomen eerste ei, Mortelen in Het Groene Woud, 17 juni 2015 (Foto: WvM). *Clockwise from upper left: nests in the study area, i.e. in *Alnus glutinosa*, two days before hatching, in *Quercus robur*, ten days before hatching, in *Pinus sylvestris*, eggs are lightly pigmented, two weeks before hatching, and in *Salix alba*, covered with *Hedera helix*, one week before hatching.*

Telemetrie

Volwassen Wespddieven werden gevangen met behulp van een levende Oehoe (afkomstig uit opvang in Zundert of Opglabbeek) en een mistnet van 10-12 m lang met drie zakken en maaswijdte 10 cm, opgesteld in het zicht van het nest. In totaal hebben we in de drie seizoenen bij 18 nesten 22 vangpogingen uitgevoerd, resulterend in vangsten van 12 mannen en 10 vrouwen. Van de mannen werden er elf van een GPS-tracker voorzien, van de vrouwen zes. In 2016 werd van één vrouw de zender afgenomen. Bij drie nesten werd geen vogel gevangen en vier gevangen vrouwen werden niet gezenderd, evenmin als een in 2016 gevangen man.

In Noord-Brabant gebruikten we de UvA Bird Tracking System GPS-tracker, ontwikkeld in het Universiteitslab door W. Bouten en E. Baay. Het is een 18-20 grams apparaatje boven bedekt met zonnecellen en een uitwendige antenne (Foto 6a). In Limburg

gebruikten we GPS-trackers van Ecotone© PL, een op ons verzoek verlaagd (maar nog altijd aerodynamisch twijfelachtig hoog) model GSM-UHF tracker van het type SKUA van 21-23 g (Foto 6b). De trackers kregen een laagje neopreen aan de onderzijde om veerbeschadiging en huidirritaties door warmte en wrijving te voorkomen. Beide typen hebben de afmeting van een luciferdoosje en zijn met een tuigje (8-10 g) van teflon en medicinale tube op de rug van de vogel bevestigd (Foto 7). Ten tijde van ons onderzoek viel het gebruik van deze apparatjes vanwege het uitwendig karakter onder de Ontheffing Vogelwet 1936 voor ringvergunninghouders. In België werd een Toelating van de Federale Overheidsdienst Leefmilieu via het Agentschap voor Natuur en Bos verkregen. We werkten er samen met ringer Guido Knoops.



Foto 6a. UvA_Bird-Tracking System tracker met tuigje 70 x 37 x 15 mm, 18-20 g (Foto: JvD).



Foto 6b. Modified Ecotone © Skua tracker, 56 x 23 x 21 mm, 21-23 g (Stramprooierbroek, man; Foto: J. Keppens).

Tabel 4. Aantal verzamelde GPS-locaties per gebied, maand en jaar. In 2013 zijn voor mei en juni geen locaties voorhanden, omdat vogels bij de nesten pas in juli konden worden gevangen, in 2016 werden van vrouw 1604 in HGW nog 1751, 1373 en 2143 GPS-posities verkregen in respectievelijk mei, juni en juli. *Number of GPS locations recorded by area, month (May-August) and year. In 2013 no data available in May and June, because birds were captured in July; in 2016 only data of female 1604 in HGW were recorded.*

Jaar Year	Het Groene Woud				Kempen-Broek				Totaal Total
	Mei	Juni	Juli	Aug	Mei	Juni	Juli	Aug	
2013	0	0	3205	8754	0	0	305	4752	17016
2014	4440	7444	9256	6897	1559	3408	5808	8562	47374
2015	6493	9393	7031	3372	3549	5208	5885	3498	44429
2016	1751	1373	2143						5267
Totaal Σ	12684	18210	21635	19023	5108	8616	11998	16812	114086

De UVA-BiTS trackers maakten downloads via een in het veld geplaatst Luxul Flatpaneel antenne netwerk, een bewerkelijk systeem waarvoor paneelantennes met een 70° dekkingshoek in boomtoppen, op torens of hoogspanningsmasten werden geplaatst. De Ecotone trackers gaven via het GSM-netwerk hun laatste dagposities door en konden 's nachts handmatig via een basisstation met richtantenne van dichtbij worden

leeggetrokken. Beide trackersystemen communiceren in twee richtingen: GPS-data en andere informatie afstaan en instellingen voor GPS-frequentie en tijd- en ruimtevensters ontvangen. Meestal werden bij daglicht 6-12 GPS-punten per uur verzameld, 's nachts minder, resulterend in 114.086 GPS-posities (Tabel 4). Van één Noord-Brabantse vrouw werden in 2016 nog 5267 posities in het broedgebied verzameld. Periodiek zijn GPS-posities met een veel hogere resolutie (tot elke 3 sec) verzameld om gegevens, verkregen met een lagere meetfrequentie, beter te kunnen duiden.



Foto 7. Alarmerende adulte vrouw met tracker 1604 bij nest; haar jongen zijn berekend op een leeftijd 43-45 dagen maar waren niet zichtbaar tijdens de controle op 9 augustus 2015 en mogelijk net uitgevlogen, Mortelen, Het Groene Woud (Foto: D. Eijkemans). *Adult female with tracker 1604 fiercely alarm-calling near the nest; young aged at 43-45 days, but not seen (probably just fledged).*

Interpretatie van GPS-gegevens

Om ruimtelijke voorkeur te kunnen analyseren zijn de gegevens gehomogeniseerd (hoge resolutie gegevens eruit gelaten) en is het interval tussen resterende GPS-posities zoveel mogelijk naar 10 minuten gebracht. We hebben de GPS-posities als volgt geïnterpreteerd:

- Bij nest: punten minder dan 200 m van het nest. De vogel broedt, brengt groene takken aan, voert prooi, waakt, rust of foerageert hier, maar het specifieke gedrag kan niet worden onderscheiden op basis van de GPS-data.
- Slapen: punten van een half uur na zonsondergang tot een half uur voor zonsopgang. Wanneer binnen 200 m van nest, zijn deze punten dubbel gelabeld.
- Vliegen: wanneer de verplaatsing voorafgaand en volgend op een punt meer dan 200 m bedroeg of alle punten hoger lagen dan 150 m boven landniveau.
- Foerageren: een verplaatsing, voorafgaand of volgend op een punt, is niet groter dan 200 m bij een interval van maximaal 35 minuten.

Habitatgebruik

Het onderzoek naar habitatgebruik met behulp van GPS-data op landschapsniveau hebben we beperkt tot een gis-analyse van de foerageerpunten aan de hand van de topografische kaart (schaal 1:10.000 Topografische Dienst). Verkiezen of vermijden van bepaalde landschapstypes hebben we bepaald door de kenmerken van foerageerlocaties te vergelijken met de kenmerken van vier punten: 150 m in noordelijke, oostelijke, zuidelijke en westelijke richting van de foerageerlocatie. De 150 m is hier gebaseerd op de ervaring met *real time* gevolgdde vogels met VHF (op staart bevestigde *Very High Frequency* radiozender met draadantenne). Het is de modale afstand die een zich in bos verplaatsende Wespendif in één vliegbeweging aflegt. We nemen aan dat vanaf ieder willekeurig punt een punt op 150 m in een willekeurige windrichting daarvan verwijderd, onder gelijke omstandigheden met dezelfde inspanning, had kunnen worden bereikt. Voorkeur voor bodem- en bostypes is geanalyseerd door het aanbod binnen het onderzoeksgebied te vergelijken met het gebruik door foeragerende Wespendifen. Hier is niet de verkieslijke puntenvergelijking (GPS-positie versus willekeurig punt) gebruikt, omdat de informatieschaal in de digitale bestanden (bodemaak en bosstatistiek) te grof is voor een benadering met 'random' gegenereerde punten op 150 m van foerageerlocaties. Vandaar de keus voor een grid-benadering.

Ten tweede hebben we habitatopnames in bos gemaakt op plekken met clusters van foerageerpunten en op willekeurige punten op 100-200 m daarvandaan waar niet was gefoerageerd door een gezenderde Wespendif. We bekeken 72 foerageerlocaties uit de eifase (dus voordat wespenbroed het hoofdvoedsel is geworden) afkomstig van zes mannen met een actief nest uit alle delen van de studiegebieden, versus 72 referenties met in totaal 3800 gemeten of gecategoriseerde variabelen. Een foerageerlocatie werd als volgt gedefinieerd: minimaal vier GPS-posities binnen 45 minuten in de ochtend op maximaal 2 ha en op meer dan 400 m van het nest in de periode van einde mei tot begin juli. Hiermee maximaliseerden we de kans dat het actief foeragerende individuen betrof. Per man ging het om 10-14 foerageerlocaties, en wel 41 in Het Groene Woud en 31 in Kempen-Broek. Binnen een straal van 10 m rondom het centrum van de cluster van GPS-posities beschreven we 25 kenmerken van bodem en vegetatie. Voor de kroonlaag, tweede boomlaag, struiklaag en kruidlaag is de dekking uitgedrukt in procenten. Per laag zijn de dominante soorten genoteerd. Van dood hout zijn alleen stammen met diameter >10 cm meegeteld. Bij de kroonlaag is de hoogte geschat en zijn de afstanden tussen een centrale boom tot de vijf dichtstbijzijnde buurbomen opgemeten. Bij tweede boomlaag en kruidlaag is eveneens de hoogte geschat. Ook werd genoteerd of het perceel op rabatten stond. De bemonstering vond in september en oktober van het betreffende seizoen plaats.

Naast onze structuurmeting beschikten we via Natuurmonumenten over recente opnames van de bosstructuur in het Wijffelterbroek. Die waren eenvoudig toepasbaar bij het interpreteren van het effect van bosstructuur op terreingebruik van Wespendifen omdat het vlakdekkend onderzoek in gridcellen van 100 m² betrof (GIS-bestanden, STARO 2014).

Onderzoek van het dieet

We hanteerden drie manieren om het prooispectrum in beeld te brengen: nestcontroles, camera's bij nesten en zoeken naar frequent bezochte locaties met parallelle lijnen naar het nest (vrijwel altijd de locaties van opengegraven wespennesten).

Methode 1 Nestinspecties geven een momentopname (zie nestcontroles). Ze leverden 418 prooiresten op, 397 raten, 18 kikkers en 3 vogels. Steeds werd ook resten van voornamelijk gele, brosse *Vespula vulgaris* raten gevonden dat verder niet kwantificeerbaar was (Foto 8). De raten varieerden van vers en vol met eitjes, larven en verzegelde poppen tot nat, slijmerig en ondetermineerbaar. De jongen schuiven raten over de rand bij hun beenstrekoefeningen; dat wat onder het nest nog benoembaar was, werd meegeteld. Sommige vrouwtjes verwijderen lege raten en laten die tientallen meters verder weg vallen; we hopen maar dat dit aselekt gebeurde.



Foto 8. Kuikens van 33 en 36 dagen, nest in Zwarte Els bedekt met resten van raten van Gewone Wesp. Van deze wespensoort zijn de raten bros en vaak aan brokken en brokjes getrapt. Prooiresten op nesten geven een vertekend beeld van wat Wespindieven aanvoeren. Het kleurverschil tussen de jongen (zeer licht en donker chocolade) is opvallend, maar komt bij Wespindieven vaker voor binnen een nest. Neerbroek, Kempen-Broek, 27 juli 2014 (Foto: JvD). *Chicks of 33 and 36 days old, nest covered with debris of combs of Common Wasp. Prey remains found during nest visits give a biased idea of diet. The difference in chick colour is extreme (light versus dark chocolate brown), but not that rare in Honey Buzzards.*

Methode 2 Installatie van trailcamera's. De camera (model Bushnell HD Nature View, soms met voorzetlens brandpunt 60 cm, of Reconyx Hyperfire HC600) werd op een tak gemonteerd, meestal binnen twee meter van het nest. We gebruikten de beweging-sensor-optie met per geregistreerde beweging drie foto's. Na een pauze van 5 à 10 seconden werden weer drie foto's, enzovoort. Dit had als voordeel dat iedere prooilevering werd geregistreerd en bijna alle prooi kon worden gedetermineerd (zie Foto 9-11), zelfs tijdens hectische momenten met vleugelgeflap. Nadeel was dat de sessies zonder batterijverversing maar c. 16 dagen duurden en dat de opnamen niet voor andere doeleinden konden worden gebruikt (zoals analyse van de tijdsbesteding). Interpretatie van het beeldmateriaal gebeurde door de foto's in snelle opeenvolging te bekijken (in Irfanview©) en bij iedere verandering naar diagnostische details te zoeken. Soms moest vaker heen en terug gekeken worden om veranderingen in de aard en ordening van voedselresten op het nest te beoordelen. Omdat grotere jongen hun buitgemaakte prooi afschermen tegen hun nestgenoot, werd vanaf kuikendag 35 steeds vaker pas op foto's van enkele minuten later duidelijk wat eerder was aangebracht (bijvoorbeeld Foto 9).



Foto 9. Grote jongen bespringen de oudervogel met slaande vleugels wanneer die met raat komt, niet bij gewervelde prooi. Hier zijn in een fractie van een seconde de verzegelde cellen in een raat van Gewone Wesp zichtbaar. Vrouw Logtse Veld HGW, 25 juli 2016 (Foto: JvD). *Larger chicks jump forward and start wing flapping when the parent arrives with comb (not when vertebrate prey is supplied). A *Vespula vulgaris* comb with mainly sealed cells can be recognized in the split second that it is visible. Female Logtse Veld HGW, 5 August 2016.*



Foto 10. Kenmerkende draaibeweging van de kop om de voorpoot van een kikker te demonteren. Kop en romp worden vervolgens vanwege de lastige greep met enige moeite uit elkaar getrokken. Het bekken en de achterpoten blijven meestal langer liggen. Niet verwonderlijk dat menige kikker in één keer naar binnen wordt gewerkt. Man Logtse Veld HGW, 25 juli 2016 (Foto: JvD). *Typical head twist to loosen a frog's foreleg. Head and torso are torn apart by pulling; pelvis and hind legs often remain untouched for some time. Since processing is complicated, many frogs are swallowed whole. Male Logtse Veld HGW July 25 2016.*



Foto 11. Man Wespendief brengt Bruine Kikker in snavel, terwijl vrouw net vertrekt. Dorplein, 27 juli 2015, 9:47 (Foto: WvM). *Male brings Common Frog in bill, female just departs. Dorplein, 27 July 2015.*

We registreerden 1416 prooileveringen op 193 effectieve cameradagen bij 12 nesten. In 1398 gevallen was bekend of de aanbrenger vrouw of man was. We telden daarbij 1483 stuks prooi omdat soms twee of drie raten tegelijk werden aangebracht en in die gevallen, net als bij nestcontroles, elke raat als 1 stuks is geteld. Met deze laatste twee getallen hebben we steeds gerekend, daarbij 18 stuks aangebracht door een niet geïdentificeerde ouder (1.3%) buiten beschouwing latend omdat gaandeweg de analyse het verschil tussen de seksen leidend werd.

Methodes 3 Bij nesten met gezenderde dieren is aan de hand van GPS-punten achterhaald waar de prooi vandaan kwam en is deze plek in het veld bezocht. Dat leidde tot 498 vondsten van grondnesten van wespen en hommels. Zo konden we achterhalen waar welke prooi soort door de Wespdiëven werd geoogst. Meestal waren nog tot ver in oktober determineerbare resten van raten, nest-enveloppe of wespenkoppen aanwezig op de graafplek.

Bemonstering van voedselaanbod

Wespen In de jongentijd van Wespdiëven groeit het aantal werksters in wespenvolken exponentieel (Spradbery 1971, Archer 2012). De activiteit van nectarzoekende wespen werd gemeten met 33 cl plastic flesjes met omgekeerde hals, gevuld met een mengsel van 1:6 gistend witbier en perensap (vangstijd 24-33 uur). In totaal werden 1128 monsters verzameld, evenredig verdeeld over bos, bosranden en open landschap. Bij de meeste vangsessies werden de vallen de volgende dag geleegd. In 91 gevallen gebeurde dit pas na anderhalve dag. Hoewel een valletje na een etmaal weinig effectief meer bleek, is hiervoor niet gecorrigeerd.



Foto 12. Blik van boven in een sapval nadat deze 28 uur heeft gehangen. Je vangt er overwegend motten en vliegen mee, maar ook sommige wespensoorten inclusief Duitse en Gewone (niet zichtbaar op de foto). Scheeken, Het Groene Woud, 15 augustus 2013 (Foto: JvD). *View in a juice trap 28 hours after having in situ, yielding mostly moths and flies.*

Habitats zijn opgesplitst in drie categorieën: cultuurland (maïs, weide, kuilgras), bos (loof, gemengd, naald) en randen (bos grenzend aan natuurlijke vegetatie of aan agrarisch gebied). Bos begint in dit kader op 10 m van de rand. Singels of hagen in agrarisch gebied vallen onder cultuurland. In 2015 werd ter referentie het zeer droge militair oefenterrein Oirschotse Heide bemonsterd, 7 km zuidelijk van Het Groene Woud. Dat leverde naast grove dennen- en eikenbos twee extra typen habitat op: zandige heide en bosrand aan heide. Meerdere Wespddieven uit Het Groene Woud, Weerterbos en Dorplein foerageerden op en bij heide, maar ze maakten er (bijna) geen wespennesten buit (Kampina, Oirschotse Heide en Weerter- en Budeler Bergen).

Kikkers Kikkers zijn meest nachtactief en worden normaliter met valemmsers en schotten bemonsterd of bij kunstlicht geteld. Voor dit onderzoek was dagactiviteit de te meten factor en werd te voet geteld op willekeurige routes in grasland (167 km) en bos (217 km). In de helft van de gevallen ging het hier om ‘bijvangst’ op inspectie-tochten naar wespddiefnesten, onderweg naar bosstructuurmetingen of controles van wespvallen. Bij het lopen in gras is niet verder dan 20 m van bomen of bos gegaan, omdat we aannamen dat Wespddieven meestal vanuit bomen verkennen waar ze op de grond succesvol kunnen jagen. Geregeld werden nieuwe routes naar bekende doelen gebruikt. Routes afgelegd binnen bos en erbuiten werden als twee steekproeven uitgewerkt.



Foto 13. Buiken van drie Bruine Kikkers, onderdeel van een referentieserie ter determinatie van kikkers op camerabeelden op wespddiefnesten. Verzameld in Noord-Brabant tussen 1 juni 2016 en 4 september 2019 (Foto's: JvD). *Bellies of Common Frogs, part of a series used as a reference to identify frogs on camera images taken at Honey Buzzard nest, collected between June 2016 and September 2019 in Noord-Brabant.*

De waargenomen kikkers waren op twee klauterende Heikikkers na steeds wegspringende Bruine Kikkers, vaak op geringe afstand van elkaar. In droogvallende greppels in zomereiken- en fijnsparrenbos zijn bij heet weer ook dieren groepsgewijs stilzittend en verkoeling vindend aangetroffen. Recent gemetamorfoseerde juvenielen waren in juni bij honderden te zien maar werden niet genoteerd. In 2016-19 zijn kikkers na de

paaitijd tot in oktober met de hand gevangen en gemeten/gewogen om een idee te krijgen van de door Wespddieven aan hun jongen aangeboden kikkermassa en de mate van beschikbaarheid en vangbaarheid van kikkers van verschillend formaat.

Zangvogels en duiven Zangvogels en duiven werden in 2013-16 in mei en juni op 58 (25 in Kempen-Broek, 33 in Het Groene Woud) monsterpunten gedurende *c.* vijf minuten voor 12:00 MEZT geteld. Fuller & Langslow (1984) geven aan dat in bos na vijf minuten *c.* 55% van de paren/territoria en 70% van de soorten werd geregistreerd. Onze telling steekt wat simpeler in elkaar, vogels werden genoteerd ongeacht status of gedrag conform Moller-Pillot (2015). Daarbij werd een cirkel van *c.* 100 m afgeluis-terd en met de verrekijker bekeken. De meeste lijsters werden foeragerend, roepend of alarmerend betrappt omdat na de massale ochtendzang werd begonnen met waarnemen. Het resultaat van de twee tellingen werd gemiddeld om de variatie als gevolg van het bezoekmoment wat te dempen.



Foto 14. Houtduiven hebben een lang broedseizoen (maart-september), maar de jongenproductie is grotendeels beperkt tot juli en augustus, precies in de tijd dat Wespddieven jongen hebben te voeren. Wespddieven preferen geregeld nestjongen van duiven en zangvogels, bij voorkeur als deze een lang broedseizoen hebben en hun jongen nog naakt of schaars bevederd zijn. Wapse, 26 augustus 2009 (Foto: Rob Bijlsma). *The breeding season of Woodpigeons covers March-September, but reproductive success is by far the best in July and August. Unfeathered or sparsely feathered squabs (here 5-6 days old) are frequently taken by Honey Buzzards, not least because the main reproductive period of Woodpigeons overlaps with those of Honey Buzzards.* Wapse, 26 August 2009.

De populierbossen op lemig zand in Het Groene Woud zijn al in de jaren zeventig van de vorige eeuw onderwerp van studie geweest (van Hees 1978) en werden begin jaren tachtig en in 2009-10 in de provinciale kartering van Noord-Brabant begrepen (Poelmans & van Diermen 1997). Ze vielen in de jaren 1975-90 op door dominantie van zowel Tjiftjaf als Winterkoning en een zeer hoge dichtheid van Zanglijster en

Merel (beide 15-30 territoria per 10 ha, evenredig toenemend met de dekking van de struiklaag). Onze 33 meetcirkels zijn representatief gekozen en bevatten maar drie keer puur naaldhout (te Kampina).

Uit het Kempen-Broek zijn ons een proefvlakartering van onbekende omvang in de Laurabossen (Leurs & Dassen in 2008 en 2012) en rapportages van het op schaarse soorten gekarteerde Weerterbos (VWG Nederweert) bekend, maar is niets gepubliceerd over de breedtheid van algemene vogelsoorten. Onze 25 meetpunten bestrijken vanaf de nattere delen van Dorplein in het westen, langs de zuidrand van de Laurabossen de Kettingdijk, het Wijffelterbroek, het Areven en het complex Stramprooierbroek-Groot Broek naar het Hasselterbroek in het zuidoosten. Hier vonden we geen enkele meetcirkel in ongemengd naaldbos.

Bewerking van de gegevens

Gegevens werden bewerkt in Microsoft Excel, Open Office Calc, Google Earth, Arcview 3.1 (inclusief uitbreidingen XTools, MTools, Movement en Home Range) en Quantum GIS (1.7.4 t/m 2.22.1) (Foto 15). Irfanview werd gebruikt om met sensorcamera gemaakt sequenties van nestfoto's snel te bekijken.



Foto 15. Voorbeeld van een GPS-track in Google Earth met typisch patroon waar veel kennis over foerageergedrag in deze studie aan werd ontleend. Man Wespendif in Logtse Veld, 2-5 augustus 2014. Gele cirkels zijn geooogste wespennesten, blauwe cirkels markeren zitplaatsen in bomen. Van links naar rechts: slaapplek, nest Duitse Wesp talud zuidzijde, zitplek aan bosrand, nest Gewone Wesp talud noordzijde, een op 4 augustus ontdekt en niet geooogst nest van Gewone Wesp, zitplek aan zandweg. De convergerende lijnen links boven zijn de vliegroutes van en naar het wespendifnest met twee jongen. *2-5 August 2014, GPS pattern in Google Earth of male Honey Buzzard exploiting two wasp nests in road embankments in farmland. Yellow circles indicate harvested Common and German Wasp nests, blue circles daytime roosts. The flight lines in the upper left corner converge at the nest.*

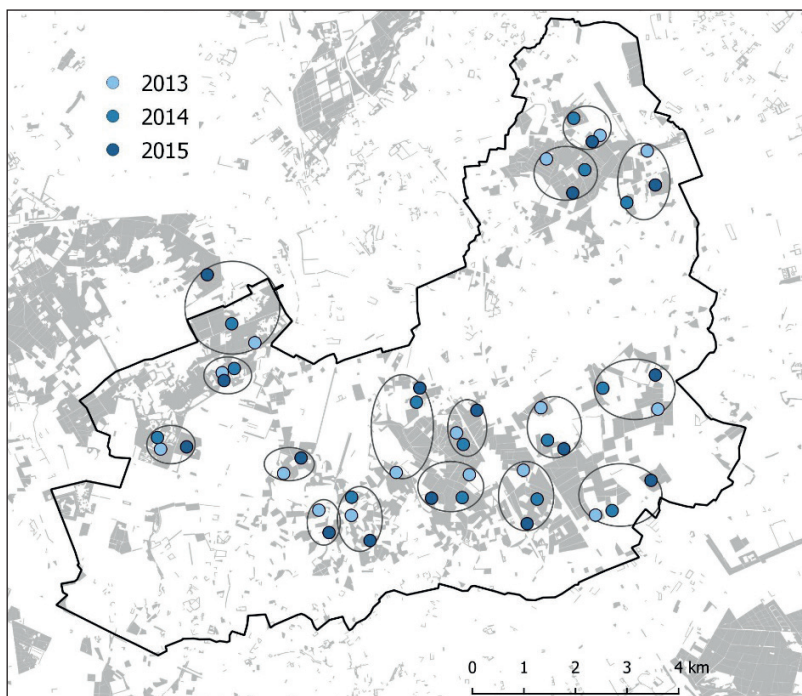
Resultaten

Aantal en verspreiding

In 2013-15 verschilde het aantal territoria van jaar op jaar nauwelijks. Wanneer de jaarlijks gevonden territoria worden samengevoegd, zoals in Figuur 3a en b, dan is over de drie jaren gezamenlijk sprake van 36 elkaar uitsluitende territoria, 16 in Het Groene Woud en 20 in het Kempen-Broek. Daarvan werden er binnen de grenzen van het studiegebied 32 in drie jaren en 4 in twee jaren vastgesteld. Berekend over de respectievelijke studiegebieden betekent dat een dichtheid van 0.19 paar/100 ha in Het Groene Woud en 0.17 paar/100 ha in het Kempen-Broek. De dichtheid per 100 ha bos bedraagt voor beide gebieden respectievelijk 0.83 en 0.58 paar. De dichtheid varieerde ruimtelijk het meest in het Kempen-Broek, met een lagere dichtheid in Weerterbos en Laurabossen (0.3-0.5 paar/100 ha bos) en een hogere dichtheid in het Stramprooierbroek-Groot Broek (1.1 paar/100 ha bos). In Het Groene Woud weken De Geelders en de Mortelen met respectievelijk 0.5 en 1.5 paar af van De Scheeken en het Beerzedal met beide iets minder dan 1 paar/100 ha bos.



Foto 16. Kijkje westwaarts vanaf de basis van de nestboom van een Wespandief, Steenrijt, Het Groene Woud, 31 augustus 2013 (Foto: JvD). *View from the base of the nesting tree of a Honey Buzzard in the study area Het Groene Woud, 31 August 2013.*

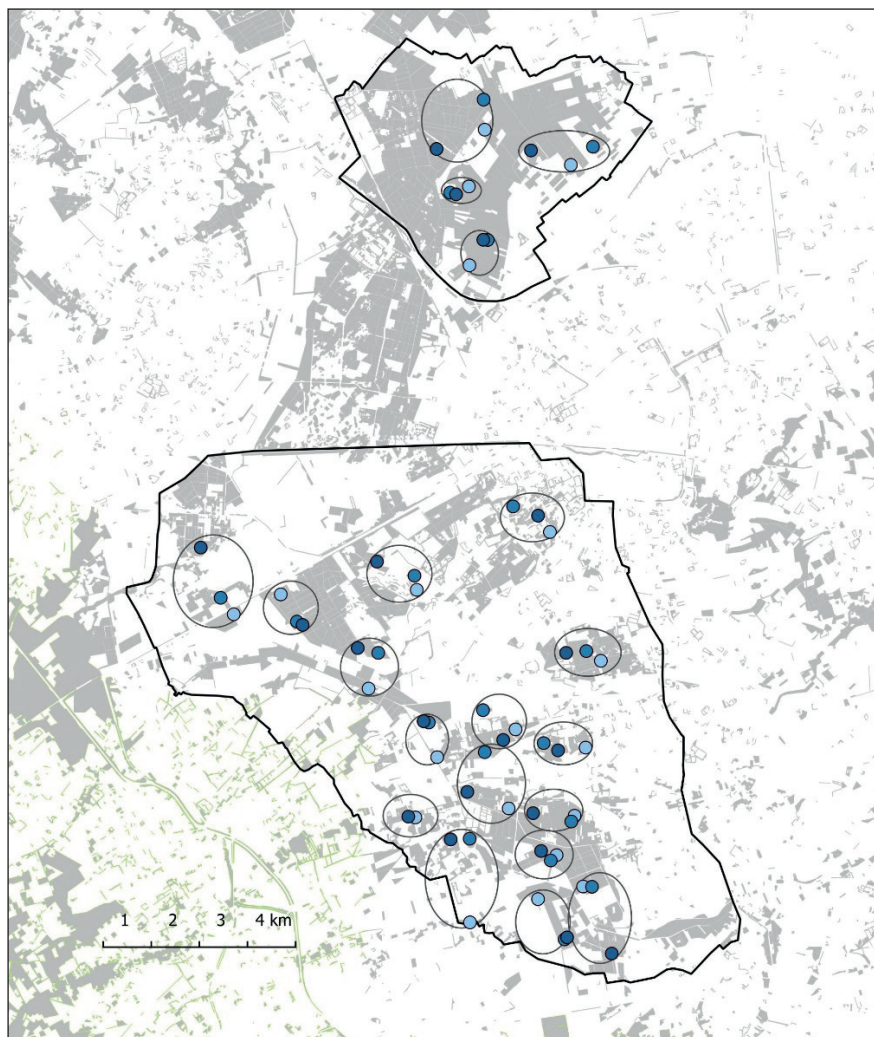


Figuur 3a. Verspreiding van de Wespindief in Het Groene Woud. Groeperingen dienen de leesbaarheid en geven ruwweg territoria aan die elkaar in werkelijkheid overlappen. Indien een nest tweemaal werd gebruikt, is één van de stippen iets verplaatst. *Distribution of Honey Buzzards in Het Groene Woud. Groupings indicate territories that in fact overlap. If a nest was used twice, one of the dots has been moved slightly.*

Nestplaatskeuze

In totaal zijn 56 nesten gevonden. Nesten zaten in bos, zowel in grotere bossen als in gefragmenteerd bos (Foto 16, 18). De variatie was groot: in dichte percelen met een entree in de kronen, in een singel, aan de bosrand, dicht bij paden en één keer boven een verharde weg. De keuze van boomsoort was redelijk overeenkomstig het aanbod van boomsoorten (vergelijk Tabel 5 met Tabel 3). Het groter aandeel naaldbout (vooral Grove Den) in het Kempen-Broek tekende zich af in de nestboomkeus.

Wespindieven kunnen een nieuw nest bouwen, maar vaak wordt een oud nest gebruikt. Van de 56 nesten waren 25 nieuw gebouwd, veertien nesten waren eerder door een Wespindief gebruikt met een niet herleidbare eerste bouwer, drie waren gebouwd door Bui-zerd *Buteo buteo* en twee door Zwarte Kraai *Corvus corone*. Van de overige twaalf konden we de voorgeschiedenis niet achterhalen. Twee nesten werden afwisselend door Havik en Wespindief gebruikt. Nesten zaten meestal in de kruin van een boom – tweemaal op een zijtak – en op een hoogte van 10-26 m. De gemiddelde hoogte bedroeg 17,5 m.



Figuur 3b. Verspreiding van de Wespindief in het Kempen-Broek; voor uitleg zie Figuur 3a. *Distribution of Honey Buzzards in Kempen-Broek; explanation in Figure 3a.*

In vier gevallen ging het nest schuil in het levende groen van Kamperfoelie of Hedera (Foto 17), in twee van deze gevallen werden jongen gepredeerd. In het Kempen-Broek waren alle wespindiefnesten in Zomereik omringd door kluwens van meerdere jaargangen verpopingsspinsels van de Eikenprocessierups *Thaumetopoea processionea*. In één geval had een kuiken mogelijk in verband hiermee tijdelijk een halfdicht tranend oog.

Tabel 5. Nestbomen van Wespendien in deze studie in 2013-15. *Frequency of nesting tree-species used by Honey Buzzards in the two study areas during this study.*

Soort	Species	HGW	KB	Totaal Total
Amerikaanse Eik	<i>Quercus rubra</i>	1	-	1
Berk	<i>Betula sp.</i>	6	1	7
Corsicaanse Den	<i>Pinus nigra</i>	-	2	2
Douglasspar	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	1	2	3
Grove Den	<i>Pinus sylvestris</i>	4	12	16
Lariks	<i>Larix sp.</i>	1	1	2
Populier	<i>Populus nigra</i>	3	-	3
Wilg	<i>Salix sp.</i>	3	-	3
Zomereik	<i>Quercus robur</i>	5	9	14
Zwarte Els	<i>Alnus glutinosa</i>	-	5	5
Totaal	Total	24	32	56



Foto 17. Zoekplaatje met broedende Wespendief die door kamperfoelieblad loert, strak gezeten maar alles wat eronder gebeurt nauwlettend in de gaten houdend. Pas na verloop van tijd krijgt de waarnemer door dat hij al die tijd wordt gefixeerd. Logtse Veld Kampina, Het Groene Woud, 9 juni 2014 (Foto: JvD). *Incubating Honey Buzzards are tight sitters. Often only the breeder's yellow iris is detectable, here watching through gaps in the honeysuckle surrounding the nest rim. Logtse Veld, 9 June 2014.*



Foto 18. Nest in Zachte Berk met Kamperfoelie in nat elzen-eikenbos met dichte opslag van Grauwe- en Boswilg, vanaf de grond vanuit één hoek zichtbaar. Smalbroeken, 2014 (JvD). *Nest in mixed moist alder-oak-willow stand in honeysuckle covered downy birch, to the human observer only visible from one angle.*

Reproductie

In 104 bezette territoria werden in tenminste 48 gevallen (46%) eieren gelegd (Tabel 6). In tenminste 44 gevallen (42%) zijn jongen geboren en in 25 gevallen (24%) vlogen jongen uit. Omdat veel nesten pas werden gevonden in de jongenfase, is het theoretisch mogelijk dat eileg door meer paren had plaatsgevonden. Dat achten we onwaarschijnlijk, want in de groep van 20 nesten die vanaf de eileg werden gevolgd, vlogen in precies de helft van de gevallen jongen uit, vergelijkbaar met de uitkomst voor de hele verzameling waarnemingen.

In Het Groene Woud was het percentage succesvolle paren (20%) iets kleiner dan in het Kempen-Broek (27%). In het Kempen-Broek was ook het aandeel paren dat zeker een legsel produceerde iets groter.

Legselverliezen werden niet vastgesteld (wel één gepredeerd ei). In 19 gevallen verdwenen één of beide jongen en in 17 gevallen werden ze gepredeerd. In acht gevallen was een Havik aantoonbaar de predator (vraatsporen, ruiveren, camerabeeld; Foto 19), in de meeste andere gevallen ontbrak ieder spoor van de jongen en was Havik waarschijnlijk ook de predator. De twee andere kandidaten, Oehoe *Bubo bubo* en Boomarter *Martes martes*, kwamen in 2013-15 niet of sporadisch in de studiegebieden voor. Betrokken op alle nesten mislukte 43-51% van de broedsels, in hoofdzaak door verliezen in de kuikenfase met predatie als belangrijkste oorzaak.



Foto 19. Een adulte Havik per camera betraapt op het de dag ervoor leeggehaalde wespenspievenest (met 2 jongen van 1-3 dagen oud), Geelders, Het Groene Woud, 26 juni 2015 (Foto: JvD). *Adult Goshawk revisiting a Honey Buzzard nest that he emptied the day before (with chicks 1-3 days old)*, Geelders, 26 June 2015.

Predatie van wespenspiefouders bij of op het nest werd binnen de onderzoeksperiode niet vastgesteld (wel erna: twee maal door Havik te Kampina in 2018 en 2022, correspondentie F. van Erve en C. Goldschmidt). Van de door Havik gepredeerde acht broedsels werden in vijf gevallen kuikens ter plekke geconsumeerd (19 juli, 4, 6, 9 en 26 augustus). Haviken van beide geslachten en alle leeftijdsklassen waren betrokken en er zaten met zekerheid ook Haviken tussen met al zelfstandige jongen en niet-broedende vogels (*floaters* en een eerstejaars vrouw) (Foto 19).

We vonden nauwelijks verschil in afstand tot het dichtstbijzijnde haviknest tussen geslaagde en mislukte wespenspiefbroedsels: succesvol gemiddeld 765 ± 368 m ($n=21$) en gepredeerd 673 ± 374 m ($n=17$). Van 38 actieve wespenspiefnesten bevonden zich er 31 (82%) op minder dan 1 km van een actief haviksnest.

Bij een deel van de wespenspiefparen werd geen nest gevonden, zes paren die pas laat in beeld kwamen moeten op basis van voedseltransporten een actief nest hebben gehad dat niet werd gevonden. In vier gevallen werd aangenomen dat dit succesvolle paren waren. De overige paren (geen nestvondst, geen voedseltransport) brachten veel tijd door met cirkelen en baltsen en het is onwaarschijnlijk dat deze lang jongen hebben gehad, laat staan grootgebracht.

Tabel 6. Aantal gevonden territoria en aantal paren met eileg, met jongen en met uitgevlogen jongen per gebied per jaar. *Number of territories, and number of pairs with egg laying, with chicks and with fledged young per study plot per year.*

Gebied <i>Area</i>	Jaar <i>Year</i>	Territoria <i>Territories</i>	Met eileg <i>Eggs laid</i>	+ jongen + chicks	Uitgevlogen <i>Fledged</i>	% succes % +
Groene Woud	2013	16	7-8	6-8	4	25.0
	2014	14	6-7	6-7	2	14.3
	2015	15	5	5	3	20.0
	Totaal	45	18-20	17-20	9	20.0
Kempen-Broek	2013	20	10-12	10-13	5	25.0
	2014	19	8-9	6-7	4	21.1
	2015	20	12-13	11	7	40.0
	Totaal	59	30-34	27-31	16	27.1
Totaal <i>Total</i>		104	48-54	44-51	25	24.0



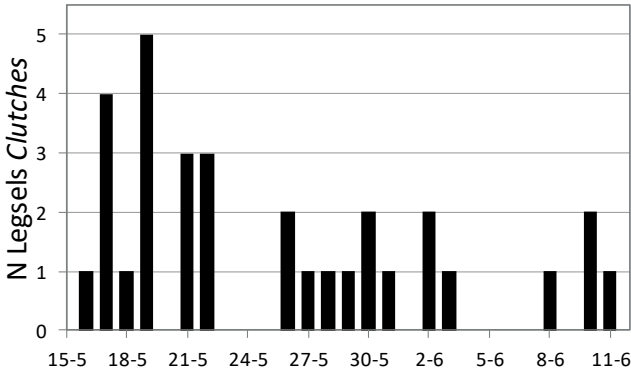
Foto 20. Kuikens van 21 en 28 dagen (de kleinste met groeiachterstand), op zijtak Zomereik. Stramprooierbroek in Kempen-Broek, 1 augustus 2015 (Foto: JvD). *Chicks of 21 and 28 days old (retarded growth in smallest chick) at nest in Quercus robur, Kempen-Broek, 1 August 2015.*

Bij de beschrijving van de broedbiologie zijn jaren en gebieden niet steeds afzonderlijk behandeld vanwege de kleine steekproef.

Het gemiddelde legbegin, meestal teruggerekend aan de hand van de vleugellengte (leeftijd) van het oudste jong minus 34 dagen ligtijd voor het ei, viel op 25 mei, maar de spreiding was groot (Figuur 4). Er was een duidelijke piek rond 20 mei. Late beginners onder de gezenderde vogels (met legbegin vanaf 8 juni) hadden meest betrekking op dieren die hun terugreis uit Afrika na half april aanvingen, paren waarvan één of beide partners onderweg vertraging opliepen of dieren die na aankomst een nieuwe partner moesten vinden.

Veertien nesten werden in de eifase gecontroleerd. Dat leverde twee vermoedelijk complete legfels op met één ei, een tweelegsel waarvan het ene ei gepreedeerd onder het nest lag en elf legfels met twee eieren. De gemiddelde legselgrootte was 1.86. Het aantal vastgestelde nestjongen telde vijf maal één en 24 maal twee jongen (gemiddeld 1.83). Het aantal uitgevlogen jongen was in 22 van de 25 gevallen bekend: zes maal één en 16 maal twee, dat komt neer op minimaal 1.73 jongen per succesvol broedgeval (Foto 20). Per bezet territorium werden in Het Groene Woud $0.20 \times 1.73 = 0.34$ en in het Kempen-Broek $0.27 \times 1.73 = 0.47$ jongen grootgebracht, dit kan gelden als reproductiecijfer van de respectievelijke populaties.

Tussen de jaren waren de verschillen aanzienlijk. In 2013 vlogen in 25% van de territoria jongen uit, in 2014 was dat in 18% en in 2015 was 29% van de territoria succesvol. In de jaren 2013 en 2015 gecombineerd en inclusief vijf nesten met >0 jongen waren geslaagde broedsels met 1.7-1.9 jong per nest productiever dan in 2014 met 1.3 uitgevlogen jong per nest.



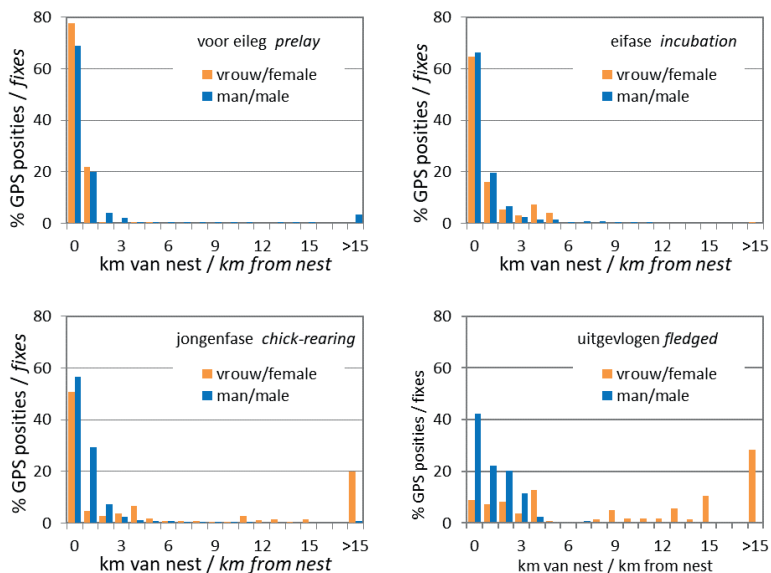
Figuur 4. Legbegin van Wespddieven in Het Groene Woud en Kempen-Broek in 2013-16. *Onset of laying of Honey Buzzards in Het Groene Woud and Kempen-Broek in 2013-16.*

Ruimtegebruik

Vlak na aankomst in het broedgebied en kort voor de eileg bleven de Wespddieven in de buurt van het nest (Figuur 5). Al gedurende de eifase begonnen de meeste vrouwen verder van het nest te foerageren dan mannen. Dit patroon zette zich voort gedurende de rest van de broedperiode. Het ruimtegebruik van de mannen was over het broedseizoen veel stabielier dan dat van vrouwen en bij vrouwen lag het centrum van hun activiteit verder van het nest. Vrouwen foerageerden in het bijzonder in juli en augustus tot ver buiten de studiegebieden en ver buiten de territoria van hun mannen. Vrouwjes neigden ernaar hun voedselaanvoer naar het nest eerder af te breken dan mannen en dan tientallen kilometers van het nest te bivakkeren. Daar oogstten ze een cluster van wespennesten tot aan de wegtrek in de tweede helft van augustus.

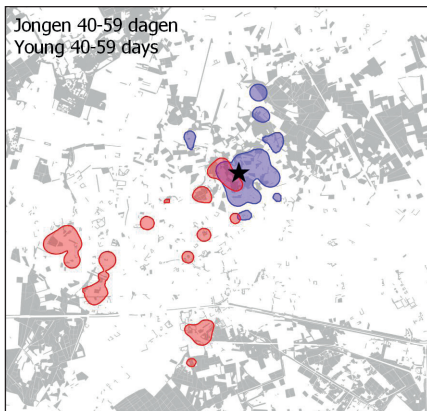
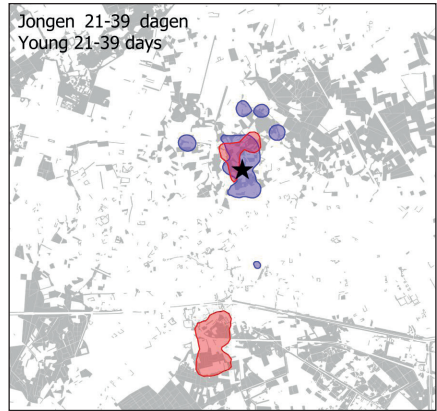
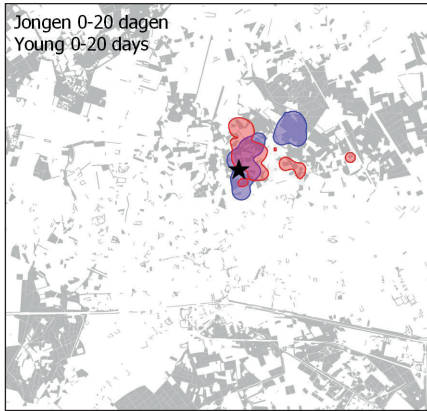
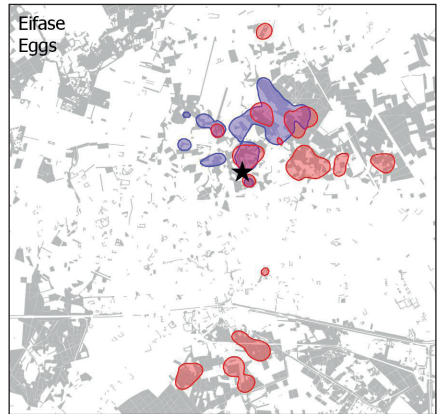
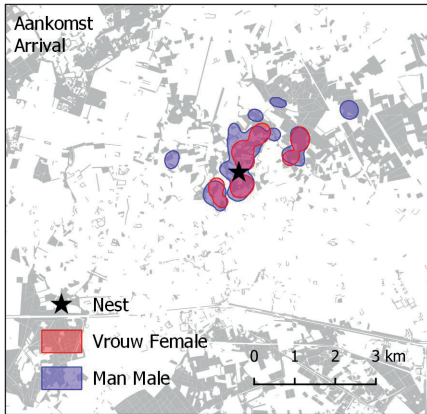
Vrouwen gingen in de loop van het broedseizoen verder van huis en bezochten andere gebieden dan hun partner. Dit is het mooist te zien aan de hand van de activi-

teiten van een succesvol paar waarvan beide partners waren gezenderd. We hebben de afzonderlijke GPS-punten van foerageerlocaties omgerekend naar kernels, die de waarschijnlijkheid aangeven dat punten binnen deze begrenzing vallen (in ons geval hebben we gekozen voor 90%). De activiteitsgebieden van man en vrouw gingen in het relatief gunstige wespennjaar 2015 steeds meer van elkaar verschillen in de loop van het broedseizoen, met uitzondering van de eifase waarin de vrouw ook al ver van het nest foerageerde (Figuur 6). Het eerste ei van dit paar werd gelegd op 22 mei, de jongen werden geboren op 25 en 27 juni en verlieten het nest op 8-10 augustus. De vrouw bracht voer tot 13 augustus, de man tien dagen langer.



Figuur 5. Ruimtegebruik als % van het aantal GPS-posities van vrouwen en mannen Wespennid in 2013-15 (studiegebieden samengenomen). Vooral vrouwen bewogen zich in de loop van de broedperiode steeds verder van het nest tot ruim buiten de onderzoeksgebieden (>15 km). *Distance of sex-specific forays of Honey Buzzards during chick-rearing and post-fledging in 2013-15 as % of total number of GPS fixes (study areas combined). In the course of the breeding period, females (not males) gradually started to forage further away from the nest, and well beyond the boundaries of the study areas (>15 km).*

Mannen bleken er tamelijk exclusieve activiteitgebieden op na te houden. Bij vrouwen is dat vanwege hun grote actieradius onaannemelijk, al zijn ze op foerageerplekken niet gediend van gezelschap (eigen waarnemingen JvD). Figuur 7 toont het bijna wederzijds uitsluitend ruimtegebruik van drie buurmannen in het Kempen-Broek in 2014, alle met jongen in het nest. Tussen deze vogels en wellicht ook binnen hun actieradius, bewogen zich niet-gezenderde buurmannen en vrouwen zonder jongen, waarvan we het ruimtegebruik niet of slechts fragmentarisch kenden.



Figuur 6. Veranderende activiteitgebieden (90% kernels) van een succesvol paar Wespendieven in de loop van het broedseizoen in een jaar met relatief veel wespen (2015). Mortelen, Het Groene Woud. *Changes in the home ranges (90% kernels) of a successful pair of Honey Buzzards relative to successive breeding stages in 2015 (relatively abundant supply of social wasps).*

Grijs = bos. Grey = woodland.

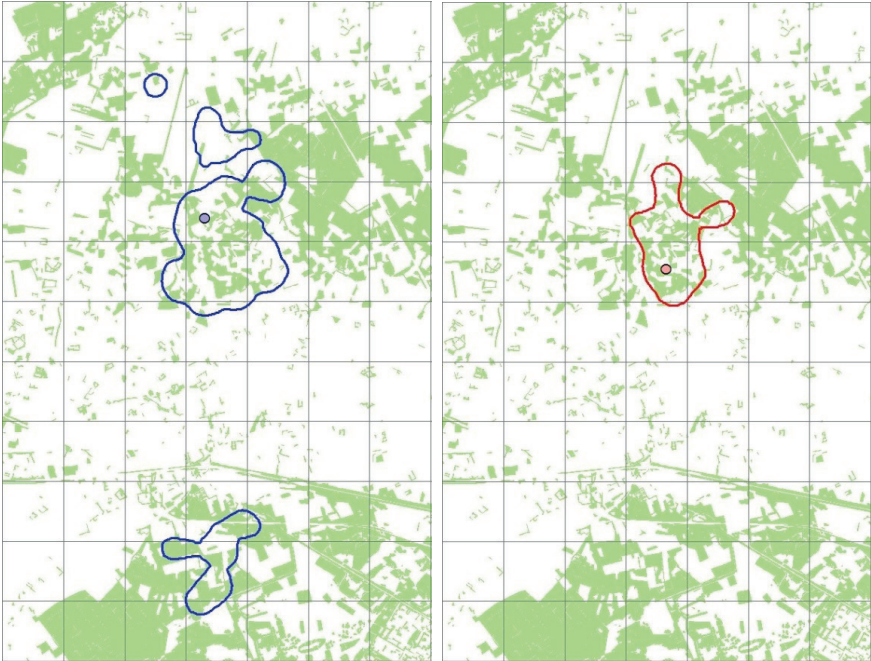


Figuur 7. Wederzijds uitsluitende foerageergebieden van drie wespendifmannen met actieve nesten in het Kempen-Broek in 2014 aan de hand van 90% kernels. De kernels overlappen niet; de linker twee mannetjes hebben geïsoleerde foerageergebiedjes verder weg, passend bij een jaar met minder wespen (grijs = bos). *Mutually exclusive foraging ranges of three neighbouring males in Kempen-Broek in 2014. The 90% foraging kernels do not overlap; two males on the left have small, isolated foraging areas further away, consistent with a year with fewer wasps (grey = woodland).*

Een doel van het driejarige onderzoek was om een eventueel verschil in ruimtegebruik tussen jaren te kunnen meten door gebruik te maken van paren met dezelfde broedstatus in twee opeenvolgende jaren, maar dan bij verschillende wespenabundantie. Dat konden we wegens de vele mislukte broedsels maar bij één paar voor de man en bij één paar voor de vrouw bepalen. Paar 6050-1604 Mortelen, Het Groene Woud (hetzelfde paar als in Figuur 6), kreeg zowel in 2014 als 2015 twee jongen. De man ging in het wespenarme 2014 al in de tweede jongenweek tot op 6 km van het nest foerageren; op 26 juli volgde predatie van de jongen aan het einde van hun vierde levensweek. In

2015 was bij een relatief hoog wespenaanbod de benutte ruimte in de periode 10-26 juli maar ruim een derde van die het jaar ervoor en vlogen beide jongen uit (Figuur 8a, 8b).

Vrouw 1604 was in 2015 partner van man 6050 en broedde in 2016 5 km westelijk met een andere man. Haar foerageerkernels (90%) in dezelfde periode als bij de man (10-26 juli) omvatten respectievelijk 195 ha in het betrekkelijk wespenrijke 2015 en 1141 ha in het zeer wespenarme 2016. De periode vanaf 10 juli is gekozen omdat de vrouw toen begon mee te jagen.



Figuur 8a links. Man 6050 Mortelen HGW in 2014 (blauw). De 90% foerageerkernel van 10-26 juli, in het betrekkelijk rijke wespenjaar, omvatte 532 ha. *Male 6050 in 2014 (blue). His 90% foraging kernel in 10-26 July, a wasp poor year, measured 532 ha.*

Figuur 8b rechts. Man 6050 Mortelen HGW in 2015 (rood), een betrekkelijk rijk wespenjaar. De 90% foerageerkernel van 10-26 juli omvatte 192 ha. *Male 6050 in 2015 (red). His 90% foraging kernel in 10-26 July, a relatively good wasp year, measured 192 ha.*

Terreingebruik

Bodentype op foerageerplekken Het bodentype bepaalt in hoge mate het menselijk bodemgebruik. Zo zijn op de rijkere eerdgronden in het gebied in het algemeen geen bossen aangeplant waardoor ze minder werden gebruikt door Wespddieven. Toch zijn er binnen bodentypes soms verschillen zichtbaar, waarbij bijvoorbeeld lemige subtypes meer werden gebruikt dan niet-lemige (Tabel 7).

Tabel 7. Voorkomen van bodemtypen (% van oppervlakte) en gebruik (% van foerageerlocaties binnen de onderzoeksgebieden) door Wespdiëven (Het Groene Woud n=20.574, Kempen-Broek n=12.798 foerageerlocaties). *Availability of soil types (% of surface area, 'Aanbod') and their use (% of foraging locations within the study areas, 'Gebruik')* by Honey Buzzards (Het Groene Woud N=20,574, Kempen-Broek N=12,798 foraging locations).

Bodemtype <i>Soil type</i>	Het Groene Woud		Kempen-Broek	
	Aanbod	Gebruik	Aanbod	Gebruik
Eerdgronden <i>Earth soils</i>	6.3	1.6	1.3	0.0
Lemige eerdgronden <i>Loamy earth soils</i>	11.2	4.1	9.8	0.3
Podzolen <i>Podsolis</i>	26.8	25.6	33.7	19.4
Lemige podzolen <i>Loamy podsolis</i>	5.2	5.2	10.4	35.7
Zandgronden <i>Sand-sandy soil</i>	1.7	0.9	13.7	4.4
Lemige zandgronden <i>Loamy sand</i>	47.4	61.4	10.3	4.0
Leemgronden <i>Loam</i>	0.7	0.8	13.0	30.9
Moerige gronden <i>Peaty soils</i>	0.5	0.3	3.2	1.6
Veen <i>Peat</i>	0.1	0.0	4.8	3.8



Foto 21. Vers geoogst nest van Gewone Wesp langs pad (rechts vooraan) in gemengd bos bij Oirschot door man 6055, 4,5 km van zijn nest te Steenrijt-Mortelen, Het Groene Woud. Geoogst op 27 augustus 2013 en vier dagen later weer in opbouw (Foto genomen op 31 augustus: JvD). *Freshly harvested nest of Vespula vulgaris alongside path (front right) in mixed woodland, 4.5 km away from its nesting site near Steenrijt-Mortelen.*

Bodemgebruik op foerageerplekken Vergeleken met referentiepunten op 150 m van foerageerlocaties binnen en buiten het onderzoeksgebied hadden Wespddieven een sterke voorkeur voor bos, in het bijzonder voor loofbos (Tabel 8). Er bleek ook een voorkeur voor onverharde wegen, maar dat komt doordat deze grotendeels door bos lopen (Foto 21), al waren buiten bos zandwegen met bomen erlangs later in het seizoen van belang. Bebouwing, open water, grasland, natuurgrasland en bouwland werden minder gebruikt dan verwacht (Foto 22). De voorkeur voor bos was het sterkst in het begin van het seizoen (Tabel 9). In de loop van het broedseizoen werden juist de aanvankelijk minder geprefereerde habitats in toenemende mate gebruikt om te foerageren.

Tabel 8. Procentueel gebruik van terreintypen (Bron: Top10 vectorkaart) door foeragerende Wespddieven, vergeleken met vier referentie punten op 150 m (in alle windrichtingen). De types zijn gerangschikt naar voorkeur van Wespddieven, gemiddeld over beide gebieden. *Habitat use (%) by foraging Honey Buzzards compared to reference locations at 150 m in four 90° compass rose directions from positions where birds had been foraging.*

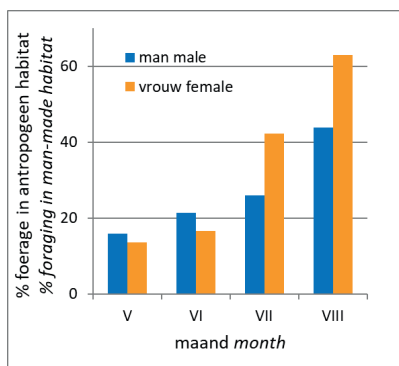
Habitat	Het Groene Woud		Kempen-Broek	
	Referentie	Wespddief	Referentie	Wespddief
Loofbos <i>Deciduous woodland</i>	18.5	32.5	21.3	29.9
Gemengd bos <i>Mixed woodland</i>	13.2	18.7	10.7	14.1
Onverharde weg <i>Dirt road</i>	3.8	5.9	3.8	4.0
Naaldbos <i>Coniferous woodland</i>	3.2	5.2	20.5	23.3
Heide <i>Heathland</i>	2.0	2.0	3.4	3.5
Park/boomgaard <i>Park/orchard</i>	1.6	1.9	0.6	0.3
Verharde weg <i>Paved road</i>	2.3	2.4	2.8	2.3
Grasland <i>Grassland</i>	15.3	8.7	14.0	10.7
Natuurgrasland <i>Natural grassland</i>	22.4	13.9	4.4	2.9
Water/oever <i>Water/shore</i>	0.7	0.7	2.7	1.1
Bebouwing/tuinen <i>Built-up/yard</i>	4.6	2.4	6.2	3.3
Bouwland <i>Arable</i>	12.5	5.7	9.6	4.5

Tabel 9. Procentueel gebruik en grafische weergave van terreintypen in de loop van het seizoen door Wespddieven in Het Groene Woud (HGW) en Kempen-Broek (KB). *Habitat use (%) of Honey Buzzards in the study areas in May-August.*

Habitat	Het Groene Woud				Kempen-Broek			GW	KB
	Mei	Jun	Jul	Aug	Mei	Jun	Jul		
Loofbos <i>Deciduous stands</i>	38,8	36,2	32,2	27,5	32,3	35,9	31,9	25,7	
Gemengd bos <i>Mixed stands</i>	29,6	21,9	16,0	13,6	24,1	15,8	12,5	12,3	
Naaldbos <i>Coniferous stands</i>	8,2	7,1	3,1	4,3	17,5	26,9	32,1	17,1	
Onverharde weg <i>Dirt road</i>	4,8	7,6	6,8	4,7	5,5	5,1	4,3	3,1	
Heide <i>Heath</i>	3,0	3,7	1,0	1,4	5,1	3,7	2,0	4,1	
Park/boomgaard <i>Park/Orchard</i>	0,0	0,7	3,1	2,5	0,1	0,1	0,2	0,5	
Wegen <i>Roads</i>	0,7	1,2	2,4	4,0	1,8	1,5	2,0	3,0	
Bebouwing/tuinen <i>Built up/garden</i>	2,0	3,2	3,8	4,4	0,4	1,4	1,2	6,3	
Water <i>Water</i>	0,6	0,3	0,7	1,1	0,8	0,7	0,8	1,5	
Grasland <i>Grassland/meadow</i>	11,6	15,0	24,3	24,9	11,8	7,4	9,8	17,6	
Bouwland <i>Arable land</i>	0,7	3,2	6,7	11,5	0,7	1,4	3,2	8,9	



Foto 22. Nest van Duitse Wesp te Spoordnk-Oirschot met volop koninginnenbroed in rand van stalvoederingsperceel; achter de fotograaf staan bomen waar veel wachttijd in werd gespenseerd; nest geogst op 28-29 augustus 2013 door man 6049 van Logtse Veld Kampina (Foto: JvD). *Depredated nest of German Wasp in silage grassland edge, trees for pausing between intermittent feeding bouts nearby; nest depredated on 28-29 August 2013.*



Figuur 9. Toenemend gebruik van antropogeen habitat in de loop van het seizoen (bermen van verharde wegen, parken, tuinen, bedrijventerein, boerenerven, sportcomplexen en agrarisch gebied) door Wespenvliegen met actieve nesten. Overige habitats zijn overwegend natuurlijk (bos, heide, natuurgrasland, onverharde wegen). *Progressive use during the breeding season of man-made habitat (paved roadsides, parks, built-up areas and farmland) by Honey Buzzards with active nests. Other habitats are (semi-)natural, such as woodland, heaths, unmanaged grassland and unpaved roadsides.*

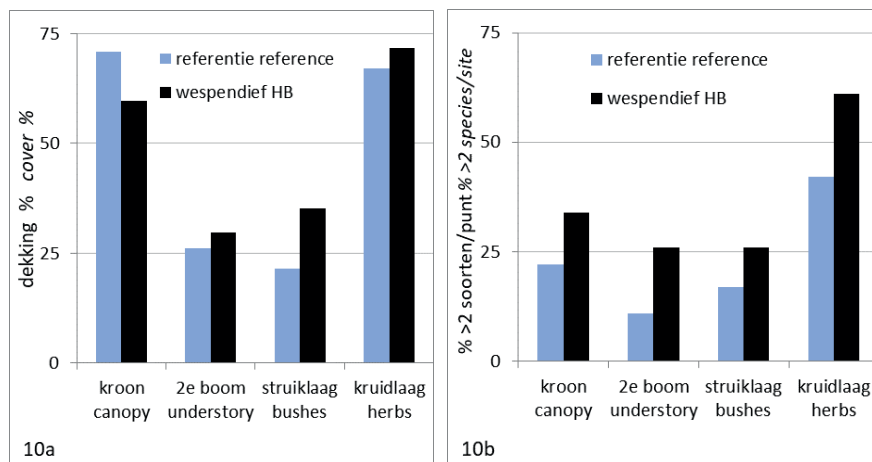
Dat natuurlijke graslanden, onverharde wegen en heide in de loop van het broedseizoen minder werden gebruikt, hing samen met het verminderde gebruik van bos waaraan deze habitats vaak ruimtelijk waren gekoppeld. Dit gold vooral voor vrouwen, die hun activiteitgebied flink uitbreidden (Figuur 9). In deze figuur zijn alle (semi)-natuurlijke en antropogene habitats samengenomen. Vrouwen verbleven aanvankelijk iets meer in bosgebieden dan mannen, maar gingen vanaf midden juli, ofwel de periode waarin ze overdag geen nestzorg meer pleegden, steeds meer in antropogene habitats foerageren. We vonden geen noemenswaardige verschillen in terreingebruik in de loop van de dag.

Bostype op foerageerplekken Percelen met als hoofdboomsoort Zomereik, Zwarte Els en lariks werden als foerageerlocatie meer gebruikt dan verwacht, Grove Den in vooral het Kempen-Broek aanmerkelijk minder (Tabel 10). Bij de overige boomsoorten lag het gebruik dicht bij het op grond van beschikbaarheid te verwachten gebruik. Naalddhout werd in Het Groene Woud een fractie meer benut dan verwacht, terwijl in het Kempen-Broek juist loofhout boven verwacht vaak werd gebruikt.

Tabel 10. Beschikbaar oppervlak bos per hoofdboomsoort (%), vergeleken met keuze van foerageerlocaties van Wespendienven (%) binnen de begrenzing van de onderzoeksgebieden. (Bron: CBS Bosstatistiek 2014). *Available woodland per main tree species (% ha) and habitat use of Honey Buzzards (%) in the study areas.*

Boomsoort <i>Tree species</i>	Het Groene Woud		Kempen-Broek	
	Beschikbaar	Wespendienf	Beschikbaar	Wespendienf
	<i>Available</i>	<i>P. apivorus</i>	<i>Available</i>	<i>P. apivorus</i>
Berk <i>Betula</i> sp.	3.3	3.5	5.3	6.3
Zomereik <i>Quercus robur</i>	30.9	37.4	14.3	30.7
Populier <i>Populus</i> sp.	38.0	26.9	6.7	9.3
Wilg <i>Salix</i> sp.	5.2	5.3	0.5	0.7
Zwarte Els <i>Alnus glutinosa</i>	3.0	5.4	2.5	6.9
Rest loofhout <i>Other deciduous</i>	1.7	0.3	1.8	7.5
Σ Loofhout Σ <i>Deciduous</i>	82.1	78.8	31.1	61.4
Corsicaanse Den <i>Pinus nigra</i>	0.1	0.1	7.7	5.3
Grove Den <i>Pinus sylvestris</i>	12.9	11.2	50.9	19.1
Douglas <i>Pseudotsuga menziesii</i>	0.6	1.1	1.2	1.7
Fijnspar <i>Picea abies</i>	2.4	3.0	5.1	7.4
Lariks <i>Larix</i> sp.	1.4	5.6	2.7	4.4
Rest naalddhout <i>Other coniferous</i>	0.5	0.3	1.3	0.7
Σ Naalddhout Σ <i>Coniferous</i>	17.9	21.2	68.9	38.6
Foerageerlocaties <i>Foraging sites</i>		11513		10697

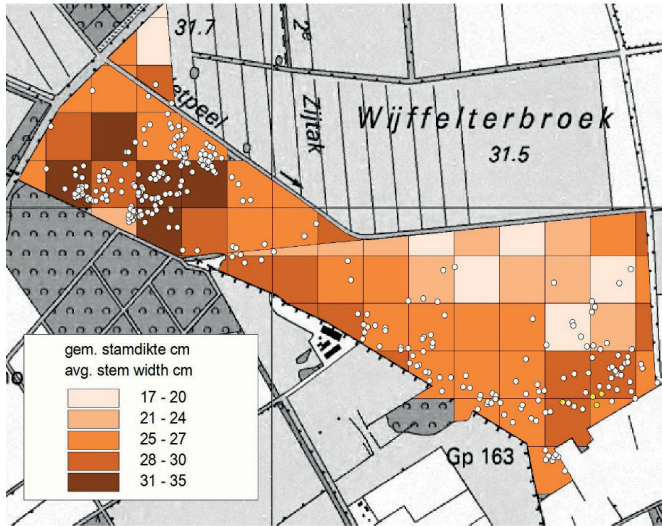
Bosstructuur op foerageerplekken Bij foerage in bos vertoonde de gemiddelde Wespendif een lichte voorkeur voor bos met een niet geheel gesloten kronendek bestaand uit meerdere boomsoorten en een eveneens soortenrijke en rijk gelaagde structuur met wat hogere dekkingsgraad dan gemiddeld daaronder (Figuur 10a & b). Vanwege de willekeurige keuze lag een deel van de referentiepunten in een ander bostype dan de bijhorende foerageerplek. Voor vergelijking binnen hetzelfde bostype kwamen alleen Zomereik en Populier in aanmerking. Van beide beschikten we over 21 bemonsterde foerageerplekken en respectievelijk 18 en 14 referenties. In eikenbos troffen we op foerageerplekken naast een opener kronendek en wat meer ruimte tussen de stammen, vooral een ijle tweede boometage en maar iets vaker staand dood hout. Het effect op de struiklaag was gering, maar er was wel meer kruidengroei. In populier vonden we op foerageerplekken naast een opener kronendek ook een goed ontwikkelde tweede boomlaag, tweemaal zo vaak staand dood hout en waarschijnlijk het meest bepalend: een twee keer zo dichte struiketage.



Figuur 10a & b. Dekking (a) en soortenrijkdom (b) in vier vegetatielagen in bos op wespendif-foerageerplekken en referentiepunten op 100-200 m afstand in willekeurige richtingen vanaf de foerageerplek. *Cover (a) and species diversity (b) in four stories in woodland, comparing HB foraging spots with reference points at distances of 100-200 m in random directions from the foraging site.*

Naast eigen metingen hebben we gebruik gemaakt van een bosstructuurkartering uitgevoerd in het Wijffelterbroek aan de landsgrens in Kempen-Broek (STARO Natuur en buitengebied 2014). Van de diverse structuurkaarten die dit opleverde, bleek vooral een grotere stamomvang samen te vallen met het gebruik door Wespendifeën (Figuur 11). Nu bestaat er in dit natte gebied een correlatie tussen stamomvang en mate van vochtigheid, waarbij de eiken, wilgen, berken en essen op drogere delen dikker zijn dan de uit voormalig hakhout ontsproten elzenstoelen in de van origine zeer natte delen.

Het bos op de vanouds drogere delen herbergt meer soorten dan de kletsnatte tot els en wilg beperkte stukken, het is vanzelf ook structuurrijker vanwege meer variatie in bodem- en watercondities en dienovereenkomstige plantengroei. Er is een tweede boom- en een struiketage en een afwisselende kruidlaag. De evidente voorkeur voor plekken met dikkere bomen op ruimere afstand tot elkaar bevestigt de bevindingen uit onze eigen bosmetingen (Figuur 10a & b).



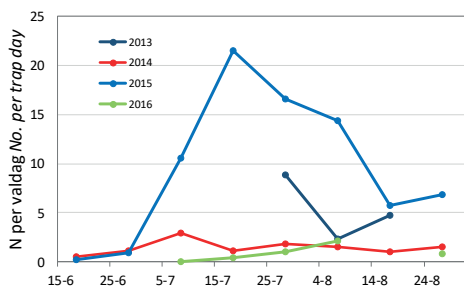
Figuur 11. Structuurkaart (© STARO) met binnen een 100 m grid de gemiddelde stamdikte in het Wijffelterbroek, een verdroogd elzenbroek, met daarop 269 foerageerposities van drie mannetjes Wespendienf in 2014-15. *Woodland structure (100 m grid) with average trunk diameter in Wijffelterbroek, a dried Alder-swamp, combined with 269 foraging positions of three male Honey Buzzards in 2014-15.*

Metingen aan prooipopulaties

Wespen Per vangsessie (zie werkwijze) werden gemiddeld 8.1 wespen in de vallen aangetroffen, maar de spreiding was zeer groot (0-81, SD=11.7). In de vier bemonsteringsjaren 2013-16 werd in respectievelijk 17, 39, 10 en 60% van de vangpogingen geen wesp gevangen. Meest aangetroffen soort was de Gewone Wesp *Vespula vulgaris* (65.7% van de monsters), gevolgd door Hoornaar *Vespa crabro* (40.1%), Duitse Wesp *Vespula germanica* (24.2%), Middelste Wesp *Dolichovespula media* (2.7%) en Saksische Wesp *D. saxonica* (1.9%). Al deze soorten stonden ook op het menu van de Wespendienven; ze zijn in Figuur 12 samengenomen.

In 2013 is pas aan het eind van het seizoen gestart met bemonsteren, maar twee van de drie metingen geven aan dat het geen mager wespenjaar was, wellicht iets bescheidener dan 2015 (Figuur 12). In 2014 nam het aantal gevangen wespen vroeg in juli af, juist in de fase van snelle groei van het aantal werksters. Uit directe waarneming

concluderen we dat medio juli 2014 in Midden-Limburg en begin augustus in centraal Noord-Brabant veel wespennesten in cultuurland zijn verdrongen. Acute maatregelen van de Waterschappen na perioden met bovengemiddeld veel regen leidden tot snelle slootpeilverhogingen waardoor nesten in taluds onderliepen of zich volzogen met water. In 2015 was het wespenaanbod het hoogst, met een piek in juli die tot 40 maal hoger was dan in de andere meetjaren. Vanaf half juli begon het aantal gevangen wespen vanaf half juli af te nemen; of de piek ieder jaar zo kort is weten we niet. In de loop van augustus komt broed van koninginnen en darren tot wasdom en nemen aandeel en activiteit van werksters af (Spradbery 1971, 1973). Ook onze metingen geven, net als lange reeksen beschreven in de literatuur, een tweejarige cyclus van de Gewone Wesp, met in 2016 een dip in extremis en zeer trage groei van volken na piekjaar 2015 (Archer & Halstead 2014, Lester *et al.* 2017; zie ook Berkvens & van Diermen 2021 met een parallel verloop in waarnemingen uit dezelfde periode).



Figuur 12. Gemiddeld aantal wespen (alle soorten, alle vangsten) per valdag in de loop van het seizoen; in 2013 alleen in augustus gevangen. *Mean number of wasps (all species combined from all trappings) per trap day in the course of the season, 2013 only trapping in August.*

Het aantal gevangen wespen varieerde sterk tussen habitats vanwege de krappe steekproefgrootte van jaarlijks 12-20 monsters per gebied per zone per ronde, steeds met een standaardafwijking groter dan het gemiddelde. We vingden in 2015 consistent meer wespen in cultuurland en aan bosranden dan in bos (Tabel 11, Figuur 23).

Tabel 11. Gemiddeld aantal wespen per valdag (alle soorten), standaarddeviatie en steekproefgrootte in relatief vochtige habitatzones binnen de studiegebieden en droog bos en heide in referentiegebied Oirschotse Heide (*); alle metingen uit 2015. *Mean number of wasps per trap-day (species combined), standard deviation and sample size in different habitat zones in rather humid study areas and in dry reference areas (*); all samples from 2015.*

Studiegebieden / study areas	gemiddeld/mean	± sd	n
Agrarisch Farmland	16.6	16.8	163
Bosrand Woodland edge	12.8	13.4	181
Bos Woodland	7.8	10.2	198
Droge referentie Dry reference			
*Heide + randen Heathland + edges	5.3	7.4	36
*Droog bos Dry woodland	2.4	3.6	76

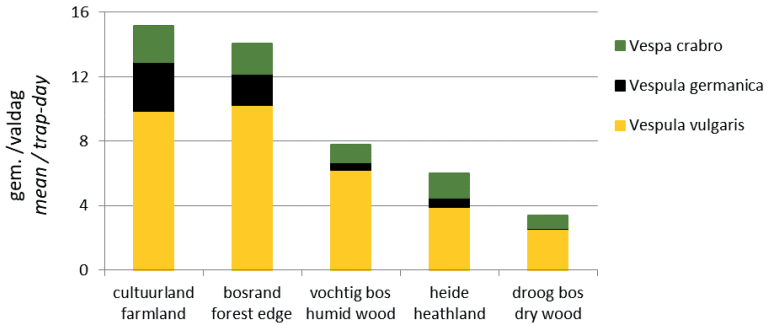
Naast wespen werden onbedoeld ook andere vliegende insecten gevangen en geteld; tweevleugeligen (Diptera, vliegen en muggen) en 'motjes' (spinners, spanners en uiltjes). Ze hadden een vrijwel identiek seizoenverloop aan dat van wespen, met piekwaarden einde juli-begin augustus. Qua habitatscore was het verschil tussen bos en cultuurland bij vliegen en motjes extremer dan bij wespen; buiten bos werden vier maal zoveel Diptera en drieënehalf maal zoveel nachtvlinders gevangen.

In 2015 is parallel aan de bemonstering in Het Groene Woud ter referentie en als tegenhanger ook de droge Oirschotse Heide (7 km bezuiden Het Groene Woud) bemonsterd (Tabel 11, referentiegebied). Vallen hingen er in gevarieerd ouder grove dennenbos, droog zomereikenbos, middeloude *Pinus nigra* monocultures, op stuifzand en Calluna-heidevelden met berkenopslag en in aangrenzend cultuurland. Het seizoenverloop was in beide gebieden hetzelfde, maar bij Oirschot was het verschil bos versus cultuurland in gemiddeld aantal wespen/valdag met 2.4/14.4 groter dan in Het Groene Woud met 8.2/17.7. Te Oirschot lag het gemiddeld niveau van de wespen- en Diptera-vangsten op resp. 30 en 21% van de waarden in Het Groene Woud. Daarmee was vochtig bos wespenrijker en voedselrijker dan droog bos. De methode met sapvallen is ongebruikelijk voor een abundantiemeting van tweevleugeligen, maar het leek afdoende om verschillen tussen habitats te meten. Het gaat per habitat en landschapszone wellicht om andere soorten, zoals ook gevonden bij wespen.

Naar onze onvolledige waarnemingen en metingen aan wespennesten in Het Groene Woud in 2014 en 2015 bereiken wespennesten buiten bos gemiddeld een grotere omvang met meer etages raten, dan erbinnen. Het betreft hier na midden juli door Wespendif geogoste nesten van *Vespa vulgaris* en *V. germanica*. In 2015 bedroeg het gemiddeld aantal raten per nest in bos 5.8 ± 1.2 ($n=23$) en in cultuurland 7.6 ± 1.1 ($n=29$), nesten in bosranden bleken intermediair met 6.7 ± 1.3 raten ($n=19$). In 2014 was dat met een kleinere steekproef ook herkenbaar met resp. 5.2 ± 2.4 in bos ($n=7$) en 6.4 ± 1.2 ($n=15$) in cultuurland. In 2014 vonden we de grootste nesten eind juli, in 2015 midden augustus, een indicatie dat het seizoen in 2014 vroeger eindigde.

De veel gevangen soorten, Hoornaar en Gewone- en Duitse Wesp, kwamen in alle onderscheiden habitats voor en waren alle drie het meest talrijk in singels, ruigte en struweel in agrarisch cultuurland (Figuur 13). Doordat Duitse Wesp en Hoornaar minder werden gevangen in bosranden, en vooral minder in bos, leek ook de diversiteit aan wespen het grootst in agrarisch landschap. Wat betreft Duitse Wesp klopt dit met de locaties van gepredeerde nesten, op één na steeds in cultuurland. Directe waarnemingen aan Hoornaars bevestigen dit beeld echter niet. Ze werden in de avond juist druk op insecten jagend langs bosranden gezien. Daar vonden we de meeste nesten. Waar ze hun voedsel haalden weten we niet, maar een deel kwam van sap van beschadigde bomen. Ook bleven ze in valletjes vol vliegen en motjes soms in leven en konden met prooi ontsnappen. De gebruikte methode is dus wat betreft Hoornaar niet waterdicht.

De relatieve talrijkheid van wespen in hagen en singels in agrarisch landschap kan, naast dat het gunstige foerageerplekken zijn, ook het gevolg zijn van een concentratie van wespennesten in of nabij deze structuren. We vonden gepredeerde wespennesten vaker in ruige perceelscheidingen, slootkanten en boomkwekerijen. Afgaand op telemetrie-gegevens zijn singels en bomen langs onverharde wegen en op perceelscheidingen voor Wespendif cruciaal bij het opsporen en exploiteren van wespennesten in cultuurland (Foto 23).



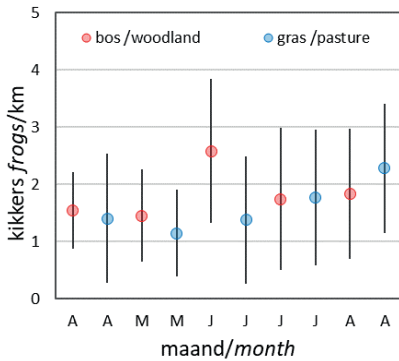
Figuur 13. Voorkomen (gemiddeld aantal/valdag) van drie wespsoorten naar habitat (data 2015). Middelste en Saksische Wesp met waarden van 0.0-0.1 zijn weggelaten. Sap+biër als lokstof is niet effectief bij *Dolichovespula*-soorten en bij Rode Wesp *Vespula rufa*. Abundance (mean number/trap-day) of three wasp species in five habitats, data from 2015. Juice-beer baited traps are unsuitable for trapping *Dolichovespula* species (omitted, values up to 0.1) and *Vespula rufa* (not trapped).



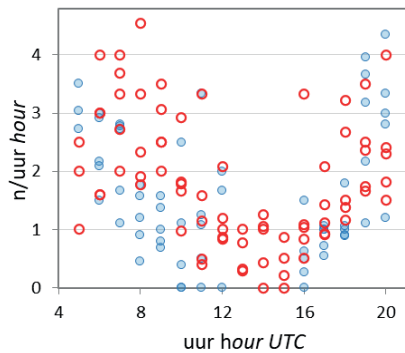
Foto 23. Nestlocatie van Duitse Wesp in berm (rechts, hoog gras) van zandweg, op 30-31 juli geogst door wespdenkfman 6050 die zijn focus naar buiten het bos verlegde. Tregelaar, Oirschot, Het Groene Woud, 9 augustus 2015 (Foto: JvD). Nest location of *Vespula germanica* along dirt road (right side, high grass), combs taken by male 6060 on 30-31 July, when making the shift to hunting outside woodland.

Kikkers Op 384.2 km transect werden 619 kikkers waargenomen. Op twee Heikikkers *Rana arvalis* na waren het Bruine Kikkers *R. temporaria*. Hoewel dit niet per transect is genoteerd en looproutes vaak afwisselend over drogere en vochtige delen liepen, werden kikkers vaker op vochtige koelere plekken in het landschap aangetroffen (dauw, schaduw, greppel) dan op droge plekken. Er was opvallend meer beweging wanneer het gras nog bedauwd was. Bij regen en op koele dagen waren Bruine Kikkers veel actiever buiten bos dan bij droog warm weer, maar waarnemingen bij of kort na regen werden niet systematisch gedaan. Ook bleken er meer (of vaker) kikkers rond te lopen op lemige bodems dan op armere, althans zuurdere bodems. In april, kort na de paaitijd, was de afwezigheid van Bruine Kikkers opvallend in het elzenbroek van Stramproy en het Wijffelterbroek. In de nazomer zaten ze er wel.

We vonden geen seizoentrend (Figuur 14), maar juni toonde steeds verhoogde activiteit, wellicht als gevolg van predatie door volwassen exemplaren op de nieuw gemetamorfoseerde diertjes tijdens de hausse. Het meest actief waren Bruine Kikkers in de nanacht, ochtend en vooravond (Figuur 15). Midden overdag werden amper mobiele kikkers aangetroffen, de grotere hadden zich teruggetrokken onder vegetatie of in de strooisellaag, kleine en vooral zeer kleine, de niet getelde recent gemetamorfoseerde, bleven actief. Van de meer aan water gebonden groene kikkers waren de hele zomer eenjarige exemplaren van de bastaardvorm *Pelophylax esculenta* en/of volgroeide Poelkikkertjes *Pelophylax lessonae* op waterrijke plekken te vinden; de grotere zaten overdag in water of aan de waterkant. Groene kikkers werden viermaal in juli 2015 bij twee wespdiëfnesten in Het Groene Woud als prooi gedetecteerd maar werden vanwege hun binding aan water niet in het telwerk inbegrepen.



Figuur 14. Aangetroffen kikkers (gemiddelde \pm SD) per km transect in bos en grasland in april-augustus. *Mean number of frogs \pm SD detected per km transect in woodland and grassland in April through August. High June score may refer to adults predated on abundantly available newly metamorphosed yearlings.*



Figuur 15. Per uur getelde kikkers in bos en grasland (gemiddelde van 2-7 observaties/uur). *Legenda als Figuur 14. Mean number of frogs detected across the day in woodland and pasture. Colours correspond with those in Figure 14.*

Vogels Op wespendifnesten werden uitsluitend jonge vogels, in de meeste gevallen niet vliegvaardige nestjongen, aangetroffen. In meerderheid betrof het lijsters en duiven, wat ook te verwachten valt in juli en augustus. Voor veel andere potentiële prooivogels is het broedseizoen dan al voorbij, terwijl lijsters en duiven dan vervolgbroedsels of tweede en derde broedsels hebben. We gaan er vanuit dat Wespendifieven in mei en juni nestjongen van alle aanwezige vogelsoorten kunnen vangen, mits niet broedend in boomholtes en niet groter dan een Houtduif. De meting betrof alle vogelsoorten. Met de selectie grondbroeders en open nestbroeders konden we in beide studiegebieden een index voor de biomassa voor Wespendif beschikbare vogelprooien bepalen. Negen uur en veertig minuten tellen (9.40 uur) leverde 3315 vogels op verdeeld over 116 tellingen. Vijf hei-punten brachten extra soorten in (piepers, kwikstaarten, zangers, gorzen) maar de gemiddelde biomassa per telpunt was er met 414 g wegens (toevallig) ontbreken van Houtduif veel minder dan op de 53 punten in bos (1630 g). De drie in de nestjongenfase het meest als wespendifprooi aangetroffen soorten staan qua biomassa bovenaan en in aantal zitten ze bij de talrijkste vijf (Tabel 12). Wielewaal, Tortel en Houtsnip die qua biomassa op plek 9, 12 en 15 staan, maken in de ranglijst qua talrijkheid plaats voor de zeer lichte Fitis, Tuinfluiter en Goudhaan.

Tabel 12. Rangschikking van de eerste 15 vogelsoorten naar gesommeerd gewicht (in gram), berekend over 116 tellingen op 58 telpunten. 85% van de individuen vormt 97.5% van de berekende biomassa (adult gewicht). Alleen soorten met een open nest, dus exclusief mezen, spechten, Boomklever, Boomkruiper, Gekraagde Roodstaart, Bonte Vliegenvanger, Ekster, Staartmees, Winterkoning, alsook Zwarte Kraai, roofvogels, uilen en drie soorten met een grote actieradius (Wulp, Fazant en Koekoek). *Ranking the first 15 bird species by weight (grammes) summed from all 116 counts on 58 points, Using adult weight, 85% of individuals represents 97.5% of total mass. Only open nesters, omitting cavity breeders, raptors, owls, crows and three wide ranging species, i.e. Curlew, Pheasant and Cuckoo.*

Soort Species	gram Σ grammes Σ	aantal Σ number Σ
Houtduif <i>Columba palumbus</i>	89000	178
Merel <i>Turdus merula</i>	30600	306
Zanglijster <i>Turdus philomelos</i>	13125	175
Gaai <i>Garrulus glandarius</i>	7360	46
Vink <i>Fringilla coelebs</i>	6200	248
Grote Lijster <i>Turdus viscivorus</i>	4945	43
Appelvink <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	3520	64
Zwartkop <i>Sylvia atricapilla</i>	2641	139
Wielewaal <i>Oriolus oriolus</i>	2170	31
Roodborst <i>Erithacus rubecula</i>	1836	108
Goudvink <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	1728	54
Tortel <i>Streptopelia turtur</i>	1690	13
Tjiftjaf <i>Phylloscopus collybita</i>	1544	193
Boompieper <i>Anthus trivialis</i>	1210	55
Houtsnip <i>Scolopax rusticola</i>	1200	4

Over 53 punten in bos met 1955 getelde exemplaren van vogelsoorten met voor Wespendif bereikbare nestjongen zijn met de variabelen vochtigheid en bossamenstelling vergelijkingen gemaakt. Tabel 13 geeft de gemiddelde biomassa per telpunt voor drie vochtigheidsklassen, loofbos en gemengd bos. Naaldbos was in de bemonstering niet of ondervertegenwoordigd en is niet in de berekening opgenomen, waardoor de steekproeven respectievelijk 49 en 50 punten tellen.

Loofbos en vochtig bos leggen het meeste gewicht in de schaal; nat bos, met veel permanent water met veenmossen en dominantie van Zwarte Els, is het armst. Mede vanwege de lage score van dit elzenbroek is in de Kempen-Broek de steekproef van de biomassa van potentiële prooivogels in gemengd bos hoger dan die in loofbos. Vochtig bos en Loofbos in Het Groene Woud scoren het hoogst, maar de heterogene steekproeven van Kempen-Broek hebben grote standaardafwijkingen en maken vergelijking minder betekenisvol. Voor de vogelrijkdom is vooral de gelaagdheid bepalend: in vochtig bos, met in het winterhalfjaar een grondwaterspiegel tot -20 cm (zoals het meeste populierenbos), zijn de struiklaag en tweede boomtege het best ontwikkeld.

Tabel 13. Biomassa van getelde vogels (5 minuten tellen in cirkels met Ø 100 m), waarvan de jongen theoretisch ten prooi kunnen vallen aan Wespendif. Massa berekend met adult gewicht over tellingen in bos verdeeld in twee bostypen en drie vochtigheidsklassen. Soorten met grote actieradius weggelaten (Fazant, Wulp, Koekoek). Het Groene Woud is representatief bemonsterd, van Kempen-Broek alleen het zuidelijke en natste deel (excl. Weerterbos Kruispeel en noordelijke Laurabossen). De tabel geeft gemiddeld gewicht in kg ± SD (n). NA = niet beschikbaar en waarden voor steekproeven <5 werden niet becijferd. *Biomass of birds of which young may theoretically be preyed upon by Honey Buzzards calculated from counts at 5 min woodland points, divided in three humidity and three tree type classes. Adult weight used in calculations, figures are means of point scores, where point score is the average of two counts. Only ground- and open-nesting species, excluding crows, raptors and those with wide ranging behaviour (Pheasant, Curlew, Cuckoo). Table gives mean weight in kg ± SD (n). NA = not available. For samples <5 no values calculated.*

n=50	Loof <i>deciduous</i>	Gemengd <i>mixed</i>	Naald <i>conifer</i>
Het Groene Woud	2.1 ± 0.7 (20)	1.9 ± 0.4 (6)	n<5
Kempen-Broek	1.0 ± 0.8 (16)	1.7 ± 1.2 (8)	NA
n=49	Nat <i>wet</i>	Vochtig <i>humid</i>	Droog <i>dry</i>
Het Groene Woud	NA	2.1 ± 0.7 (21)	1.5 ± 0.8 (8)
Kempen-Broek	0.7 ± 0.9	1.2 ± 0.8 (11)	n<5

Van de drie meest als prooi op het nest aangetroffen soorten Houtduif, Merel en Zanglijster is de Zanglijster beduidend talrijker in Het Groene Woud dan in het zuidelijk Kempen-Broek (gemiddeld 3.4 tegen 1.9 per telling). Dit hangt samen met de goed gebufferde leemrijke bodem met meer huisjesslakken in Het Groene Woud, vooral door de aanwezigheid van *Cepaea nemoralis* en *C. hortensis*.

Dieet

Voordat er jongen worden geboren, brengen Wespendif niet of nauwelijks voedsel naar het nest. In enkele gevallen is aanbrengen van prooi door een man aan een broe-

dende vrouw bekend (van der Geest 1961). Wij deden hiervan maar twee waarnemingen, transport van een houtduifkuikentje in de snavel op 16 juni 2013 (Kuppenbunders, Het Groene Woud, Janmartin Rahder) en een kaal roodborstkuiken te Geelders, Het Groene Woud (14 juni 2015, camera).

Onze prooigegevens beperken zich daardoor tot de jongenfase. Elke methode heeft tekortkomingen die determinatie bemoeilijken of die ervoor zorgen dat bepaalde prooi-soorten of -groepen worden gemist of overschat. Maar elke methode geeft inzicht in het spectrum aan prooien en/of het verloop daarvan gedurende het seizoen. In geen van de ons bekende studies zijn de drie methoden bij Wespendienven naast elkaar gebruikt (Tabel 14).

Tabel 14. Overzicht van het voedselspectrum (%) aan de hand van prooien vastgesteld met behulp van cameravallen bij het nest, gevonden op en onder het nest en aan de hand van onderzoek op foerageerplekken die zijn gevonden met behulp van gezenderde Wespendienven. *Food spectrum of Honey Buzzard in the study area differentiated per study method (trap camera, prey items collected on nest, traced via GPS positions).*

Soort	Species	Cameraval Camera	Op nest On nest	Zendervogels GPS-tracks
Gewone Wesp	<i>Vespula vulgaris</i>	60.7	67.3	75.7
Duitse Wesp	<i>Vespula germanica</i>	3.7	2.5	13.9
Rode Wesp	<i>Vespula rufa</i>	-	-	0.8
Langkopwesp sp.	<i>Dolichovespula</i> sp.	1.9	1.9	-
Grijze raat onbekend	<i>Grey comb unknown</i>	-	10.5	-
Hoornaar	<i>Vespa crabro</i>	5.0	13.2	6.5
Wesp sp.	<i>Wasp sp.</i>	-	-	3.2
Totaal wespen	<i>Total wasps</i>	71.2	95.3	99.0
Hommel	<i>Bumblebee</i> sp.	0.3	0.4	1.0
Houtduif	<i>Columba palumbus</i>	1.4	0.2	-
Roodborst	<i>Erithacus rubecula</i>	0.1	-	-
Merel	<i>Turdus merula</i>	0.7	-	-
Zanglijster	<i>Turdus philomelos</i>	0.5	-	-
Lijster sp.	<i>Turdus</i> sp.	0.3	0.4	-
Zwartkop	<i>Sylvia atricapilla</i>	0.1	-	-
Vogel sp.	<i>Bird sp.</i>	0.3	-	-
Totaal vogels	<i>Total birds</i>	3.3	0.6	0.0
Bruine Kikker	<i>Rana temporaria</i>	24.1	3.5	-
Groene Kikker	<i>Pelophylax</i> sp.	0.3	0.2	-
Kikker sp.	<i>Frog</i> sp.	0.7	-	-
Kl. Watersalamander	<i>Lissotriton vulgaris</i>	0.1	-	-
Totaal amfibieën	<i>Total amphibians</i>	25.2	3.7	0.0
N prooien	<i>N prey items</i>	1470	486	503

Nader gespecificeerd gaat het om de volgende drie methoden, waarvan de eerste twee veel gebruikt worden en de derde als ijking van de eerste twee kan fungeren:

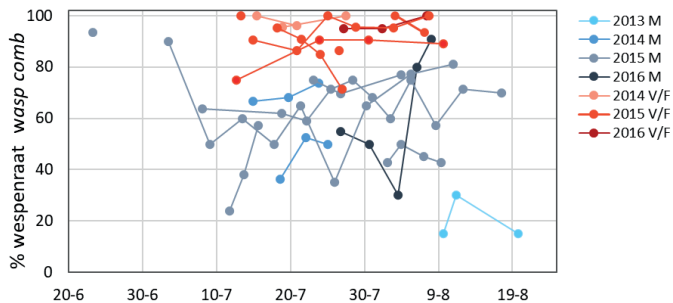
1. De met behulp van een camera met bewegingssensor geregistreerde prooi-aanbreng gaf het meest complete beeld van het voedselspectrum. Met die methode komt het aandeel gewervelde prooien in het wespendedieet goed in beeld. Wespibroed bleek de belangrijkste voedselbron voor nestjongen waarbij in beide studiegebieden de Gewone Wesp verreweg het meest werd aangebracht.
2. Onder de op nesten gevonden prooien had wespibroed de grootste kans te worden aangetroffen aan de hand van leeggegeten raten. Nestjonge vogels en amfibieën werden kennelijk in hun geheel geconsumeerd, of verdwenen verdroogd en onzichtbaar in de nestbodem tenzij je er een graafactie aan wijdde. Omdat we geen consequent onderscheid maakten tussen de raten van Middelste -, Saksische - en Duitse Wesp, zijn deze deels samengevoegd tot 'grijze raat soort onbekend'.
3. Op de plekken waar gezenderde Wespendedieven herhaaldelijk of langdurig hadden gefoerageerd, werden geëxploiteerde (vaak in de herstelfase verkerende) nesten van wespen en hommels aangetroffen. Grondnesten van Gewone -, Duitse - en Rode Wesp en de boomholten prefererende Hoornaar waren goed terug te vinden, maar resten van vrij hangende struik- en boomnesten van Saksische - en Middelste Wesp (langkopwespen) zelden. Van de andere prooigroepen als kikkers en vogels werden uiteraard geen sporen aangetroffen op de vangplek.



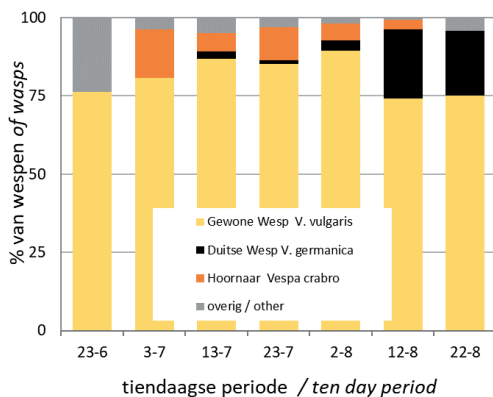
Foto 24. Man Wespendedief met duivenjong van c. één week oud in poten. Stramprooierheide, 1 augustus 2013 (Foto: SvR). *Male Honey Buzzard carrying pigeon squab of some week old, 1 August 2013.*

Registratie van voedselaanbreng met cameravallen Ons materiaal is niet evenredig verdeeld over jaren, nesten en gebieden. In 2013 deden we een eerste experiment met een sensor-camera. In 2014 hadden we gebrek aan succesvolle nesten en in 2015 konden we onze slag met camera's pas goed slaan. Alles samengevoegd geeft het een beeld van het seizoenverloop en veranderingen in de loop van de dag. Vogelsoorten en amfibieën worden als twee categorieën gewervelde prooi behandeld, reptielen stelden we niet vast en bij de wespen worden Gewone Wesp, Duitse Wesp en Hoornaar vaak afzonderlijk behandeld.

Het aandeel aangebrachte wespenraten varieerde sterk en een seizoentrend viel hierin niet te ontdekken (Figuur 16). Zowel binnen als tussen mannen sprongen de waarden binnen de hele bandbreedte op en neer. Ook de twee nesten uit 2014, een jaar met relatief weinig wespen, vallen niet op door een gering aandeel wespenraat, bij beide vrouwen uit 2014 is eerder het tegendeel het geval.



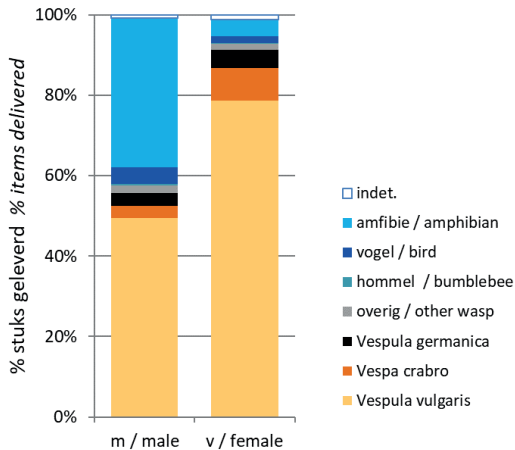
Figuur 16. Fractie wespenraat in het zomerdieet van broedende wespindiefmannen (blauw-grijzen) en -vrouwen (rood), afgeleid van nestfoto's met cameraval. Over reeksen van steeds 20 prooi-aanbrengsten is het percentage wespenraat en de gemiddelde datum berekend. Aan het einde van de broedtijd werden reeksen van 10-19 items als afzonderlijke score inbegrepen. Reeksen van <10 stuks werden toegevoegd aan de voorgaande score (in totaal man 935 raten, vrouw 548 raten). *Wasp combs as % in Honey Buzzard diets across the breeding season, derived from trail camera images obtained at nests. Each sequence of 20 items got a % score assigned; at the end of the breeding season samples of 10-19 items were included. Remaining samples <10 items were added to the previous score. Male (M) n=935 combs, female (V/F) n=548 combs.*



Figuur 17. Aandeel per soort van op nesten aangebrachte wespenraten in de loop van het broedseizoen geregistreerd met cameravallen (2013-16 samengevoegd). *Proportion of wasp species in the diet (all wasp comb deliveries = 100%, 2013-16 combined) in the course of the breeding season as derived from trail camera images.*

Begin juli, aan het begin van de jongenfase, werden relatief veel raten van Hoornaar aangebracht. Deze verdwenen in de loop van augustus uit het menu, mogelijk het gevolg van uitputting van het aandeel oogstbare nesten. De categorie ‘overig’ vroeg in de cyclus (juni-juli) bestond merendeels uit Saksische en Middelste Wespen, mogelijk ook Rode Wesp, soorten met meer schotelvormige of bolstaande grijze raat die in bos voorkomen. Duitse Wespen, in onze studiegebieden vrijwel altijd buiten bos nestelend, maakten in de loop van augustus een groter deel van het prooispectrum uit met grotere en vlakke raten (Figuur 17).

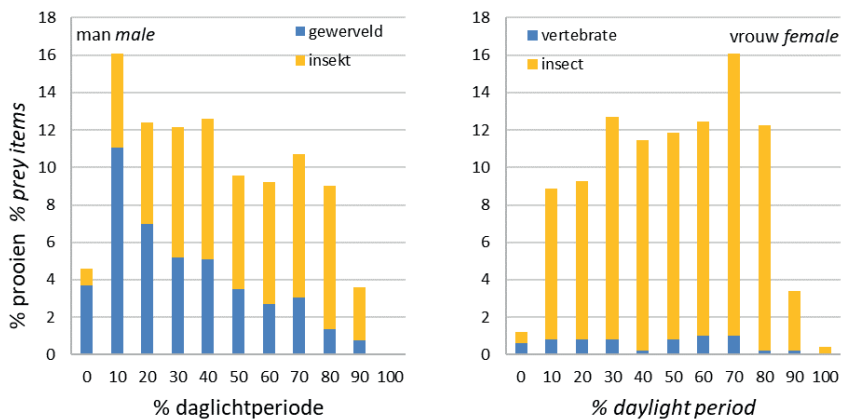
We vonden een opvallend verschil tussen wat mannen en vrouwen hun jongen aanboden, waarbij mannen vaker gewervelde prooien aanbrachten en vrouwen meer wespbroed (Foto 24). Binnen het spectrum wespen brachten vrouwen een iets groter aandeel Hoornaar van buiten bos, mannen een iets groter aandeel grijze raat uit bos (Figuur 18).



Figuur 18. Door mannen (n=935) en vrouwen (n=548) aangebrachte prooien op nesten, geregistreerd met een cameraval. Overig betreft *Dolichovespula* sp., *Vespa rufa* en *Bombus* sp. Prey items delivered at nest by males (n=935) and females (n=548), according to prey species/group. Other wasps refer to *Dolichovespula* sp., *Vespa rufa* and *Bombus* sp.

Mannen begonnen al meteen na zonsopkomst met het aanbrengen van prooien. Bij vrouwen, die's nachts de jongen bewaakten en de dag begonnen met het aanbrengen van verse takken, kwam de prooiaanvoer later op gang, maar ging ook wat langer op een hoog niveau door (Figuur 19). In deze figuur zijn percentages weergegeven in plaats van absolute getallen, waarbij het totale aantal geregistreerde voedingen door zowel mannen als vrouwen op 100 is gesteld. Omdat prooiaanvoer door vrouwen in de loop van het seizoen sterk toenam en we niet van alle nesten een compleet beeld hebben, is het onzinnig om binnen onze steekproef het aantal door mannen en vrouwen aangebrachte prooien naast elkaar te zetten.

In de eerste daguren brachten mannen veel kikkers, meer dan raten met wespenbroed. Vaak deponeerden ze twee tot vier kikkers kort na elkaar op het nest (binnen het uur). Die waren kennelijk makkelijk te vinden en afkomstig uit de omgeving van het nest. In de loop van de dag schakelden ze geleidelijk over op wespenraat. Vrouwen vertoonden een consistente focus op wespenraat met af en toe een vogel of kikker tussendoor.



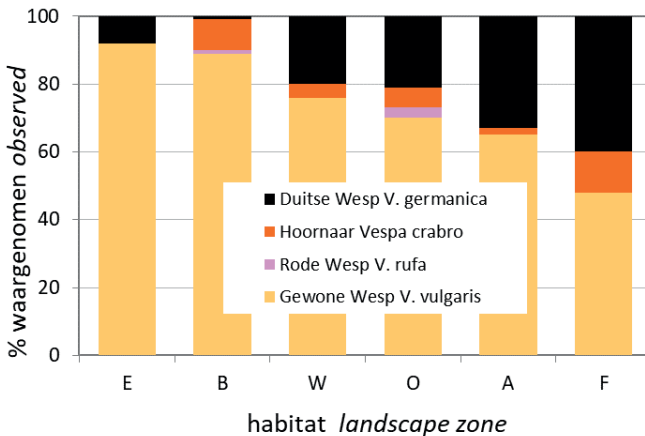
Figuur 19. Prooiaanbreng in de loop van de dag voor mannen (n=895) en vrouwen (n=503) in 2013-16, gescheiden naar gewervelden (kikkers, jonge vogels en salamander) en insecten (wespenraten en enkele hommelnesten). *Prey delivery by male (n=895) and female (n=503) Honey Buzzards in the course of the day, separately for vertebrates (frogs, birds, newt) and insects (nests of wasps and bumblebees) identified from camera footage obtained at nests in 2013-16.*

Prooien op en onder nesten Op nesten gevonden prooiresten voegen niets toe aan het met cameraregistratie gevonden beeld. Eerder vertekenen ze het doordat van gewervelde prooien weinig werd teruggevonden. Ook voor het vergelijken van het aandeel raten van de verschillende wespensoorten is deze manier van verzamelen weinig betrouwbaar, omdat de brosse gele raten van de Gewone Wesp vanaf de dag van provisie beginnen te breken en te verkrumelen en dus grotendeels niet kwantificeerbaar zijn. Dit in tegenstelling tot de vezelige grijze raten van de andere wespensoorten en de keiharde gele raten van Hoornaar. Van verteerde raten onder het nest is soms het patroon van meconiumpropjes (de teerachtige faeces van wespenlarven) op de bosbodem zichtbaar zonder spoor van de raat zelf.

Volgen van gezenderde Wespdierven Aan de hand van de verplaatsingen van gezenderde Wespdierven was goed te zien op welke plekken ze langere tijd verbleven of waarnaar ze terugkeerden. Dit waren in de regel de plekken waar ze wespennesten hadden uitgegraven. GPS-patronen zijn niet bruikbaar voor het vaststellen van het complete dieet, omdat prooien waarvan het bemachtigen weinig tijd in beslag neemt, zoals het pakken van een kikker of nestjonge vogel of het in één klap oogsten van een

struiknest van Middelste Wesp, op deze manier onder de radar blijven. We vonden aan de hand van convergerende lijnen tussen de GPS-posities 498 wespennesten en 5 hommelnesten.

Locaties van op soort gedetermineerde wespennesten (n=482) gaven inzicht in waar Wespendienven de nesten van verschillende soorten wespen kunnen vinden. In bijna alle gevallen waren er bomen in de buurt van waaruit de nesten waarschijnlijk waren ontdekt, of waar tijdens graafpauzes in werd gerust. Bij terugkeer na provisie aan de jongen werd zelden meteen bij het aangebroken wespennest geland, eerst werd vanuit een boom met zicht op het wespennest de situatie gemonsterd. Mogelijk diende tijd doorbrengen bij de voedselbron ook het bewaken ervan. Veel grondnesten zaten in taluds van sloten, dijkes of wallen. De vier aangetroffen wespensoorten bleken te verschillen in habitatvoorkeur. De Gewone Wesp (n=377) kwam het meest voor in gebied met opgaande structuren, zoals bos en met boomsingels omringde erven, de Duitse Wesp (n=69) het meest in open agrarisch gebied inclusief boomkwekerijen, maar ook in natuurlijk graslanden en ruderaal terreinen, de Rode Wesp (n=4) werd gevonden in ouder grovedennenbos tussen zandige Struikheide, en de Hoornaar (n=32) het meest in beschadigde of dode bomen in bos(randen) en in boomgaarden, en tweemaal in de grond tussen boomwortels (Figuur 20).



Figuur 20. Habitats waarin 482 nesten van vier wespensoorten werden aangetroffen. *Habitat distribution of 482 depredated nests of four wasp species as located via GPS-tracking.*

- E = erf yard
- B = bos woodland
- W = zandweg/singel dirt road/tree row
- O = open natuur open natural habitat
- A = agrarisch farmland
- F = fruitboomgaard orchard

Kikkeraanbod versus kikkers in het wespendedieet Omdat het aandeel Bruine Kikkers in deze studie een substantieel deel van de aangebracht prooi vormde, is specifiek naar terreingebruik en activiteit van deze bosbodembewoner gekeken. Bruine Kikkers zijn echte landdieren en na april niet meer aan water gebonden (Foto 25). Anders dan bij de herhaald door Wespendedieven bezochte wespennesten weten we van kikkers niet exact waar ze gevangen werden, maar de meeste kwamen uit bos of van nabij de bosrand (waarschijnlijk migrerend van grasland naar bos). Daar hebben we vervolgens onze bemonstering op gericht.

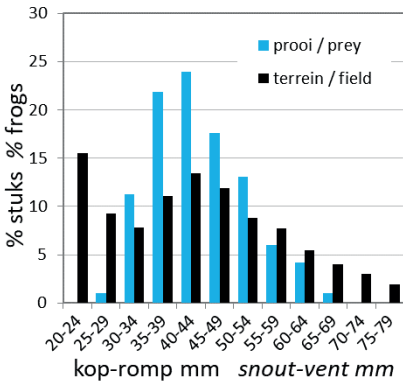
In 2016-19 werden in en rond de studiegebieden 157 Bruine Kikkers met de hand gevangen, gemeten van snuitpunt tot stuitje en gewogen. Ze werden gevangen in landhabitat, in vochtig tot droog bos van juni tot en met september. Dit was een selecte steekproef want met name de grotere exemplaren werden vaker gemist. Ze dienden ter referentie van de waarschijnlijk aselechte steekproef uit 2013-19 van 624 voor de voet waargenomen stuks waaraan een maatklasse werd toegekend.

Door honderden camera-opnames van op wespendediefnesten aangebrachte Bruine Kikkers te vergelijken met de grootte van snavel of oog van Wespendedieven, kon aan 279 aangebrachte Bruine Kikkers een maat worden toegekend. De honderden recent gemetamorfoseerde kikkertjes kleiner dan 20 mm werden bij de veldbemonstering buiten beschouwing gelaten omdat ze ontbraken in het nestjongendieet. Figuur 21 geeft het resultaat van de twee steekproeven in één figuur weer. De golf bij 35-45 mm bestaat uit tweejarige dieren en kleinere mannetjes. Nog grotere individuen betroffen geslachtsrijpe dieren met een leeftijd ouder dan twee jaar (Heusser 1970, Loman 1978, 1980, Düllman & Trueb 1986 + update 1994).



Foto 25. Bruine Kikker in de dauwnatte ochtend (5:52 MEWT) aan de bosrand. Mortelen, Het Groene Woud, 15 juli 2015 (Foto: JvD). Op dit uur wisselen veel kikkers hun nachtelijke habitat gras in voor schaduwrijk bos overdag. *Common frog in grassland in the forest edge in the early morning of 15 July 2015, the time of day that frogs were most active, probably shifting from grassland at night to shady woodland at daytime.*

Wespendieven brachten kikkers aan op het nest van iets kleiner dan 3 tot bijna 7 cm lengte (gemiddeld 43.7 mm, SD = 8.2 mm). Naar onze meting aan gevangen dieren wogen die gemiddeld 9 gram (3-30 gram) (Figuur 22). Bij de door Wespendieven op het nest aangebrachte kikkers ontbrak de kleinste categorie. Het is onwaarschijnlijk dat deze groep niet door Wespendieven werd opgemerkt, aangezien Wespendieven meesters zijn in het ontdekken van de nog veel kleinere wespen. Het kan zijn dat deze maat kikker wordt genegeerd, of dat dergelijk kleine prooien ter plekke worden opgegeten en niet naar het nest worden gebracht. Naarmate kleine prooien verder van het nest worden gevangen wordt het minder rendabel deze erheen te brengen. Dit gaat bij Wespendieven ook op voor kleine raatfragmenten en is op te vatten als een energetisch efficiënte strategie (Orians & Pearson 1979, Wetterer 1989).



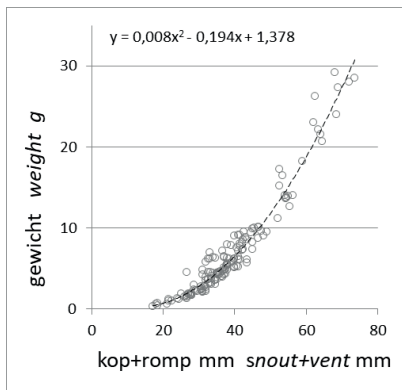
Figuur 21. Maatklasse van in juni-augustus aangetroffen Bruine Kikkers *Rana temporaria* in het veld (n=624, waarvan 157 gevangen) en op wespendiefnesten (n=279). De meeste in het veld aangetroffen kikkertjes (schatting >70%) waren < 20mm (in juni) en tijdelijk en plaatselijk zeer talrijk, ze werden niet meegeteld en ontbraken in het nestjongendieet van Wespendieven. *Size of Common Frogs recorded in June-August in the field (n=624, of which 157 caught), compared to size of individuals that were brought to the nest by Honey Buzzards as derived from trap cam images (n=279, range 28-68 mm, avg. 43.7 mm ± SD 8.2). Freshly metamorphosed specimens <20 mm were by far (estimate >70%) most numerous in the field, yet not counted because of their temporary and local abundance and absence in HB nestling diet.*

Afgezien van het in hun nestjongendieet ontbrekende cohort kikkertjes van nog geen 2 cm volgden de Wespendieven bij benadering het aanbod, maar ook de grootse dieren werden minder gepakt/aangebracht dan op basis van aanwezigheid verwacht. Het is niet zo dat deze categorie onvangbaar is voor een Wespendief, zoals onder andere bleek uit onze camerastudies op de Veluwe (eigen materiaal, ongepubliceerd). Evident is dat meerjarige dieren uit deze maatklasse voor een dagactieve predator moeilijker te bemachtigen zijn. Enerzijds zijn ze primair nachtactief, anderzijds maken ze bij benadering van gevaar grotere sprongen waardoor na een eerste keer mispakken, de vangkans (voor een mens in ieder geval) klein wordt.

De Wespendieven in deze studie vingden dus hoofdzakelijk de talrijk voorhanden onvolgroeide, niet geslachtsrijpe Bruine Kikkers. Uit onze veldwaarnemingen bleek dat vaak minstens 3-15 exemplaren van 3.5-5.0 cm op geringe afstand van elkaar zaten. Soms waren tien of meer exemplaren in korte tijd voor een mens te vangen (bijvoorbeeld 13 in een kwartier, 7 juli 2024, Grove Den 45 jaar oud, Mariahout NB, JvD). Het ligt voor de hand dat deze plekken voor een Wespendief herkenbaar zijn. Dat zou het

kort na elkaar aanbrengen van kikkers door de Wespddieven in deze studie verklaren, maar toch steeds maar één tegelijk.

De lengte van in de zomermaanden gevangen terrestrische kikkers correleerde met hun gewicht (Figuur 22). Bruine Kikkers worden zelden langer dan 70 mm en hun gewicht bereikt een maximum rond 30 gram, afgezien van volgroeide geslachtsrijpe vrouwtjes die al in vanaf september zwaarder worden door de aanmaak van eimassa (Loman 1978).



Figuur 22. Lengte (kop+romp) en gewicht van 157 handgevangen terrestrische Bruine Kikkers in zuidelijk Nederland in juni-september 2016-19 (data JvD).

Length (snout-vent) and weight of 157 hand-caught terrestrial Common Frogs in the southern Netherlands in June-September 2016-19. Derived from these data, Honey Buzzards took specimens in the range of 3-30 g (\pm 5%). The heavier group in the 30-45 mm range (above the trend line) originated from evening trapping when the foraging cohort of Common Frogs was heavier than earlier during the day.

Discussie

Nestplaats en boshabitat

Het grootste deel van het leven van de Wespddieven, vanaf aankomst in het broedgebied in mei tot het vertrek in augustus, speelt zich af in bos in de ruimste zin van het woord, van uitgestrekte complexen tot verspreid staande bomen. Dit geldt zowel voor de plekken waar werd gerust of voedsel werd gezocht, alsook voor de nestplaats. Voor keus van de nestplaats leken de paar kubieke meters rond het nest van belang en dan vooral of er voldoende beschutting was van bovenaf. Die beschutting kan ook van een buurboom komen; open kronen van als nestboom verkozen Grove Dennen waren vaak doorgroeid met takken van Zomereik of Amerikaanse Eik. In vier gevallen was de nestboom gehuld in Hedera of Kamperfoelie. Nesten zaten dan ook in allerlei bostypen zonder voorkeur voor een boomsoort, zoals ook elders in Nederland werd vastgesteld (van Manen *et al.* 2011).

Dit geldt niet overal. In het oerbos van Białowieża in Oost-Polen, waar Wespddieven een sterke voorkeur hadden voor linde, Fijnspar en Esdoorn, terwijl de veel voorkomende Zomereik en Grove Den niet werden gebruikt. De voorkeursboomsoorten kenmerkten zich door dichte kruinen. Vooral linde en Esdoorn vormden er ware parasols, terwijl de kruinen van Zomereik en Grove Den veel opener waren dan in de meeste Nederlandse bossen (van Manen 2013).



Foto 26. Nest van Gewone Wesp in Struikhei, benut door man Wespendif van Heugt Weerterbos einde juli 2014. Getraceerd op basis van GPS-tracks op 12 augustus 2014, Budelerbergen, Kempen-Broek (Foto: SvR). *Nest of Vespula vulgaris in Calluna depredated in late July 2014 by male Honey Buzzard from Heugt Weerterbos, and tracked two weeks later by using GPS-tracks.*

Buiten de landgoederen in Het Groene Woud is het bos in de studiegebieden relatief jong. Een groot deel van het huidige bos was tot begin twintigste eeuw nat hooiland of heide. Na vervanging van het paard door gemechaniseerd vervoer (stoomtram in steden) slonk de vraag naar hooi en werd de houtprijs bepalend. Naast de al in gang gezette heideontginningen in Kempen-Broek werden in Het Groene Woud grote oppervlakten nat hooiland begreppeld. De rabatten werden beplant, soms met Zomereik en Es maar meestal met cultivars van de Zwarte Populier, met elzenhakhout en Hazelaar als ondergroei. Daaruit is geschikt bos voor vogels van alle vegetatielagen ontstaan met een hoge dichtheid van Houtsnip, Sprinkhaanzanger, Nachtegaal, Zanglijster en Wielewaal (van Hees 1978). In het Kempen-Broek heeft het Stramprooierbroek een vergelijkbare geschiedenis, maar in de andere bossen was de aanplant diverser. Door successie en bodemrijping ontstond bos van het Elzen-Vogelkers en Essen-Vogelkers verbond, kennelijk zeer aantrekkelijk voor Wespendifven. Al gaat het in beide gebieden om met andere intenties gemaakt bos, ingrijpen om condities voor Wespendifven te verbeteren of te behouden is een gotspe. Wij konden uit ons onderzoek niet afleiden welke ingrepen dat zouden moeten zijn. Boscologen zitten vaak met cultivars van de Zwarte Populier in hun maag, maar andere diergroepen kennelijk niet (van Diermen 1994 met betrekking tot Noord-Brabant, Bijlsma 1995 dito in Flevoland).

Er is een tendens naar steeds groter en meer aaneengesloten natuurgebied. Hierdoor wordt het makkelijker om te sturen op bijvoorbeeld waterhuishouding, maar in ruil voor nieuwe hectares natte natuur bedingt het Waterschap dat er bij calamiteiten fos-

faatrijk oppervlaktewater wordt geborgen. Door schaalvergroting gaat bovendien de kleinschaligheid van het landschap verloren. Steiner (2000) vond in Oostenrijk eind vorge eeuw meer Wespendienven in landschap met gefragmenteerd bos dan in groot aaneengesloten bosgebied. Het half-open landschap van de Achterhoek geeft dat bij vergelijking met de uitgestrekte Veluwe bossen ook te zien (van Manen *et al.* 2011, Tabel 15 hieronder).

Successie brengt in Nederlands bos op de lange termijn een ontwikkeling richting loofbos teweeg. We kunnen er op basis van de huidige situatie van uitgaan dat Wespendienven in beide studiegebieden het meest gebaat zijn bij passief beheer. Niet ingrijpen dus, en opschrijven wat er gebeurt (een aanbeveling voor bos in zijn algemeenheid, zie het gefundeerde pleidooi van Oliver Rackham 1990: 197-208). Gebruik van machines in vochtig terrein is omwille van het behoud van de bodemcondities niet geraten (Rackham 1990); het versnelt mineralisatie en frustreert voor tientallen jaren de bodemprocessen waarbij schimmels betrokken zijn (Sheldrake 2020).

We stelden vast dat het omringende agrarische landschap (onder de in 2013-15 heersende omstandigheden) in beide gebieden een essentiële rol speelt in de voedselvoorziening van wespendienbroedsels in de latere jongenfase. Ongeacht de situatie in bos en afgaand op de structuren die Wespendienven buiten bos gebruiken, zijn singels, houtwallen en natte laagten in het open agrarisch landschap belangrijk voor wespen, vogels en kikkers. We vonden in onze literatuurstudie kwalitatieve aanduidingen over een tekort aan connectiviteit waardoor veel soorten wegblijven, maar niets over positieve dosis-effect relaties in dit opzicht. Aan het einde van de discussie gaan we nader in op het probleem van de chemische condities in agrarisch landschap in verband met de ecologie van sociale wespen.

Ruimtegebruik in samenhang met voedselkeus

Het leven van Wespendienven draait voor een belangrijk deel om het broed van sociaal levende wespen. Wanneer de Wespendienven in hun Nederlandse broedgebied aankomen zijn de meeste wespenskolonies nog embryonaal. Ongeveer tot half juni kunnen ze daardoor onmogelijk van wespen leven en zijn ze aangewezen op andere prooien. We hebben er alleen incidenteel bewijs voor, maar omdat kikkers en jonge vogels ook later in het seizoen worden gegeten, is het aannemelijk dat deze – mogelijk aangevuld met wormen en grote insecten zoals rupsen, kevers, sprinkhanen en hommels – een belangrijke voedselbron vormen in de tijd dat wespen (nog) niet beschikbaar zijn (Glutz von Blotzheim *et al.* 1989, Bijlsma 1998).

In de periode vlak na aankomst, tot aan de eileg, was de actieradius van beide partners relatief klein en de binding aan bos het grootst. Daarbij ging het vooral om loof- en gemengd bos, juist de habitats waar ook de hoogste dichtheid aan vogels werd vastgesteld. Hoewel niet gekwantificeerd weten we dat in dit bostype in de voorzomer Bruine Kikkers in de hoogste dichtheid voorkomen en er eieren afzetten. In beide gebieden toonden Wespendienven kort na aankomst een lichte voorkeur voor waterkanten, die later in het seizoen verdween. Dit kan duiden op het eten van kikkers, wellicht Groene Kikkers *Pelophylax*, want Bruine Kikkers hebben na maart-april geen binding meer met water.

Na de eileg bebroeden beide partners afwisselend het legsel. In onze studie broedden bijvoorbeeld man en vrouw respectievelijk 54 en 46% van de nachten (zie ook Holstein 1944, van Bergen *et al.* 2021). Ze zoeken in de eifase afzonderlijk voedsel en hier tekende zich voor het eerst een verschil af in ruimtegebruik waarbij vrouwen plekken bezochten die ver buiten de actieradius van hun mannen lagen. In hoofdlijnen kwamen ze in deze periode echter nog steeds nauwelijks buiten bos, waarschijnlijk omdat ze hieraan waren gebonden voor het vinden van kikkers en jonge vogels. In deze periode, eind mei tot eind juni, zijn wespenvolken overwegend klein en weinig lucratief voor Wespdiëven om te oogsten op de wat vroeger ontwikkelde nesten van Middelste - en Rode Wesp na.

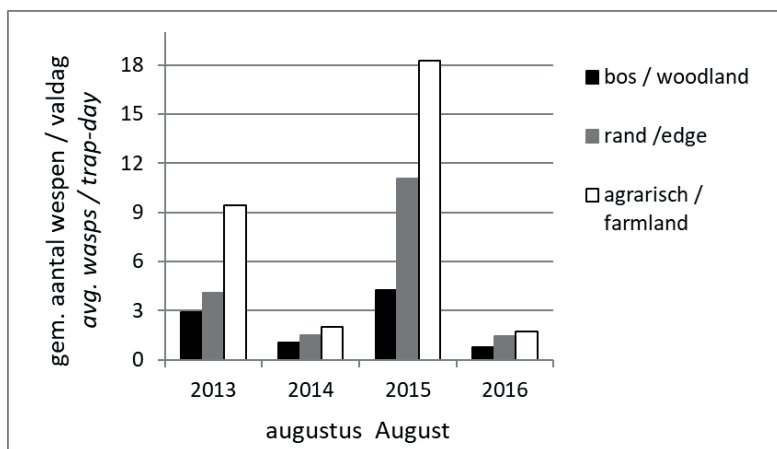


Foto 27. Adulte man met drie raten van Gewone Wesp, Areven, 15 augustus 2015 (Foto: Hans Govers). De zwarte vleugelpunten en dito brede eindzoom van de vleugels is diagnostisch voor een volwassen man (vergelijk met Foto 4, voor vrouw); het vervoer van raten verraadt dat de vogel op weg naar het nest is. De eerste handpen is geruid en bijna op lengte, de rest volgt in Afrika. *Adult male with typical contrasting black trailing edge to remiges, transporting a triple comb of Vespula vulgaris to the nest, Areven, 15 August 2015.*

Met het uitkomen van de eieren treedt binnen enkele dagen een scheiding in de taakverdeling op, waarbij voornamelijk het vrouwtje – mede afhankelijk van de omgevingstemperatuur – de eerste 10-14 dagen de jongen bebroedt en/of het nest bewaakt en het mannetje het merendeel van de voedselvoorziening van kuikens en vrouw voor zijn rekening neemt (Holstein 1944, van Bergen *et al.* 2021, eigen waarnemingen). In deze periode werd het leefgebied van vrouwtjes weer kleiner dan dat van mannetjes. De voedselbehoefte van de pas uitgekomen jongen is nog gering, maar dit is wel het moment waarop het aantal werksters in de nesten van sociale wespen sterk toeneemt.

Door het stroompje in- en uitvliegende werksters te volgen worden de wespennesten dan ook steeds makkelijker vindbaar voor Wespendienven en vanwege het toenemend aantal larven in de raten (meer en grotere ringen) steeds profijtelijker om te oogsten. Dit valt in ‘normale jaren’ samen met de snel toenemende voedselbehoefte van de groeiende wespendienvjongen, maar in bijvoorbeeld 2016 was de ontwikkeling van de wespenvolken juist een erg ‘traag’ jaar. Vanaf een kuikenleeftijd van ongeveer twaalf dagen begint het vrouwtje geregeld prooi aan te brengen. De jongen kunnen zich vanaf die leeftijd overdag zelf warmhouden. Net als tijdens de eifase zochten vrouwen in deze periode vooral prooien in gebieden die ruim buiten het foerageergebied van hun mannen lagen, meestal nabij eerder bezochte plekken. Hierdoor kwam het zelden voor dat partners dezelfde wespennesten bezochten (<2%).

Beide geslachten verruilden in de loop van de jongenperiode bos steeds meer voor open landschap, waar nesten van sociale wespen waarschijnlijk makkelijker zijn te vinden en waar wespen vanaf augustus ook algemener bleken dan in bossen en langs bosranden. Bij vrouwen was deze tendens sterker dan bij mannen. Het minder in bos jagen lijkt het onvermijdelijk gevolg van een geleidelijke uitputting van de voorraad oogstbare wespennesten in bos. In 2013-16 was de gemeten activiteit van wespen in augustus het laagst in bos en het hoogst in cultuurland, en het meest uitgesproken in de jaren met meer wespen (Figuur 23).



Figuur 23. Jaarlijkse wespvangensten in augustus (gem. aantal wespen per valdag, berekend uit drie bemonsteringen met 7-10 dagen interval, vallen met een mengsel van sap en bier). Elk jaar gaf hetzelfde patroon. Deze uitkomst past bij het steeds meer buiten bos foerageren door wespendienven met vorderend seizoen. *Annual average number of wasps captured per trapping attempt (one trap active for one day), calculated from three ten-day interval trapping series in August (traps baited with juice and beer). The pattern found was similar each year, in parallel with the increasing tendency in Honey Buzzards to forage outside woodland as the season progressed.*

Gewervelde prooien versus wespen

Doordat het meeste gepubliceerde onderzoek naar het dieet van Wespddieven in de jongenfase plaatsvond, is het belang van andere prooien dan wespen onderschat. Maar dat is niet de enige reden. In veel studies is namelijk alleen gekeken naar prooiresten die op het nest werden aangetroffen waarbij gewervelde prooien veelal werden gemist. In onze studie leverden nestbezoekers veel minder kikkers op dan de camerabeelden te zien gaven (3.7 versus 25.2%), terwijl andere camerastudies vergelijkbare percentages kikkers opleverden. Van Bergen (2019) vond 16% kikkers in een Zwitserse studie, Roberts & Law (2014) kwamen tot 24% van de aangebrachte prooien in Engeland en Ziesemer *et al.* (2021) vonden bij twee nesten in Sleswijk-Holstein respectievelijk 20 en 4%.

Ook andere gewervelde prooien kunnen worden gemist wanneer niet met camera's wordt gewerkt, maar hun belang is meestal kleiner dan dat van kikkers. In onze studie bedroeg het aandeel nestjonge vogels 3.3%; in de genoemde Zwitserse studie was dat 2.4% en in de Engelse 0.7%, maar in de twee Noord-Duitse nesten resp. 3.4 en 18%. Het percentage aangebrachte kikkers en andere gewervelde prooien zegt niet altijd iets over het belang ervan. Op videobeelden (Ziesemer *et al.* 2021) en onze eigen sequenties van stilstaande beelden blijkt dat jonge Wespddieven ze aanvankelijk negeren en vaak niet of onvolledig eten, zeker wanneer daarnaast wespenlarven beschikbaar zijn. Een eerstejaars vogel in gevangenschap had duidelijk moeite bij het behandelen en verorberen van Groene Kikkers (Bijlsma 1998a).

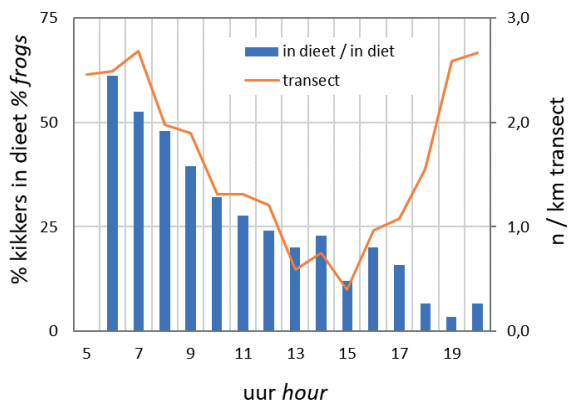
Ondanks een substantieel aandeel gewervelde prooien in het dieet was het de talrijkheid van wespen die in deze studie bepalend was voor de reproductie van de Wespddieven. In de jaren met bovengemiddeld veel wespen was het aandeel paren dat jongen liet uitvliegen groter en evenzo het gemiddeld aantal jongen per succesvol nest. De grote jaarlijkse variatie in reproductie bleek ook bij eerdere Nederlandse studies samen te hangen met het wespenaanbod (Bijlsma *et al.* 2012, Schreven *et al.* 2022), maar een drempelwaarde kennen we niet; of er veel of weinig wespen zijn is zonder gestratificeerde monitoring een betrekkelijk gegeven.

Voedsel lijkt vooralsnog de ultieme bepalende factor voor succes (Newton 1998), al vonden we op de Veluwe en in Drenthe een relatie met predatie; minder wespen betekent meer tijd besteden aan voedsel zoeken en dus minder nestbewaking met verhoogd predatierisico tot gevolg (Bijlsma 2004, van Manen *et al.* 2011). In onze studie hadden we maar twee nestparen waarbij dit aan het ruimtegebruik van telkens één partner positief kon worden getoetst, met in beide wespandaljaren 2014 en 2016 een groter foerageergebied; in 2014 kwam het tot predatie van de jongen, maar niet in 2016.

Kikkers en wespen in de loop van de dag

Dat mannetjes meer kikkers aanvoerden dan vrouwtjes kan deels worden verklaard doordat ze meer in bos en minder in agrarisch landschap foerageerden. Daarnaast begonnen mannen eerder op de dag met prooien zoeken waardoor ze meer kikkers troffen want die zijn vooral 's nachts, vroeg op de dag en vroeg in de avond actief en detecteerbaar (Loman 1980).

Het aandeel op nesten aangevoerde kikkers in de ochtend verliep parallel met het aantal dat op de transecten werd geteld (Figuur 24). Dit suggereert dat de Wespendienven niet speciaal zochten naar kikkers maar ze voor de voet oppakten, wat correspondeert met hun habitatgebruik dat in de loop van de dag nauwelijks veranderde. Opvallend was dat het aandeel kikkerprooien in de avond niet opnieuw toenam hoewel kikkers zich dan weer opmaakten voor een actieve nacht. Wespendienfmannen verlegden hun focus na de ochtend op wespenbroed en tegen de tijd dat kikkers weer actiever werden, bleef die focus onveranderd.



Figuur 24. Samenhang tussen het aandeel kikkers in het dieet van Wespendienven over de dag (tijd in UTC) aan de hand van beelden van cameravallen bij nesten, en het aantal dat per km transect werd geteld. *Frogs (mainly Common Frogs) in the diet of Honey Buzzards across the day (left axis) and hourly number of frogs counted on transects (time in UTC).*

Dichtheid en reproductie

De gevonden dichtheid van Wespendief in Het Groene Woud en Kempen-Broek behoort tot de hoogste in Nederland (Tabel 15). De tabel, met naast onze studie negen andere, laat zien dat de dichtheid per vierkante kilometer landschap in het algemeen afneemt met het percentage bos in het studiegebied, maar dat in gebieden met minder bos, de dichtheid in bos toeneemt.

Daaruit blijkt dat bos pas bij een zeer laag oppervlakteaandeel limiterend is en dat het landschap buiten bos in veel gevallen een belangrijk onderdeel van het leefgebied van een Wespendief is (zie ook Steiner 2000). Daarbij is onder meer bosrandlengte belangrijk, omdat randen in het algemeen voedselrijker zijn (Berg 1997). Ook speelt bodemvruchtbaarheid een rol. Grotere bossen in Nederland zijn vrijwel zonder uitzondering aangeplant op arme zandgronden. De dichtheid in bos was dan ook het laagst in de armste, minst productieve bossen op de Veluwe (situatie na 2000), lager dan bijvoorbeeld de dichtheid in Drentse bossen en in de bossen van Oost-Polen. Onze metingen aan biomassa vogels (van Manen *et al.* 2011, en deze studie) geven bij ruwe

vergelijking aan dat Het Groene Woud en de Achterhoek anno 2008-16 veel meer vogelbiomassa bevatten dan delen van de Veluwe. In gram per meetpunt in bos becijferden we gemiddeld in respectievelijk Het Groene Woud 2715, West-Achterhoek 2510, ZW-Veluwe 1248, en Noord-Veluwe 833 g vogelprooi aan biomassa (steeds met een flinke standaardafwijking van respectievelijk 40, 64, 88 en 68% van het gemiddeld gewicht).

Een hoge dichtheid aan geschikte gewervelde prooi leidt op zich niet tot een hoge dichtheid broedende Wespddieven. Ongeacht een overvloed aan kikkers en lijsters dienen er in de zomer wel wespen te zijn. Het Groene Woud en Kempen-Broek plus omgeving zijn in de huidige situatie (2010-20) ongetwijfeld rijker aan insecten in het algemeen en sociale wespen in het bijzonder, dan de hoge en droge zandgronden in Nederland; zie ook de sterke aanwijzing in die richting in de vorm van een relatief lage wespenactiviteit en insectendichtheid in ons droge referentiegebied.

Tabel 15. Dichtheid en broedresultaten (gemeten als % geslaagde nesten) van Wespddieven in Het Groene Woud en Kempen-Broek vergeleken met andere studies met een vergelijkbare werkwijze en oppervlakte van het onderzoeksgebied. *Density and breeding success (% nests successful) of Honey Buzzards in Het Groene Woud and Kempen-Broek, compared to other studies using the same methodology.*

Gebied <i>Area</i>	periode <i>period</i>	km ²	% bos/ woodland	n/km ²	n/km ² bos woodland	% succ.	bron <i>source</i>
Oost-Polen	2003-06	131	84	0.20	0.23	28	van Manen 2013
Dänischer Wohld	2016-17	280	10	0.05	0.48	-	Ziesemer 2019
Seleneter See	2006-21	240	12	(0.06)	(0.55)	-	Ziesemer 2024
Drenthe	1992-98	132	45	0.09	0.20	34	van Manen 2000
Salland	1994-98	360	10	0.07	0.72	24	Voskamp 2000
W-Achterhoek	2008-10	114	25	0.13	0.53	48	v Manen <i>ea.</i> 2011
N-Veluwe	2008-10	118	66	0.13	0.19	30	v Manen <i>ea.</i> 2011
ZW-Veluwe	1974-83	114	62	0.15	0.24	80	Bijlsma 1986
ZW-Veluwe	2008-10	141	55	0.10	0.18	48	v Manen <i>ea.</i> 2011
Het Groene Woud	2013-16	85	23	0.19	0.83	20	<i>hier/this study</i>
Kempen-Broek	2013-16	115	30	0.17	0.58	27	<i>hier/this study</i>

Het broedresultaat (% succesvolle broedgevallen) was in Het Groene Woud en Kempen-Broek vergelijkbaar met de meeste andere studies, maar wel lager dan op de ZW-Veluwe in 1974-83 en in de West-Achterhoek in 2008-10. Op de ZW-Veluwe bleek het broedsucces in 2017-22 met 32% aanmerkelijk lager te liggen dan de 48% van 2008-10 (van Manen & van Rijn 2022), en dát was al aanzienlijk lager dan in de jaren zeventig en tachtig was vastgesteld (Tabel 15).

Het frequent optreden van predatie rechtvaardigt hier een nadere beschouwing van de relatie Havik-Wespddief. Predatiedruk op andere dan de primaire prooisorten kan toenemen bij veranderingen in die prooidierpopulaties, zoals vastgesteld op de Veluwe en in Drenthe (Bijlsma 2004, Rutz & Bijlsma 2006, Bijlsma 2020: 75-95). Haviken in onze beide studiegebieden bleken echter hoofdzakelijk duiven, lijsters en spreuwen

te eten en hun broedsucces gaf geen aanleiding te denken dat er voedselgebrek was (van Rijn 2014). Predatie door Havik is een heikel ding om over te schrijven wanneer kennis over het gebruik van de ruimte door jagende havikbroedvogels en de manier waarop *floaters* zich daar tussendoor bewegen ontbreekt. De ons bekende publicaties van Kostrzewa (1991), Hakkarainen *et al.* (2004) en Gamauf *et al.* (2013) hebben de afstand tussen wespdiëfnest en het dichtstbijzijnde haviknest als onderwerp, met verschillende uitkomst over het effect ervan op succes, maar ze ontberen inzicht in havikgedrag en populatiestructuur. Wij hebben evenmin studie gemaakt van het ruimtegebruik van Haviken en hun populatiestructuur en tasten dus in het duister. Het staat geenszins vast dat de nestplaats van een Havik het centrum van diens jachtgebied is en in onze studiegebieden was er geen effect van afstand tot haviksnest op broedsucces van Wespdiëven. Bij de anno 2013-15 heersende dichtheid en regelmatige spreiding van haviksnesten (1.2 haviknest per wespdiëfterritorium in Het Groene Woud en 0.95 in Kempen-Broek) viel in dit opzicht amper wat te kiezen voor een Wespdiëf (zoals hierboven gemeld: 82% broedde op minder dan een km van een actief haviksnest). Wat betreft de weerbaarheid van Wespdiëven tegenover nestaanvallen door Haviken geven onze camera-opnames een indifferent beeld: bij vier van de zes gepredeerde nesten zagen we dagen tevoren afweer- of dreiggedrag van de Wespdiëf. Bij vier van de zes succesvolle nesten idem. Bij de vanuit menselijke perceptie goed verstopte nesten (nest in het groen) was de verhouding gepredeerd/niet gepredeerd 4/3. Nesten die niet door Wespdiëven zelf gebouwd waren, vonden we te weinig om een verschil in broedsucces met eigen bouwsels te meten.



Foto 28. Man Logtse Veld wachtend tussen foerageersessies, bij gebrek aan boom balancerend in berkenopslag. 3 augustus 2013 (Foto Dirk Eijkemans). *Male between foraging turns, balancing in Birch scrub, August 3, 2013.*

Wespendiefjongen zijn bij voedselaanbreng luidruchtig en piepen nog als de oudervogel weer vertrokken is. Voor eerste auteur zijn bedelende jongen in week 4-5 op 50-90 m hoorbaar. Objectief bezien is dat riskant gedrag voor een predatiegevoelige soort. Na 2015 zijn Haviken te Kampina (Het Groene Woud) sterk afgenomen, maar werd wel predatie van kuikens en broedende Wespendieven vastgesteld (med. F. van Erve; Havik van acht naar vier nesten gedaald in 2015-22; in 2023-24 bleef het bij vier nesten; 1463 ha waarvan 644 ha bos). Hier past de algehele kanttekening dat we niet weten hoe lang we moeten kijken om iets te snappen van de betrekkingen tussen soorten die elk hun eigen populatiedynamiek hebben. Feit is dat predatie een groot effect kan hebben op het uitvliessucces van Wespendieven (Bijlsma 2004), maar dat we niets weten over eventuele compensatie door dichtheidsafhankelijke overleving onder adolescente en volwassen Wespendieven.

Binnen de in Tabel 15 genoemde studies werd gedurende de onderzoeksperiodes geen afname in het aantal territoria vastgesteld. In enkele van deze gebieden waar in recente jaren opnieuw werd gekeken, werden bovendien niet minder paren vastgesteld dan bij eerder onderzoek. Dit was het geval op de ZW-Veluwe (van Manen & van Rijn 2022; maar in vergelijking met de jaren zeventig en tachtig is er een duidelijke afname; Bijlsma 1986), in de West-Achterhoek (gegevens Stef van Rijn), in Hooghalen Drenthe (van Manen 2017) en in twee gebieden in Sleeswijk-Holstein (Ziesemer 2019, 2024). Met enige voorzichtigheid kan daaruit worden geconcludeerd dat lage reproductiecijfers bij de Wespendief kunnen volstaan voor het in stand houden van populaties, mogelijk lager dan in Bijlsma *et al.* 2012 werd berekend. In alle studies was steeds het percentage paren dat eieren produceerde bepalend voor het broedsucces. Bij Wespendieven is het normaal dat een grote fractie van de populatie niet tot broeden overgaat. Aan de hand van gezenderde vogels in deze studie en die in Gelderland (van Manen *et al.* 2011) konden we zien dat het (in deze relatief kortdurende studies) steeds om dezelfde vogels ging die tot eileg overgingen. Op basis van de levensverwachting van Wespendieven (van Manen 2000, Bijlsma *et al.* 2012), denken we dat niet-broedende, maar territoriale, vogels soms zeer oude vogels, maar merendeels waarschijnlijk 2-6 jaar oude vogels zijn.

Ecologie van wespen en gebruik van het agrarische landschap

Voor een beter begrip van de voedsleecologie van de Wespendief zijn ecologische studies aan sociale wespen onmisbaar. De actueel belangrijkste prooi-soort onder de sociale wespen, de Gewone Wesp, is zowel binnen als buiten bos een generalist waar geen specifiek habitatgebruik aan te koppelen is. Zij heeft een lang seizoen met tot in september-oktober actieve kolonies, wat gunstig is voor de laat broedende Wespendief. De Duitse Wesp manifesteerde zich in onze studie als cultuurlandsoort. We troffen deze soort nauwelijks in bos aan. In het voedselspectrum van de Nederlandse Wespendief nam zij in belang af ten opzichte van de periode 1980-90 (archief Werkgroep Roofvogels Nederland en R.G. Bijlsma). De oorzaak hiervan is niet bekend, evenmin of die binnen en/of buiten de bossfeer moet worden gezocht. Smit & Megens (2015) melden in Nederland een afname van Duitse- en Rode Wesp met als mogelijke verklaring het verdwijnen van geschikte nectarplanten. De Gewone Wesp is hiervan

minder afhankelijk want heeft honingdauw als alternatief (in Nieuw-Zeeland vastgesteld, waar deze voedselbron uitbundig is door de aanwezigheid van schildluizen als *Ultracoelostoma assimile* in *Nothofagus*-bossen; Duthie & Lester 2013). De Duitse Wesp is minder bedreven in het verzamelen van honingdauw en kan zich bij de exploitatie ervan door zijn kleinere en snellere verwant laten aftroeven (Harris *et al.* 1994). De meer aan bos gebonden soorten Middelste -, Rode - en in mindere mate Saksische Wesp maken waarschijnlijk in het begin van de jongentijd een deel van het dieet uit. Helaas is van de ecologie van deze vroeger in het seizoen piekende soorten en hun betekenis voor de Wespdief onvoldoende bekend (al is de Saksische Wesp vaak holbewoner – onder meer in nestkasten – en dan meestal buiten bereik van Wespdieven). Rest nog de Hoornaar, eveneens een haast onbeschreven blad als het gaat om habitateisen, maar net als Saksische Wesp primair een holbewoner en evenals als Gewone Wesp eentje met een generalistisch trek. *Runner up* is de Aziatische Hoornaar *Vespa velutina* die in Spanje al is uitgegroeid – samen met Gewone Wesp – tot de belangrijkste prooi-soort van Wespdieven (Macià *et al.* 2019, Martin-Ávila *et al.* 2024). Inmiddels is *Vespa velutina* in Nederland doorgedrongen (Slikboer & Zeegers 2019, Smit 2019), waarmee het wespverhaal nog complexer wordt.

De partiële wijziging in foerageergebied in de loop van het broedseizoen, namelijk van bos naar boerenland, brengt Wespdieven in contact met een zwaar verontreinigd habitat. In Finland bleek het bloed van Wespdieven sterker met neonicotinoïden te zijn verontreinigd indien de nesten in de buurt van koolzaadvelden gelegen waren. Omdat de nestjongen een hogere concentratie in hun bloed hadden dan de adulte vogels is uitgesloten dat ze de verontreiniging op trek of in het overwinteringsgebied hadden opgelopen. Neonicotinoïden zijn neuro-actieve insecticiden; ze zijn oplosbaar in vet en gemakkelijk opneembaar in het bloed. Foerageren in het boerenland kan dan wel opportuun zijn vanwege een groter aanbod van langecyclosoorten van sociale wespen (althans in onze periode van onderzoek), maar dat brengt Wespdieven tevens in contact met een vergiftigde leefomgeving. Naast glyfosaat (het niet-selectieve totaalherbicide bekend als Roundup) is tembotrione in gebruik in de maïsteelt, een herbicide dat ongewenste planten in hun groei blokkeert en zich blijkt te kunnen ophopen in trofisch hogere lagen van het ecosysteem. Daarbij staat vast dat het ook in roofvogels accumuleert. Het veroorzaakt onder meer onderhuids zwarte afzettingen op de peeskapsels (indicatief voor ochronose, de ophoping van homogentisinezuur in bindweefsel) en belemmert de veergroei, mogelijk resulterend in ‘pinching-off’). In twee gevallen is deze vorm van veeruitstoot ook bij wespdiefkuikens vastgesteld (Bijlsma & van de Mortel 2009, Leendertse *et al.* 2023).

Dank

Dit onderzoek werd gefinancierd door de Provincies Noord-Brabant en Limburg, en werd ondergebracht bij Stichting ARK. Veldwerk werd uitgevoerd door de drie auteurs, Peter van Geneijgen, Pieter Wouters, René Jansen en Dirk Eijkemans. Coördinatie was in handen van Stef van Rijn (Limburg) en Jan van Diermen (hele studie). In 2009 en 2010 was in het Brabantse studiegebied al onderzoek gedaan door provinciale medewerkers en vrijwilligers die simultaantellingen uitvoerden en nesten traceerden. Daarop werd binnen dit onderzoek voortgeborduurd. Dank met name Arno Braam voor zijn voortrekkersrol.

We danken eigenaren/beheerders voor het verlenen van toestemming. Natuurmonumenten droeg in praktische zin bij door resultaten van onderzoek naar bosstructuur te Kampina (Noord-Brabant) en in het Wijffelterbroek (Limburg) met ons te delen. Het onderzoek in België werd uitgevoerd in terreinen van het Agentschap voor Natuur en Bos, de vereniging Natuurpunt en Het Limburgs Landschap vzw. In Nederland vond het onderzoek plaats in terrein van Brabants Landschap, Limburgs Landschap, Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten, Ministerie van Defensie, en vele particulieren waaronder Landgoed Velder en de Marggraff Stichting. Ook kregen we door Frans Smit toegang tot de voormalige vuilstort bij Stramproy met goed zicht over Kettingdijk en Laurabossen. Thijs Loven, Henk Fiddelaers & Anton Panhuijsen verdienen aparte vermelding omdat ze naast nestzoekacties (Havik en Wespendif) ook intensief en systematisch wespenvangwerk deden in en om het Weeterbos. We danken Hans Govers voor zijn dagenlange posten in het Kempen-Broek. De assistentie van Ton Tillart, Jos Kunnen, Cor Caris, Jos Parren, Harrie Vossen, Johan Leurs, Vinciane Schockert, Anton Bakker, Geertrui van den Elzen en Paul Voskamp kwam goed van pas. Het beheer van de Ecotone-trackers in Limburg was in handen van projectmedewerkers René Janssen en Stef van Rijn, geassisteerd door Vinciane Schockert, en viel grotendeels buiten het budget in nachtelijke uren. Het ringen van Wespendifen in België gebeurde met Guido Knoops. Jan van der Heijden en Thieu van Gestel, beiden van de Natuurwerkgroep Liempde, assisteerden bij het vangen van vogels en andere logistieke kwesties in Noord-Brabant.

In het bewerkelijke populierenlandschap organiseerden we in juli-augustus 2013 simultane observaties met vrijwilligers om in beperkte tijd veel informatie te verzamelen. We danken deelnemers Frans van Erve, Thieu van Gestel, Toon van Haaren, Ad van Heerenbeek, Jan van der Heijden, Marco Renes, Daan Knoops, Joost van Kuijk, Frans Maas, Henk Maas, Joost Nijkamp, Toon en Rien Ondersteijn, Janmartin Rahder, Henk Sierdsema, Gerard Somers en Simon Teerink. Andere ondersteuning kwam van Henk Tillaert, Trui van den Broek, Wouter Vansteelant, Arno Braam, Anna Hermesen, Gijs Bouwmeester (boomtoppen) en Kees Magry. Gerard Müskens was inventief bij het ontwerpen en aanbinden van tuigjes voor nieuwe modellen GPS-trackers. Adriaan Dokter (NIOO) leende ons extra antennes voor het UvA-BiTTS systeem, Edwin Baaij, Willem Bouten & Wouter Vansteelant (allen destijds UvA-IBED) assisteerden met het beheer van de instellingen van de trackers en remote checks van het systeem. Wouter Vansteelant verzorgde ook handmatige download van data in het veld. Rob Bijlsma met zijn uitgebreide referentie en kennis van wespen en Wespendifen was steeds onze vraagbaak en voorzorg in een bibliotheek vol referenties.

Onderdak kregen we van Stichting ARK in boerderij De Lepper bij Altweerterheide. Te Liempde kregen we een kamer in het Streekhuis waar we ons lab en depot inrichtten, daar draaide ons UvA-BiTTS basisstation drie seizoenen volcontinu gedurende vier maanden (dank Bernadette Roestenburgh). Stichting ARK stelde extra camera's beschikbaar. Het technisch beheer van de Luxul paneel-antenne opstelling (vervangen batterijen, installeren van antennes en uitschuifmasten in boomtoppen) lag bij Peter van Geneijgen en JvD. We danken de pastoor van de Johannes Onthoofdingskerk in Liempde voor gebruik van de torenspits. De onderhoudsploeg van elektriciteitsbedrijf TenneT zorgde voor het plaatsen en uitnemen van de antenne op mast 113, Broekweg, Oirschot. De constructie ter bevestiging in de mast kwam uit de werkplaats van Fugro dankzij Jan van de Tillaert. Hulp bij bewerking en georeferentie van CSV- en GIS-bestanden kwam van Gerard Troost en Henk Sierdsema (SOVON). René Janssen en Henk Sierdsema bezorgden ons een GIS-bossenbestand van België.

Summary

Diermen J. van, van Manen W. & van Rijn S. 2024. Density, breeding and sex-specific range, habitat use and diet of Honey Buzzards *Pernis apivorus* in SE-Netherlands and adjacent Belgium in 2013-15. De Takkeling 32: 189-259.

In 2013-15 we studied Honey Buzzards in Het Groene Woud (51.54 N, 5.34 E) in the province of Noord-Brabant (85 km²) and region Kempen-Broek (51.22 N, 5.67 E) in the border zone of the provinces of Noord-Brabant and Dutch and Belgian Limburg (115 km²). Woodland covers 23-30% of the study areas and is relatively often on richer (loamy) and more humid soils as compared to other regions in The Netherlands (mostly sandy soils).

Territories were mapped mainly by observing from tree tops (Douglas Fir and Norway Spruce) and from the ground in open spaces in July and August, with on average three hours per observation session. With notes on behaviour, plumage (sex) and simultaneously observed birds or pairs we outlined territories. Birds with offspring showed typical straight flights above the canopy between nest and foraging site, enabling us to find nests via triangulation of food transportations. In July and August, non-breeding pairs consistently showed different behaviour than nesting pairs, especially spending time 'hanging around' above the canopy, soaring together or wing-clapping at great heights. We trapped 22 birds (using a live Eagle Owl as decoy, and mistnet). Seventeen (11 males, 6 females) were equipped with GPS-trackers (UVA-Bits and Ecotone Skua), of which ten collected data in more than one season. The GPS fixes were homogenised to a 10 min interval and interpreted using an algorithm. Birds at <200 m from the nest were regarded as involved in parental care at the nest. Fixes >30 min after sunset and <30 min before sunrise were regarded as roosting birds. For other behaviour we used fixes with an interval between next and previous fixes of less than 35 minutes. Birds were regarded flying when the distance between previous and next fix was >200 m or at an altitude >150 m, and foraging was identified as the distance between previous and next fix was <200m.

Assigning landscape features to GPS fixes was done from 1:10.000 digital maps. Preferences were calculated by comparing fixes with 150 m grid characteristics in the four 90°-directions. Woodland structure preference was recorded by describing and measuring 27 paired habitat variables in a 10 m radius at 72 locations showing or lacking concentrations of GPS fixes that indicated foraging.

We used three approaches to determine diet composition. (1) Close range nest surveys with camera in activity sensor mode. This yielded unbiased data, but we only managed to get complete hatch to fledge coverage in one nest. Other sessions were either ceased by chick predation and battery limits or started halfway the chick period following a later nest finding date. By scrolling through pictures, most prey could be identified and the majority assigned to parent sex. (2) Prey remains were identified and quantified during nest checks. At each nest visit to determine brood size, chick condition and retarded growth, we kept record of prey remains, almost exclusively combs. (3) Interpretation of GPS tracks helped in finding soil-nesting social wasps (n=498) and bumblebees (n=5). However, this method likely missed hunting on vertebrates (too

short-lived an action to be traced via GPS-data) and predation of smaller *Dolichovespula* nests hanging in bushes as well as *Polistes* nests in herbs (ditto).

Wasp abundance was measured using juice + beer as a bait in 0.33 litre bottle traps, provided in pairs in various habitats (3 types of woodland, 2 types of rural landscape, open natural habitat, adding heath and heathland edge in 2015). Traps were set for 24 h each ten days from the end of June, but not every season yielded complete trapping series in both study areas. We consider the results as biologically meaningful for the three main prey species, i.e. Common Wasp *Vespula vulgaris*, German Wasp *V. germanica* and European Hornet *Vespa crabro*. Frogs were counted along all-purpose walking lines within and outside woodland from April to October. The focus was on *Rana temporaria* in terrestrial habitat away from water bodies used for reproduction. Frogs from the *Pelophylax* genus preferred water edges but were hardly preyed upon and therefore omitted from the survey. Birds (individuals) were counted using 5 min point counts twice in May-June, before noon and skipping the hour around sunrise. Numbers of bird species known as potential Honey Buzzard prey were transformed into biomass.

Comparing nine NW-European studies, the Honey Buzzard density of 0.19 territories per 100 ha of landscape and 0.83/100 ha woodland in Het Groene Woud and the slightly lower density of 0.17/100 ha of landscape and 0.58/100 woodland in Kempen-Broek were relatively high. Nests (n=56) were found in a wide variety of woodland types and the chosen nest tree species did not differ from what was available. On average 24% of pairs bred successfully, raising 1.73 young per nest, which amounts to 0.41 young per territorial pair. This means that around half the pairs that started breeding did not succeed because of loss of progeny. Reproduction rate nevertheless is within the range of Dutch studies during the last decades. Breeding attempts rarely failed during the egg stage, yet losses in the chick-stage were substantial and mainly due to Northern Goshawks of different age and status, preying on chicks of any age. Variation in breeding success between years was considerable and both the number of young in successful nests and the proportion of successful breeding attempts were correlated with wasp abundance as recorded via the wasp trapping scheme. Poor wasp abundance, on the other hand, negatively affected Honey Buzzard's nest attendance through intensified hunting effort over larger areas and longer absences at the nest, increasing predation risk.

Birds equipped with GPS trackers (n=17) initially foraged in the nest vicinity in the early part of the breeding cycle, females ranging further from the nest in the egg stage than males (sexes share breeding duties and forage for themselves). Both sexes strayed farther from the nest as the chicks matured, but in the early chick stage the birds primarily foraged in woodland. As the breeding season progressed, a shift to rural areas became apparent. This tendency was strongest in females, heading for plots far outside their partners' range. Feeding pattern and prey type were registered using camera traps at twelve nests during 193 effective days. Diet was studied with three methods, of which trap cameras at the nest probably was the most reliable (71.2% wasps combs, 3.3% vertebrates, 25.2% amphibians; n=1470), compared to prey recorded during nest visits of the observers (95.3% wasp combs, 0.6% vertebrates, 3.7% amphibians;

n=486) and extracted from GPS-data (99% wasps, 1% bumblebees; n=503). The foraging method of Honey Buzzards did not allow to register the capture of vertebrates in GPS-data.

Males started foraging in the early morning hours, mainly on frogs as these were most active in the morning and became more obtrusive in the course of the day. Females typically would spend the night on the nest and started the day adding fresh greeneries to the nest. Females started foraging after the first male prey delivery, which accounted for the female's later daily onset in chick feeding. Females almost exclusively supplied their chicks with combs containing wasp brood (>90% of items). Apart from their different timing, the female's focus on wasp brood can be explained by their 'free ranging' outside woodland where the preferred prey (wasp brood) was more abundant in the years of study (2013-15). Wasp trapping showed that social wasp activity in woodland dropped by mid-July but at the same time increased outside woodland in farmland. Nesting males on the other hand demonstrated a stronger tendency to prey on vertebrates (40% of items), probably because they had to cope with a limited supply of wasp nests within their more restricted feeding range in woodland. The GPS-data clearly showed sex-specific feeding ranges, reducing interference within the partnership.

Describing and measuring woodland characteristics at foraging and reference locations showed that Honey Buzzards preferred well-structured and species-rich woodland types, predominantly in moist conditions. This also turned out to be the type of woodland where we recorded the highest density of breeding birds within the food spectre of Honey Buzzards. Wasp nests are still in the foundation state when Honey Buzzards arrive in May. Queen activity in spring is no guarantee to harvestable larvae in July (usurpation, nest failure in adverse weather). The insect traps in humid study areas showed relatively high insect (including wasp) abundances compared to dry areas nearby, probably attributing to the higher density of Honey Buzzards in more humid woodland.

In the course of July and August small-scale farmland showed a higher abundance of German and Common Wasps (species with longer colony cycles than *Dolichovespula* species). Accordingly, male and especially female Honey Buzzards increasingly shifted to foraging in small-scale farmland. Breeding success was strongly related to wasp supply. The availability of wasp nests in farmland seemed crucial in the latter part of the chick-rearing stage (August). The shift to foraging in farmland as the season progresses hints at depletion of social wasps in woodland (at least in our study). This brings new inferences, viz. between Honey Buzzards, social wasps and the massive use of insecticides and herbicides in modern agri-business (two instances of 'pinching-off' were recorded in Dutch Honey Buzzard chicks, possibly related to the use of tembotrione in maize, a herbicide known to cause ochronosis and probably linked with 'pinching-off').

Literatuur

- Archer M. 2012. *Vespine Wasps of the World: Behaviour, Ecology & Taxonomy of the Vespinae*. SIRI Scientific Press, Manchester.
- Archer M. & Halstead A. 2014. Population dynamics of social wasps (Hymenoptera, Vespidae) in the Royal Horticultural Society's garden at Wisley, Surrey. *Entomologist's Horticultural Magazine* 150: 19-26.
- Berg A. 1997. Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird Study* 44: 355-366.
- Bergen V.S. van, Riem Vis R., Brinkgreve J., Stelma J. & Nijlunsing W. 2021. Bewaken of voeren? Ofwel: broedzorg bij een paartje Wespendienven, twee seizoenen gevolgd met cameravallen. *Limosa* 94: 89-100.
- Berkvens M. & van Diermen J. 2021 Grondnesten van wespen, wat bepaalt de kans op predatie door Wespendif? *Natuur.oriolus* 87: 1-17.
- Bijlsma R.G. 1986. Voorkomen en broedbiologie van de Wespendif *Pernis apivorus* op de ZW-Veluwe en in de ZO-Achterhoek. *Limosa* 59: 61-66.
- Bijlsma R.G. 1995. Wielewalen *Oriolus oriolus* en populieren *Populus spec.* beneden zeeniveau. *Limosa* 68: 21-28.
- Bijlsma R.G. 1998. Invloed van extreme voedselschaarste op broedstrategie en broedsucces van Wespendienven *Pernis apivorus*. *De Takkeling* 6: 107-118.
- Bijlsma R.G. 1998a. Eerstejaars mannetje Wespendif *Pernis apivorus* op de voet gevolgd: gedrag van een gezenderde asielvogel voor en na vrijlating. *De Takkeling* 6: 186-214.
- Bijlsma R.G. 2004. Wat is het predatierisico voor Wespendienven *Pernis apivorus* in de Nederlandse bossen bij een afnemend voedselaanbod voor Haviken *Accipiter gentilis*? *De Takkeling* 12: 185-197.
- Bijlsma R. 2020. Kerken van goud, dominees van hout. Atlas Contact, Amsterdam/Antwerpen.
- Bijlsma R.G. & van de Mortel T. 2009. Opnieuw veeruitstoot bij een Wespendif *Pernis apivorus*. *De Takkeling* 17: 106-108.
- Bijlsma R.G., Vermeulen M., Hemerik L. & Klok C. 2012. Demography of European Honey Buzzards *Pernis apivorus*. *Ardea* 100: 163-177.
- Byholm P., Mäkeläinen S., Santangeli A. & Goulson D. 2018. First evidence of neonicotinoid residues in a long-distance migratory raptor, the European honey buzzard (*Pernis apivorus*). *Science of the Total Environment* 639: 929-933.
- Diermen J. van 1994. Breeding birds and poplars *Populus spec.* Pp. 149-156 in Hagemeyer E.J.M. & Verstrael T.J. (eds.). *Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects*. Poster appendix of the proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC, Noordwijkerhout, The Netherlands. Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen & SOVON, Beek-Ubbergen.
- Diermen J. van, Bijlsma R.G., van Manen W. & Voskamp P. 1996. Welke ringmaat voor de Wespendif? *Op het Vinkentouw* 82: 22.
- Duellman W. E. & Trueb L. 1986 (update 1994). *Biology of Amphibians*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Duthie C. & Lester P.J. 2013. Reduced density of the invasive wasp, *Vespula vulgaris* (Hymenoptera, Vespidae), did not alter the invertebrate community of *Nothofagus* forests in New Zealand. *Environm. Entomol.* 42: 223-230.
- Fuller R.J. & D.R. Langslow (1984) Estimating numbers of birds by point counts: how long should counts last? *Bird Study* 31: 195-202.
- Gamauf A., Tebb G. & Nemeth E. 2013. Honey Buzzard *Pernis apivorus* nest-site selection in

- relation to habitat and the distribution of Goshawks *Accipiter gentilis*. Ibis 155: 258–270.
- Geest C.B. van der 1961. Broedgevallen van de Wespendif in Twente. Limosa 34: 227-230.
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. & Bezzel E. 1989. Handbuch der Vögel Mitteleuropas Band 4.2. Durchgesehene Auflage. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Hakkaraïnen H., Mykrä S., Kurki S., Tornberg R. & Jungell S. 2004. Competitive interactions among raptors in boreal forests. Oecologia 141: 420–424.
- Harris R.J., Moller H. & Winterburn M.J. 1994. Competition for honeydew between two social wasps in South Island beech forests, New Zealand. Insectes Sociaux 41: 379-394.
- Hees A.F.M. van (red.) 1978. Projectstudie Landinrichting Midden-Brabant. Rapport 159. De Dorschkamp, Wageningen.
- Heusser H. 1970. Ansiedlung, Ortstreue und Populationsdynamik des Grasfrosches *Rana temporaria* an einem Gartenweiher. Salamandra 6: 80-87.
- Holstein V. 1944. Hvepsevaagen. H. Hirschsprungs Forlag, København.
- Kostrzewa A. 1991. Interspecific interference competition in three European raptor species. Ethology, Ecology & Evolution 3: 127-143.
- Leendertse P.C., Tinhout B. & van den Burg A.B. 2023. Herbiciden en veerverlies bij roofvogels. Pilotonderzoek. CLM-publicatie 1179. CLM Onderzoek en Advies, Culemborg.
- Lester P.J., Haywood J., Archer M.E. & Shortall C.R. 2017. The long-term population dynamics of common wasps in their native and invaded range. J. Anim. Ecol. 86: 337–347
- Loman J. 1978. Growth of brown frogs, *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in South Sweden. Ekologia Polska 26: 287-296.
- Loman J. 1980. Annual and daily locomotor activity of the frogs, *Rana arvalis* and *Rana temporaria*. British Herpetological Journal 6: 83-85.
- Macià F.X., Menchetti M., Corbello C., Grajera J. & Vila R. 2019. Exploitation of the invasive Asian Hornet *Vespa velutina* by the European Honey Buzzard *Pernis apivorus*. Bird Study 66: 425-429.
- Manen W. van 2000. Reproductiestrategie van de Wespendif *Pernis apivorus* in Noord-Nederland. Limosa 73: 81-86.
- Manen W. van 2013. Biologie van Wespendifven *Pernis apivorus* in het oerbos van Bialowieza. De Takkeling 21: 101–126.
- Manen W. van 2017. Broedvogels van het Hooghalerveld in 2017. Sovon-rapport 2017/55. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Manen W. van 2018. Wespendif in Vogelatlas van Nederland: 198-199. Sovon, Nijmegen.
- 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. Provincie Gelderland/Stichting Boomtop, Arnhem/Assen.
- Manen W. van & van Rijn S. 2022. Monitoring van Wespendifven op de Veluwe in 2017-2022. Sovon-rapport 2022/103. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- Martin-Ávila J.A., Rebollo S., Fernández-Pereira J.M. & Díaz-Aranda C.M. 2024. The trophic strategy of the European honey buzzard *Pernis apivorus* during breeding: extravagant specialization or ingenious solution? J. Avian Biol. 2024: e03221.
- Moller-Pillot H.K.M. 2015. De vogels van het Leijpark, veranderingen in de vogelwereld van 1974-2014. Boekhandel Livius de Zevensprong, Tilburg.
- Newton I. 1998. Population Limitation in Birds. Academic Press, London.
- Orians G.H. & Pearson N.E. 1979. On the theory of central place foraging. Pp. 155-177 in Horn J., Stairs G.R. & Mitchell R.D. (eds), Analysis of Ecological Systems. Ohio State Press, Columbus.
- Poelmans W. & van Diermen J. 1997. Vogels van Midden- en Oost-Brabant. (karteringen 1983-87). Provincie Noord-Brabant, 's-Hertogenbosch.

- Poelmans W., van der Straaten J. & Veling K. 2013. Leembossen in Het Groene Woud, schatkamer van biodiversiteit. Pictures Publishers, Woudrichem.
- Rackham O. 1990. Trees and woodland in the British landscape. Revised edition. Dent and Sons, London.
- Rijn S. van 2014. Haviken in het Kempen-Broek; aantal, verspreiding & voedsel. Rapport ARK Natuurontwikkeling, Laag-Keppel.
- Roberts S.J. & Law C. 2014. Honey Buzzards in Britain. *British Birds* 107: 668–691.
- Rutz C. & Bijlsma R.G. 2006. Food-limitation in a generalist predator. *Proc. R. Soc. B* 273: 2069-2076.
- Schreven K.H.T., Bijlsma R.G. & Both C. 2022. Brood sex ratio in European Honey Buzzards *Pernis apivorus* in relation to spring phenology. *Ardea* 110: 169-186.
- Sheldrake M. 2020. Entangled life: how fungi make our worlds, change our minds and shape our futures. Random House, New York.
- Slikboer L. & Zeegers Th. 2019. De Aziatische hoornaar plant zich voort in Nederland. Kijk op Exoten april: 7-9.
- Smit J. 2019. De opmars van de hoornaars (Hymenoptera, Vespidae). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 52: 79-86.
- Smit J. & Megens P. 2015. Hoe gaat het met *Dolichovespula norvegica* en *Vespula rufa*? *Hymenoptera Varia* 10: 26-29.
- Spradbery J.P. 1971. Seasonal changes in the population structure of wasp colonies (Hymenoptera: Vespidae). *J. Anim. Ecol.* 40: 501-523.
- Spradbery J.P. 1973. An account of the biology and natural history of social and solitary wasps. University of Washington Press, Seattle.
- STARO Natuur en buitengebied. 2014. Bosstructuurkartering 2014, Wijffelterbroek. Rapport P14-0183. Gemert.
- Steiner H. 2000. Waldfragmentierung, Konkurrenz und klimatische Abhängigkeit beim Wespenbussard (*Pernis apivorus*). *J. Ornithol.* 141: 68-76.
- Voskamp P. 2000. Populatiebiologie en landschapsgebruik van de Wespendief *Pernis apivorus* in Salland. *Limosa* 73: 67-76.
- Voskamp P. & Smets G. 2006. Habitatkeuze van broedende Wespendieven in Noord- en Midden-Limburg. *Limburgse Vogels* 16: 14-18.
- Wetterer K. 1989. Central place foraging theory: when load size affects travel time. *Theoretical Population Biology* 36: 267-280
- Ziesemer F. 2019. Wespenbussarde *Pernis apivorus* im Dänischer Wohld – Der Bestand 2016/17 im Vergleich zu 1985–1995. *Corax* 23: 489–499.
- Ziesemer F. 2024. Bestandsentwicklung des Wespenbussards *Pernis apivorus* in der Region Selenter See, Schleswig-Holstein, 2006 bis 2021. *Corax* 25: 505-516.
- Ziesemer F., Schlüter M. & Grünkorn T. 2021. Video-Beobachtungen an Horsten des Wespenbussards *Pernis apivorus* in Schleswig-Holstein. *Corax* 24: 369–380.

Adressen:

JvD: van 't Hoffstraat 55, 6706 KH Wageningen; diermenjan@gmail.com

WvM: willemanmanen@hotmail.com

SvR: stef@deltamileu.nl