

Wat is het predatierisico voor Wespendienven *Pernis apivorus* in de Nederlandse bossen bij een afnemend voedselaanbod voor Haviken *Accipiter gentilis*

Rob G. Bijlsma

De Wespendif is in velerlei opzichten een aparte roofvogel. Uiterlijk en gedrag wijken sterk af van wat we als een echte roofvogel zien. Een opmerkelijk fenomeen is ook de gelijke taakverdeling tussen man en vrouw: beide bebroeden de eieren, beide verzorgen de jongen, beide slepen prooi aan. Dit kan ertoe leiden dat beide afwezig zijn bij het nest, vooral vanaf halverwege de jongenfase in jaren met een gering wespenaanbod. Wespendienven, en dat geldt zeker voor de nestjongen, zijn niet bijster goed uitgerust om het hoofd te bieden aan roofvijanden. De klauwen hebben een geringe grijpkracht en worden niet gebruikt ter verdediging. Iedere nestcontroleur van Wespendienven weet dat hij niets te duchten heeft van de klauwen (dat is bij andere roofvogelsoorten andere koek); op zijn ergst kan hij - te ver voorover leunend richting jong - in zijn neus worden gebeten, wat overigens pijnlijk genoeg is (een ervaring van Willem van Manen). Nee, jonge Wespendienven zijn betrekkelijk eenvoudige prooien bij afwezigheid van de ouders. (Wat niet wil zeggen dat de aanwezigheid van ouders nestjongen vrijwaart van predatie.)

Hoe dichter je op de huid van een vogel kruipt, hoe meer je wordt geconfronteerd met de dagelijkse gang van zaken. En hoe meer je je realiseert hoe dun het draadje is waaraan het leven hangt. Voor nestjongen geldt dat in het bijzonder: ze kunnen immers geen kant op als er zich gevaar voordoet. Wanneer je ouders op stap zijn om voedsel te vinden, is wachten het devies. Wat er dan allemaal kan gebeuren, maakte ik vorig broedseizoen van nabij mee met een nest pal achter mijn huis in de bossen van Berkenheuvel. Deze anekdotische waarneming dient als illustratie voor een patroon dat ik de afgelopen 35 jaar meende te zien, namelijk een toenemend predatierisico voor een brede groep van prooi-soorten bij een structureel en substantieel afnemend voedselaanbod voor Haviken *Accipiter gentilis* broedend op zandgrond. Maar klopt dat beeld wel, en bestaat er daadwerkelijk een verband tussen voedselstress bij Haviken en predatierisico voor Wespendienven?

Het nest op Berkenheuvel

Op 8 juli 2003 zag ik om 8.55 u zomertijd tijdens het observeren van grauwe klauwieren pal achter mijn huis een mannetje Wespendif met prooi het bos induiken. Het zal toch niet waar zijn... Snel de klimijzers gepakt en naar de betreffende plek. Datzelfde voorjaar had een Buizerd *Buteo buteo* op die locatie een nest in de kruin van een grove den gebouwd in een dicht gemengd bos van grove den, zomereik, vuilboom en berk. De twee eieren waren op 8 en 9 mei uitgekomen. Het vrouwtje van dit nest werd vermoedelijk op 13 mei 's avonds laat van het nest gejaagd, want de vol-

gende dag vond ik de beide buizerdjongen dood, steenkoud en intact op het nest. Deze jongen heb ik verwijderd, en het nest bleef verlaten achter.

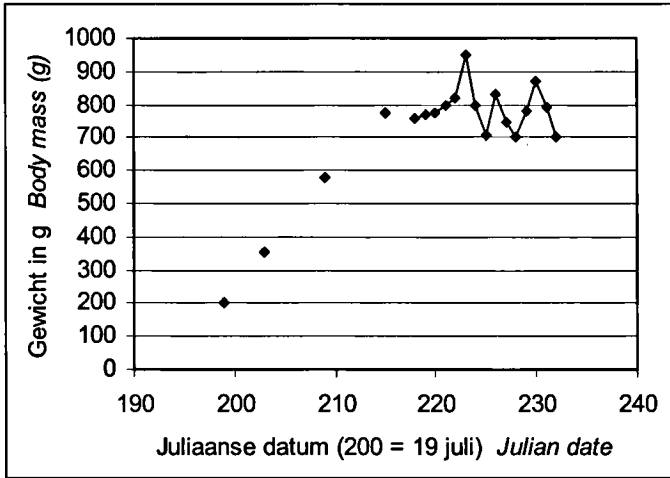
Al leek het me niet aannemelijk, toch eerst maar eens kijken bij dat buizerdnest (het enige mij bekende nest op de plek waar de Wesp dief in het bos verdween). En jawel: vers blad op de rand, en een stevige staart met afgeronde staarthoeken zichtbaar. Als ik niet had geweten dat dit nest door een Buizerd was gebouwd, had ik het een klassiek wespdiëvennest genoemd! Het omringende bos was zo dicht dat er gezeten bij het nest - maximaal slechts 30 m zicht was, in sommige richtingen zelfs minder. Een "veilig" nest, meende ik te kunnen concluderen...

Broedcyclus

Het vrouwtje verliet het nest al voordat ik aan de klim begon en bleef stil in de nabijheid rondhangen. Er lag één ei in het nest, zwaar gepigmenteerd, 46.6 x 38.1 mm groot en, hoewel nog niet aangepikt, met een piepend jong erin. Dat laatste was vermoedelijk ook de reden dat het mannetje al een prooi naar het nest bracht. Normaliter zie je bij Wespdiëven in de eifase geen prooivluchten naar het nest.

Na het uitkomen van het ei ben ik het jong regelmatig gaan controleren om zijn ontwikkeling te volgen (Figuur 1), een indruk van de prooikeus te krijgen en informatie in te winnen over oudergedrag en nestonderhoud. Bij dit paar was dat mogelijk omdat het vrouwtje een zwijgzame dame was; luidruchtig alarmerende vogels laat ik altijd, afgezien van noodzakelijke controles in verband met ringen en meten, met rust vanwege het gevaar dat roofvijanden door het alarm worden geattendeerd op de aanwezigheid van het nest.

Het jong bereikte zijn maximale gewicht op levensdag 32, namelijk 950 gram (met een uitpuilende krop). In de twee daaropvolgende dagen kreeg het jong echter niets te eten (althans: prooiersten noch krop tijdens de controles, geen prooiaanvoer gezien vanuit boomtoppen in de omgeving, geen ouder bij nest), en zakte het gewicht naar 710 gram op dag 34. In deze periode verdween ook het vrouwtje. Op dag 35 schoot het gewicht weer omhoog (5 raten aangebracht door het mannetje) naar 830 gram, om vervolgens tijdens de twee daaropvolgende dagen opnieuw te kelderen naar 705 gram bij een leeftijd van 37 dagen. Ook deze hongerfase werd onderbroken door de aanvoer van twee forse raten van Duitse wesp op 18 augustus, zodat het jong in gewicht toenam naar 870 gram. Echter, ook nu weer volgden enkele dagen met weinig of geen voedsel en een daling in lichaamsgewicht naar 705 gram op 20 augustus, de sterfdag (Figuur 1). De dood van het jong had overigens niets te maken met verhongering (zoals we dat in 1997 wél meemaakten; Bijlsma *et al.* 1997, Bijlsma 1998). Om te sterven door verhongering moet een Wesp dief bij een leeftijd van 4-6 weken naar een gewicht van 400 gram of minder zijn gezakt; alleen een hongerkunstenaar als Warp leeft dan nog (395 gram op levensdag 50), zij het met grote gevolgen voor de veerontwikkeling en structurele groei (Bijlsma *et al.* 1997, Schew & Ricklefs 1998).



Figuur 1. Gewichtsontwikkeling (in grammen) van jonge Wespendif op Berkenheuvel in zomer 2003. De vogel was bij de eerste weging op 18 juli 8 dagen oud, bij de laatste weging op 20 augustus 41 dagen. Let op het zigzagpatroon aan het eind, waarbij de vogel drie maal in 2 dagen tijd naar gewichten net boven de 700 gram zakte, telkens een gevolg van twee opeenvolgende dagen zonder eten. *Body mass (g) of the single European Honey-buzzard nestling at Berkenheuvel in 2003: weighing started at an age of 8 days old (18 July, Julian date 199), and ended when 41 days old. Notice saw-toothed curve at the end of the nestling stage; each drop in body mass was the outcome of starving for two days in a row.*

Op levensdag 41 (vleugellengte 330 mm) telde de jonge Wespendif 3 hongermaliën in de handpennen, 21 in de armpennen en 4 in de staartpennen (totaal 28). De dekveren waren slechts spaarzaam bezet door hongermaliën. Dit ligt dicht in de buurt van het langjarige gemiddelde van 27 hongermaliën, gebaseerd op 49 jongen ouder dan dertig dagen (eigen waarnemingen op de Veluwe en in Drenthe, 1983-2004; zie ook Bijlsma *et al.* 1997).

Voedselaanvoer

Het jong werd karig van voedsel voorzien. Helaas werden niet alle aangevoerde prooien bij de nestbezoeken teruggevonden, vooral kikkers niet. Zo heb ik vanuit de fijnspaar naast mijn huis tweemaal een kikker aangevoerd zien worden (op 20 uur observatie), zonder dat ik daarvan resten terugvond bij mijn vaste avondbezoek aan het nest. Dat is conform de bevindingen van Roberts & Williams (2001) in Wales, die ook vaker kikkeraanvoer zagen dan ze konden vaststellen aan de hand van resten op het nest. Bij 20 nestbezoeken vond ik 55 wespennraten (40x *Vespula germanica*, 11x *V. vulgaris*, 2x *V. rufa* en 2x *Dolichovespula saxonica*) en 1 groene kikker *Rana esculenta*. De raten vormden waarschijnlijk een correcte afspiegeling van het aangevoerde; ik heb althans geen aanwijzingen dat er lege raten van het nest werden verwijderd, noch dat ze kapot werden gekrabd en als débris in de nestkom verdwenen.

Gemiddeld werden 1-2 raten per dag aangevoerd (Tabel 1). De aanvoer was vermoedelijk nagenoeg volledig het werk van het mannetje; de vrouw zat tot en met 11 augustus tijdens 9 van de 10 nestcontroles bij het jong op het nest (één keer was ze niet aanwezig, namelijk op 9 augustus). Na de 11^{de} augustus heb ik haar niet meer gezien, ondanks dagelijkse nestcontroles en elf uur observatie vanuit een hoge boom in de nestomgeving.

De aangebrachte wespenraten varieerden in doorsnee van 43-144 mm (55 raten, gemiddeld 76.1 mm, standaardafwijking = 22.1), waarvan de raat van 43 mm op 8 juli werd gevonden (piepend jong in ei). De doorsnee van de raten nam toe met vorderend seizoen, maar bleef gemiddeld aan de kleine kant in vergelijking met het langjarige gemiddelde (conform de landelijke bevindingen: Bijlsma 2004: 12).

Tabel 1. Wespenraten gevonden op een wespdiëvennest op Landgoed Berkenheuvel in 2003; leeftijd jong in dagen (uitgekomen op 10 juli), doorsnee van wespenraten betreft gemiddelde. *Wasp combs recorded on the nest of a European Honey-buzzard at Berkenheuvel in 2003; chick age in days (hatched on 10 July), average diameter of combs is based on intact wasp combs found on the nest.*

Periode <i>Period</i>	Leeftijd <i>Age</i>	Controles (N) <i>Nest visits (N)</i>	Raten (N) <i>No. combs</i>	Raten/dag (x) <i>Combs/day (x)</i>	Doorsnee (mm) <i>Diameter (mm)</i>
9-18 juli	0-8	1	8	0.8	69
19-28 juli	9-18	2	19	1.9	75
29 juli-7 augustus	19-28	3	10	1.0	79
8-17 augustus	29-38	10	13	1.3	84
18-20 augustus	39-41	3	4	1.3	86

Quando corpus morietur

Op 20 augustus liep ik om 17.00 u van mijn huis naar het wespdiëvennest, een afstand van 400 m. Gezien de ontwikkeling in de voorafgaande dagen leek het me aanmerkelijk dat het jong zich op de takken rond het nest zou ophouden dan wel net was uitgevlogen. Misschien was nog één fysieke controle mogelijk. Op tientallen meters van het nest hoorde ik echter opeens luid geschreeuw van de grond komen. Snel toelopend zag ik een - naar later bleek juveniele vrouw Havik - grote roofvogel doende een ander groot beest over de grond te sleuren in zijn haast om bij mijn nadering weg te komen met prooi. Dat lukte niet, en de Havik vloog laag tussen de bomen weg met achterlating van zijn vangst. Op de grond lag de jonge Wespdiëf na te hijgen, ogenschijnlijk ongedeerd (Foto 1). Niets was echter minder waar. Ondanks het feit dat er niet aan was geplukt, bleken borst en buik te zijn geopend. Een sliert darmen hing naar buiten, evenzo was een deel van de spieren van het linker dijbeen opgevreten en een deel van de linker borstspier (Foto 2).

Het jong stierf binnen vijf minuten. Eerst probeerde het jong nog overeind te komen, maar dat lukte niet. Het zette de kopveren uit en ging liggen, begon vervolgens wild en herhaald te sperren en liet steeds vaker de kop hangen. Uiteindelijk rustte ook de kop op de grond, waarbij de snavel trage hapbewegingen maakte. Vlak voor het sterven

schoof het knipvlies traag over het oog en trok het onderste ooglid tot halverwege het oog naar boven. Tijdens deze vijf minuten werd de vogel al door goudgele vliegen bezocht (lichaam, ogen), iets wat ik bij de gezonde vogel nooit zag.



Foto 1. De 41 dagen oude Wespindief op de grond onder het nest, ogenschijnlijk onbeschadigd maar in werkelijkheid fors toegetakeld door een juveniel vrouwtje Havik, Berkenheugel, 17.14 uur, 20 augustus 2003. *A 41 days old European Honey-buzzard nestling on the ground, after being attacked by a juvenile female Northern Goshawk; Berkenheugel, 17.14 hr on 20 August 2003.*

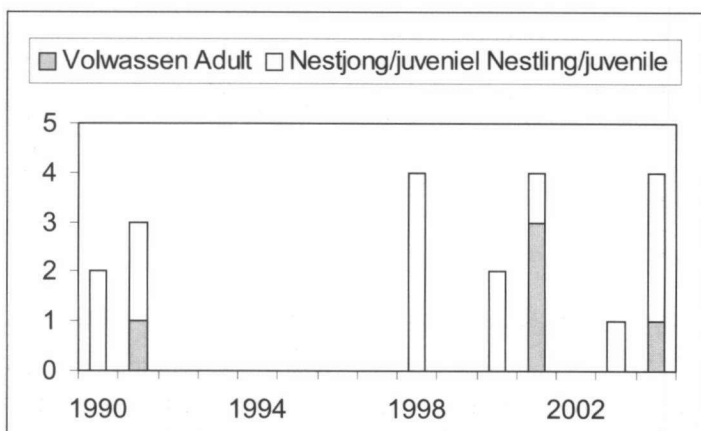


Foto 2. Dezelfde Wespindief onmiddellijk na zijn dood, met zicht op de wond aan borst- en buikzijde, Berkenheugel, 17.18 uur, 20 augustus 2003. *The same Honey-buzzard nestling immediately after dying, showing the ventral damage inflicted by a Goshawk, Berkenheugel, 17.18 hr, 20 August 2003.*

Sterfte onder Wespendienven in een breder verband

Een sterfgeval als hierboven beschreven is niet uniek. Opmerkelijk aan deze gebeurtenis was dat het in een reeks van predatiegevallen leek te passen die tezamen de indruk wekten dat sterfte van Wespendienven door predatie steeds vaker voorkwam in de afgelopen decennia. Maar is dat ook zo?

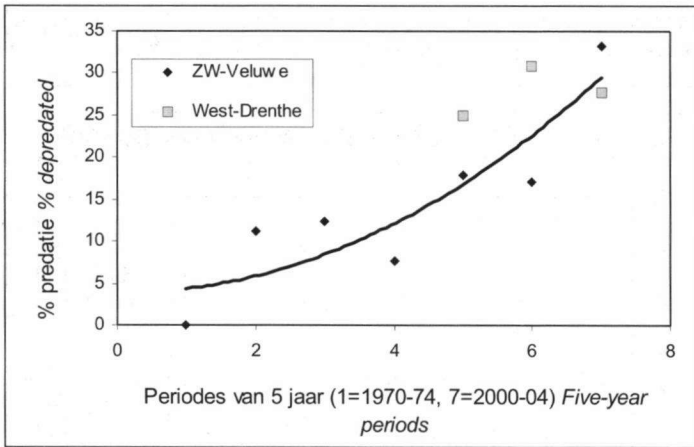
Voor mijn eigen studiegebied in Drenthe zou je geneigd zijn te denken van wel (Figuur 2). Vanaf 1998 vond ik in 5 van de 7 jaren 1-4 gedode Wespendienven, meestal nestjongen en pas uitgevlogen jongen maar ook vier adulte vogels (2 mannen, 2 vrouwen). In hoeverre dit een reëel beeld is, valt moeilijk te zeggen. In 1993-97 vond ik bij 11 nesten geen enkel geval van predatie, maar ik kan toen nesten over het hoofd hebben gezien die vroegtijdig waren mislukt (al dan niet door predatie). Dat argument geldt echter ook voor de latere jaren; als nesten in de eifase of vroege jongenfase mislukken voordat ze door mij zijn gevonden, is de kans op ontdekking ervan minimaal.



Figuur 2. Predatie door Havik van adulte en nestjonge/juveniele Wespendienven in West-Drenthe (45 km², 64% bebost) in 1990-2004; op de verticale as het aantal gedode Wespendienven (2 jongen uit 1 nest zijn als twee individuen geteld) *Number of adult and nestling/juvenile European Honey-buzzards killed by Northern Goshawks in West-Drenthe (45 km², 64% forested) in 1990-2004.*

Om de relatieve maat van predatie te berekenen, heb ik gekeken naar het aandeel nesten dat met predatie te maken kreeg (predatie van ouder, ouders, jong of jongen). Dit stelde ik vast tijdens geregelde nestcontroles tot en met enkele weken na het uitvliegen, eerst door de nestboom te beklimmen, later door de nestomgeving goed in de gaten te houden. Omdat ik in West-Drenthe slechts weinig nesten per jaar vindt, heb ik een iets ruimer werkgebied aangehouden (inclusief Boschoord, Boswachterij Appelscha en Wittelerveld) en de nesten per 5-jaarsperiode gesommeerd. Zo bekeken is de predatiedruk min of meer gelijk gebleven, namelijk 25.0% (op 16 nesten) in 1990-94, 30.8% (13 nesten) in 1995-99 en 27.8% (18 nesten) in 2000-04 (Figuur 3).

Voor de ZW-Veluwe (110 km², 63% bos) heb ik een veel langere tijdreeks tot mijn beschikking (voor de jaren negentig aangevuld met materiaal van Willem van Manen van de Noord-Veluwe). Hier waren Haviken in de vroege jaren zeventig nog schaars (8 paren in 1973, om snel toe te nemen en uiteindelijk te stabiliseren op 30-36 paren in 1981-1990, waarna een daling inzette; Rutz *et al.* in prep.). In de eerste jaren van mijn onderzoek op de ZW-Veluwe vond ik bij 20 nesten van Wespendifieven geen enkel geval van predatie door Haviken. In 1975-89 kwam predatie geregeld voor, maar het betrof slechts 7.7-12.3% van de wespendifiefnesten in de drie 5-jaarsperiodes. Vanaf 1990 begon predatie echter grotere vormen aan te nemen; in 2000-04 had al 33.3% van de wespendifiefnesten te maken met (soms partiële) predatie door Haviken (Figuur 3).



Figuur 3. Aandeel wespendifiefnesten dat op de ZW-Veluwe (1970-2004, resp. 20, 62, 57, 65, 28, 29 en 9 nesten met eileg per 5-jaarsperiode; regressie $y = 0,5369x^2 - 0,106x + 3,9280$, $R^2 = 0,8014$) en in West-Drenthe (1990-2004, resp. 16, 13 en 18 nesten met eileg per 5-jaarsperiode) te maken kreeg met (al dan niet partiële) predatie door Haviken. *Proportion of European Honey-buzzard nests that was (partially) depredated by Northern Goshawks on the SW-Veluwe (1970-2004, resp. 20, 62, 57, 65, 28, 29 and 9 active nests/5-year period; regression $y = 0,5369x^2 - 0,106x + 3,9280$, $R^2 = 0,8014$) and in western Drenthe (1990-2004, resp. 16, 13 and 18 active nests/5-year period).*

Effect op (lokaal) populatieniveau

Vooralsnog hebben we geen duidelijke - wel vage - aanwijzingen dat de gemeten predatiedruk zich vertaalt in een dalend aantal territoria van Wespendifieven. Aantalsregulatie door predatie treedt pas op wanneer die vorm van sterfte bovenop de al bestaande sterfte komt (Newton 1993). Hoe gek het ook klinkt: dat is niet altijd het geval. Soms wordt een toenemende invloed van sterftfactor x gecompenseerd door een afnemende invloed van sterftfactor y. Per saldo wordt er dan even veel gestorven, alleen zijn de oorzaken verschillend. Of predatie door Haviken (en ook Buizerds, die soms nestjonge of pas uitgevlogen Wespendifieven pakken) een toegevoegde sterftefac-

tor is, weten we niet zeker. Gezien echter de regelmaat waarmee tegenwoordig ook adulte Wespendienven worden gepredeerd - iets wat 20-30 jaar geleden hoogst ongebruikelijk was - zou je haast denken van wel. Hun bijdrage aan de populatie is van groot belang; zij zorgen immers voor nageslacht, wat al moeilijk genoeg is (Tabel 2). Onbekend is in dit verband in hoeverre de lokale jongenaanwas verantwoordelijk is voor vervanging van lokale broedvogels na sterfte.

De flauwe daling in aantal wespendienparen in de tweede helft van de jaren negentig (Tabel 2, zie ook Bijlsma *et al.* 2001, van Manen 2002) heeft zich de laatste jaren licht hersteld; over de periode 1990-2004 is de trend daarmee in mijn Drentse studiegebied nagenoeg stabiel. Voor de ZW-Veluwe heb ik de indruk dat ook daar nog veel paren rondvliegen, maar dat het aandeel niet-broeders fors is toegenomen ten opzichte van de jaren zeventig en tachtig. Het kost me tegenwoordig in ieder geval veel meer moeite om actieve nesten te vinden dan toentertijd. Dat druist in tegen wat je verwacht. Immers, gezien mijn toenemende kennis van deze soort met vorderende tijd zou het juist eenvoudiger moeten zijn om nesten te vinden. Ik vraag me af of deze discrepantie te maken kan hebben met een verhoogde frequentie waarmee paren niet tot broeden overgaan en/of vaker vroeg in de broedfase mislukken.

Tabel 2. Aantal bezette en actieve territoria en reproductie van Wespendienven in West-Drenthe (4466 ha, 64% bos) in 1990-2004. Nesten = aantal paren met opgebouwd nest, P I = paren met eileg, P II = paren met uitgekomen ei(eren), P III = paren met uitgevlogen jong(en), Jongen = aantal uitgevlogen jongen, Jongen/paar = gemiddelde aantal uitgevlogen jongen berekend over alle paren, T+ = percentage territoria waarin succesvol jongen uitvlogen. *Number of territories and reproduction of European Honey-buzzards in western Drenthe (4466 ha, 64% woodland) in 1990- 2004. The number of pairs with nests, as well as the number of egg-laying pairs based upon systematic surveys (but not necessarily correct). P I = no. of pairs laying eggs, P II = no. of pairs hatching eggs, P III = no. of pairs fledging young, T+ = proportion of territories successfully fledging chick(s).*

Jaar	Territoria	Nesten	P I	P II	P III	Jongen	Jongen/paar	T+ (%)
Year	Territories	Nests	P I	P II	P III	Young	Young/pair	T+ (%)
1990	6	4	3	2	1	2	0.33	17
1991	8	4	4	2	2	4	0.50	25
1992	8	3	3	2	2	3	0.38	25
1993	7	4	4	4	4	7	1.00	57
1994	7	3	2	1	1	2	0.28	14
1995	6	3	2	2	2	4	0.67	33
1996	7	2	2	1	1	2	0.28	14
1997	5	1	1	1	1	1	0.20	20
1998	6	3	2	1	1	2	0.33	17
1999	6	4	3	2	2	4	0.67	33
2000	6	5	5	4	4	7	1.17	67
2001	6	3	2	1	1	2	0.33	17
2002	7	4	2	1	1	2	0.29	14
2003	7	1	1	1	0	0	0.00	0
2004	7	2	2	2	2	3	0.43	29

Een ander aspect van predatie betreft de invloed die het heeft op het gedrag van prooidieren, bijvoorbeeld op hun ruimtegebruik en dagritme. Een eerste analyse van nestplaats- en habitatkeuze van West-Drentse Wespendienen laat geen specifieke voorkeuren zien ten opzichte van willekeurig gekozen punten in hetzelfde gebied (Rob Bijlsma & Janne Ouweland in voorbereiding). Het lijkt welhaast alsof het Wespendienen niet uitmaakt waar ze nestelen. In het licht van de toenemende predatiedruk, en uitgaande van een lange levensduur (en dus grotere kans iets te leren) van volwassen Wespendienen, is dat moeilijk te geloven. Misschien zien we iets belangrijks over het hoofd?

Discussie

In de jaren zeventig en tachtig kwamen meerdere roofvogelsoorten in een hoge dichtheid in hetzelfde gebied voor (zie hierboven) en brachten ze succesvol jongen groot zonder noemenswaardige predatieverliezen. Dat was op de Veluwe zo (eigen waarnemingen), en was in Drenthe niet anders (Willem van Manen). Ook in Finland bewonen Havik en Wespendif dezelfde habitats, waarbij de jongenaanwas van de laatste niet nadelig door de eerste wordt beïnvloed (Hakkarainen *et al.* 2004). Predatie door Haviken op andere roofvogels en uilen begon in Nederland pas in de loop van de jaren tachtig, soms pas in de jaren negentig, grootschaliger te worden. Deze toename viel samen met een substantiële reductie in biomassa en aantallen van de hoofdprooi-soorten van Haviken (zowel 's zomers als 's winters), in het bijzonder van postduif (numerieke afname van minimaal 30% sinds de jaren zeventig; eigen metingen aan passage van wedvluchten op zaterdag en zondag), houtduif (>90% afgenomen in bossen op zandgrond; Bijlsma *et al.* 2001), lijsters (sterk afgenomen in naaldbossen sinds midden jaren zeventig; eigen metingen op de Veluwe), kraaiachtigen (ekster uit bossen verdwenen, zwarte kraai meer dan gehalveerd in bossen; idem), spreeuw (op veel plaatsen uit het bos verdwenen, idem) en konijn (minder dan 5% aanwezig in late jaren negentig, vergeleken met late jaren zeventig; Bijlsma in druk). De facto betekenen deze, en tal van andere, verschuivingen dat Haviken in de loop van de jaren tachtig en negentig uiteindelijk 's zomers een daling in prooiaanbod van >75% voor hun kiezen kregen (voor de winters is het verhaal nóg somberder). Niet voor niets is de stand van de Havik al meer dan tien jaar dalende in bossen op de zandgronden van Oost-Nederland. De resterende paren hebben hun menu gediversifieerd, waarbij ze tegenwoordig naast kleine zangvogels (als prooi niet-profijselijk) en schaarse soorten (idem) ook nestjonge, pas uitgevlogen en adulte roofvogels pakken (gevaarlijk). Verbreding van het menu is een bekend verschijnsel onder toppredatoren waarvan de hoofdprooi wegvallen. Het vertaalt zich in een kleiner aantal paren dat tot eileg overgaat, een vermindering van de jongenproductie, een afnemende stand en/of toenemende predatie op andere prooi-soorten.

Een frappant voorbeeld is ons recentelijk in de schoot geworpen met de bijna- wegvaging van het konijn door de virulente uitbraak van het viraal hemorrhagisch syndroom (VHS). Dit is vooral in Spanje en Italië uitgebreid onderzocht. Het konijn was in Zuid-Europa een sleutelprooi in het menu van soorten als Vos, Oehoe, Steenarend, Spaanse

Keizerarend, Havik en Zwarte Wouw. Al deze soorten lieten in meer of mindere mate bovenstaande numerieke en functionele effecten zien (Fernández 1993, Mañosa 1994, Villafuerte *et al.* 1996, Serrano 2000, Martínez & Zuberogoitia 2001, Martínez & Calvo 2001, Sergio *et al.* 2003), met als neveneffect een toenemende predatiedruk op soorten die anders zelden of nooit werden gepakt (Havikarend, Aasgier, Zwarte Wouw, Havik, Buizerd, Rode Patrijs).

Hetzelfde mechanisme zien we in de naaldbossen op zandgrond in Nederland, waar de Havik de getalsmatige ineenstorting van zijn hoofdprooien tracht te compenseren met jacht op prooisorten die anders (grotendeels) buiten schot bleven, waaronder andere roofvogelsoorten en uilen. Dit kan ertoe leiden dat veel van die soorten in aantal afnemen. Dat is het geval met Toren- en Boomvalk, Sperwer en Ransuil, al spelen bij deze soorten ook andere factoren een rol (afnemend voedselaanbod, voedselkwaliteit, habitaveranderingen). Tegelijkertijd vindt er terugkoppeling plaats tussen Havik en leefomgeving, waarbij de aantallen Haviken zakken tot een niveau dat met het voedselaanbod in de regio overeenstemt. Dat verschijnsel is in volle gang, mede door afnemende reproductiecijfers (grotendeels veroorzaakt door een toename van het aantal niet-broeders binnen de populatie; paren die wél broeden brengen ongeveer evenveel jongen per paar groot als 20-30 jaar geleden; Rutz *et al.* in prep.). Overigens wil een lagere dichtheid van de Havik niet zeggen dat daarmee de predatiedruk op andere roofvogelsoorten navenant afneemt. Sterker nog, de predatiedruk kan zelfs toenemen bij een lagere havikdichtheid, namelijk wanneer geen van de hoofdprooien voldoende talrijk is om als bulkprooi te dienen (Tabel 3).

Tabel 3. Gemiddelde broeddichtheid per vijftiaarsperiode van Haviken op de ZW-Veluwe (^a 1970-89, 110 km²) en op PlankenWambuis (^b 1990-2004, 20 km², het zuidoostelijke segment van de ZW- Veluwe), en percentage nesten van Wespandieven dat in dezelfde tijdvakken met havikpredatie van doen kreeg (aantal nesten tussen haakjes). Merk op dat - afgezien van de beginfase - de minste predatie optrad bij de hoogste havikdichtheid, en dat predatie toenam met afnemende havikdichtheid. *Mean breeding density of Northern Goshawks per 5-year period on the SW-Veluwe (^a 1970-89, 110 km²) and on Planken Wambuis (^b 1990-2004, 20 km², the southeastern section of the SW-Veluwe), and the percentage of Honey-buzzard nests facing Goshawk predation in the same periods (no. of nests in brackets). Notice that - apart from the early stage - highest Goshawk densities coincided with lowest predation rates, whereas predation increased with declining Goshawk densities.*

Periode <i>Period</i>	Havikdichtheid (paren/100 km ²) <i>Goshawk density (pairs/100 km²)</i>	% nesten Wespandief gepredeerd (N) <i>% nests of Honey-buzzard depredated (N)</i>
1970-74 ^a	9.1	0.0 (20)
1975-79 ^a	21.8	11.3 (62)
1980-84 ^a	29.1	12.3 (57)
1985-89 ^a	30.0	7.7 (65)
1990-94 ^b	22.0	17.9 (28)
1995-99 ^b	18.0	17.2 (29)
2000-04 ^b	20.0	33.3 (9)

Haviken bejagen onder die omstandigheden een divers prooispectrum, waaronder verhoudingsgewijs veel roofvogels en uilen (zie ook Rohner & Doyle 1992). Niets om je zorgen over te maken, want het resulteert hooguit in een lager populatieniveau of ander verspreidingspatroon van roofvogels en uilen die een trede lager in de voedselketen staan. Zoals dat ook is vastgesteld in Northumberland (afname Torenvalk gecorreleerd met toename Havik; Petty *et al.* 2003), in het merengebied van de Italiaanse Vooralpen (reproductie van Zwarte Wouwen lager in de buurt van Oehoes en meer territoria verlaten indien er een Oehoe in de buurt nestelde; Sergio *et al.* 2003) en in Nederland (Boomvalken verdwijnen uit de bossen en verschijnen in het open cultuurland; Bijlsma *et al.* 2001, Goutbeek & Izaaks 2001, de Boer 2002).

Predatie kan dus op vele manieren zijn uitwerking hebben, maar leidt zelden of nooit tot verdwijning van prooisorten (Newton 1993, 1998). In het geval van de Wespensdief, een soort met een zeer geringe jongenaanwas (Tabel 2) maar een lange levensduur mits het eerste levensjaar ongeschonden is doorgekomen (Bijlsma 1993), komt predatie van jonge en - vooral volwassen - vogels echter hard aan. Ik ben daarom benieuwd wat de komende jaren gaan brengen.

Summary

Bijlsma R.G. 2004. What is the predation risk for European Honey-buzzards *Pernis apivorus* in Dutch forests inhabited by food-stressed Northern Goshawks *Accipiter gentilis*? De Takkeling 12: 185-197.

From the 1980s onwards, and especially since the 1990s, Northern Goshawks breeding in Dutch forests planted on sandy soils in the northern and central Netherlands face serious food-stress, caused by precipitous declines of their main prey species, such as pigeons (including racing pigeons), thrushes, corvids, starlings and rabbits. In a study plot on the Veluwe (110 km², 63% forested), this decline amounted to >75% in biomass (spring census) between the mid-1970s and 2000. In 1970-74, when Goshawk numbers were still small (but increasing), none of 20 Honey-buzzard nests was affected by predation. During 1975-89, when the increasing population of Goshawks levelled off at 30-36 pairs in 1981-90, predation on Honey-buzzards affected between 7.7 and 12.3% of Honey-buzzard nests (summed in 5-year periods). This proportion steeply increased to 17% in 1990-99 and 33% in 2000-04 (Fig. 3), i.e. while the Goshawk population was declining (Table 3). In a study plot in western Drenthe (45 km², 64% forested), a similarly food-stressed and declining population of Goshawks depredated between 25.0 and 30.8% of all Honey-buzzard nests in the three five-year periods between 1990 and 2004 (Fig. 3). Predation involved nestlings, fledglings and/or adults (Fig. 2). Although reproduction of Dutch Honey-buzzards has been consistently poor over the last 15 years (on average 0.45 young/pair, range 0.00-1.17/year; Table 2), and depredations on adult Honey-buzzards have increased, the Honey-buzzard population is not (yet) in serious decline.

A typical example of predation is described for western Drenthe (in 2003). A pair of Honey-buzzards took over a Common Buzzard *Buteo buteo* nest that had failed in the early chick stage on 13 May 2003. The nest was built in the canopy of a Scots pine

Pinus sylvestris, well hidden in dense mixed deciduous-coniferous forest with a visibility at nest level of 30 m at most. The single egg hatched on 10 July, and the fledgling followed the normal growth program until day 32 (for body mass, cf. Fig. 1), with a provisioning rate of 1-2 wasp combs per day (Table 1) and an unknown - but presumably small - number of frogs. From then on, several two-day periods of undernourishment (each time resulting in temporary drops in body mass of 125-240 g) were followed by recovery after realimentation. The female had attended the nestling till day 31, but was not seen at a later date (presumed to have left the breeding area). Hence, the chick was fed by the male only, and was left unattended on the nest until day 41, when it was grabbed by a juvenile female Goshawk (Photos 1 and 2). The Goshawk did not start plucking, but ripped open the ventral side (entrails partly taken out) and commenced eating the muscles from pelvic limb and sternum without killing the Honey-buzzard. Upon disturbance, it tried but failed to lift the Honey-buzzard from the ground, and was forced to leave its prey behind. The Honey-buzzard then died within 5 minutes.



Vliegvlugge juveniele Wespendif van 48 dagen oud, op 30 m afstand van het nest, Boswachterij Appelscha, 16 augustus 1999 (Rob Bijlsma). In dit stadium zijn ze nog zeer kwetsbaar voor predatie *A fledgling European Honey-buzzard of 48 days old within 30 m of the nest, capable of flight but still highly vulnerable to predation, Forestry of Appelscha, 16 August 1999.*

Literatuur

- Bijlsma R.G. 1993. Ecologische atlas van de Nederlandse roofvogels. Schuyt & Co., Haarlem.
- Bijlsma R.G. 1998. Invloed van extreme voedselschaarste op broedstrategie en broedsucces van Wespendifven *Pernis apivorus*. De Takkeling 6: 107-118.
- Bijlsma R.G. 2004. Trends en broedresultaten van roofvogels in Nederland in 2003. De Takkeling 12: 7-55.
- Bijlsma R.G. in druk. Long-term trends of Rabbits *Oryctolagus cuniculus* on pleistocene sands in the central and northern Netherlands. Lutra.

- Bijlsma R.G., Hustings F. & Camphuysen C.J. 2001. Algemene en schaarse vogels van Nederland (Avifauna van Nederland 2). GMB Uitgeverij/KNNV Uitgeverij, Haarlem/Utrecht.
- Bijlsma R.G., van Manen W. & Ottens H.J. 1997. Groei van hongerende Wespendienven *Pernis apivorus*. De Takkeling 5(3): 20-30.
- de Boer P. 2002. Boomvalk *Falco subbuteo*. In: Hustings F. & Vergeer J.-W. (red.), Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000: 168-169. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Fernández C. 1993. Effect of the viral haemorrhagic pneumonia of the wild rabbit on the diet and breeding success of the golden eagle *Aquila chrysaetos* (L.). Rev. Ecol. Terre Vie 48: 323-329.
- Goutbeek K. & Izaaks A. 2001. Het voorkomen van de Boomvalk *Falco subbuteo* rond Nijmegen sinds 1970. De Takkeling 9: 209-222.
- Hakkarainen H., Mykrä S., Kurki S., Tornberg R. & Jungell S. 2004. Competitive interactions among raptors in boreal forests. Oecologia 141: 420-424.
- Mañosa S. 1994. Goshawk diet in a Mediterranean area of northeastern Spain. J. Raptor Res. 28: 84-92.
- Martínez J.A. & Zuberogoitia I. 2001. The response of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) to an outbreak of the rabbit haemorrhagic disease. J. Ornithol. 142: 204-211.
- Martínez J.A. & Calvo J.E. 2001. Diet and breeding success of Eagle Owl in southeastern Spain: effect of rabbit haemorrhagic disease. J. Raptor Res. 35: 259-262.
- Newton I. 1993. Predation and limitation of bird numbers. Current Ornithology 11: 143-198.
- Newton I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, San Diego.
- Petty S.J., Anderson D.I.K., Davison M., Little B., Sherratt T.N., Thomas C.J. & Lambin X. 2003. The decline of Common Kestrel *Falco tinnunculus* in a forested area in northern England: the role of predation by Northern Goshawks *Accipiter gentilis*. Ibis 145: 472-483.
- Real J. & Mañosa S. 1990. Eagle Owl (*Bubo bubo*) predation on juvenile Bonelli's Eagles (*Hieraaetus fasciatus*). J. Raptor Res. 24: 69-71.
- Roberts S.J. & Coleman M. 2001. Some observations on the diet of European Honey-buzzards in Britain. British Birds 94: 433-436.
- Rohner C. & Doyle F.I. 1992. Food-stressed Great Horned Owl kills adult Goshawk: exceptional observation or community process? J. Raptor Res. 26: 261-263.
- Rutz, C., Bijlsma R.G., Marquiss M. & Kenward R.E. in prep. Population limitation in the Northern Goshawk in Europe: a review with case studies. Studies in Avian Biology
- Schew W.A. & Ricklefs R.E. 1998. Developmental plasticity. In: Starck J.M. & Ricklefs R.E. (eds.), Avian growth and development: 288-304. Oxford University Press, Oxford.
- Sergio F., Marchesi L. & Pedrini P. 2003. Spatial refugia and the coexistence of a diurnal raptor with its intraguild owl predator. J. Anim. Ecol. 72: 232-245.
- Serrano D. 2000. Relationship between raptors and rabbits in the diet of eagle owls in southwestern Europe: competition removal or food stress? J. Raptor Res. 34: 305-310.
- Tella J.L. & Mañosa S. 1993. Eagle Owl predation on Egyptian Vulture and Northern Goshawk: possible effect of a decrease in European Rabbit availability. J. Raptor Res. 27: 111-112.
- van Manen W. 2002. Wespendienf *Pernis apivorus*. In: Hustings F. & Vergeer J.-W. (red.), Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000: 150-151. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Villafuerte J., Luco D.F., Gortázar C. & Blanco J.C. 1996. Effect on red fox litter size and diet after rabbit haemorrhagic disease in north-eastern Spain. J. Zool. (Lond.) 240: 764-767.

Adres: Doldersummerweg 1, 7983 LD Wapse (rob.bijlsma@planet.nl)