Gebruik en functie van de oogleden bij Wespendieven *Pernis apivorus*

Rob G. Bijlsma

Geïnspireerd door het artikel van Eberhard Curio (2001) over het gebruik van de oogleden door vogels nam ik mijn aantekeningen en dia's van Wespendieven door. In het dierenrijk bestaat een grote variatie in het al dan niet hebben van meerdere oogleden en het gebruik ervan. Al in de 19de eeuw gebruikte Darwin (1871: 23) de aanwezigheid van een derde ooglid in vogels, buidel- en vogelbekdieren, sommige reptielen, amfibieën en vissen (en zelfs in enkele zoogdieren, zoals de walrus) als één van de vele handvatten om onderlinge verwantschap en afstamming zichtbaar te maken. Voor de meeste soorten ontbreekt informatie over het oogledengebruik echter geheel. Zo ook van de Wespendief.
Binnen de orde van de Falconiformes zijn de wespendiefachtigen tot nu toe ondergebracht in een allegaartje van specialisten, zoals rupseneters (*Aviceda*), wespenbroedeters (*Pernis, Henicopernis, Leptodon*), eters van vliegende insecten (*Elanoides*), eters van boomslakken (*Chondrohierax*) en vleermuisvangers (*Macheiramphus*). De meestal insectivore leefwijze van deze soorten wordt als primitief (in termen van afstamming) beschouwd. Van hieruit zou de meer rovende en jagende manier van leven van de overige soortgroepen zich hebben ontwikkeld (Thiollay 1994). De recente ontwikkelingen in de systematiek, waarbij gebruik wordt gemaakt van DNA-technieken, laten zien dat de verwantschappen misschien anders liggen dan tot nu toe werd aangenomen. De Wespendieven zouden -uitgaande van deze nieuwe ontwikkelingen- fylogenetisch dicht bij de Palmgier, Aasgier en Lammergier staan (Wink 2000).

In dit artikel beschrijf ik het oogledengebruik door Wespendieven aan de hand van anekdotische waarnemingen van nestjongen en half-tamme vogels die ik langdurig van nabij kon observeren. Ik heb me toegespitst op het gebruik van bovenste en onderste ooglid (beide ondoorzichtig) en het knipvlies (doorzichtig) onder de volgende omstandigheden: normale omstandigheden overdag, tijdens poetsen, kopkrabben en snavelen, tijdens de slaap en tijdens het uitgraven van wespennesten. Sommige van deze activiteiten zijn triviaal en veel voorkomend onder vogels; naar verwachting zal het oogledengebruik dan niet afwijken van wat vogels als diergroep te zien geven. Maar hoe zit dat bij het uitgraven van wespennesten, een activiteit die specifiek des Wespendiefs is? Hebben Wespendieven daarvoor speciale aanpassingen in het oogledengebruik, naast de bekende adaptaties als korte stevige tarsus, korte tenen, weinig gekromde nagels, spleetvormig neusgat en stevige schubvormige veertjes rond de ogen?

Waarnemingen

Nesten

Tijdens het wegen en meten van nestjongen, en het verzamelen van prooiresten op het nest, had ik ruimschoots de gelegenheid te kijken hoe jonge Wespendieven met hun oogleden knipperen. In de periode 1971-2001 bezocht ik op de Veluwe en in Drenthe 269 wespendiefnesten 619 maal in de nestjongenfase. Pas in de late jaren negentig begon ik aantekeningen bij te houden van ooglidbewegingen en kon ik kleine experimenten uitvoeren om de jongen te dwingen hun oogleden te gebruiken (blazen, met de vinger vlakbij het oog komen).

Half-tamme Wespendieven

In 1997-2001 had ik jaarlijks één half-tamme vogel onder mijn hoede, namelijk Warp (1ste kalenderjaar = 1kj, vrouwtje, 3-26 september 1997), Burp (2kj, vrouwtje, 22 juli - 10 september 1998), Bras (2kj, vrouwtje, 20 juli - 3 augustus 1999, Chocopuur (3kj, vrouwtje, 1 juli - 23 augustus 2000) en Eenoog (1kj, geslacht nog onbekend, 27 september - 3 oktober 2001). De geslachten zijn vastgesteld door Cor Dijkstra (Universiteit van Groningen) aan de hand van DNA-technieken. Zodoende bleek Burp, door mij als mannetje betiteld (Bijlsma 1998), een vrouwtje te zijn. Deze vogels werden als nestjong door wandelaars in het bos gevonden, of in een volgroeid stadium als kneus in het veld aangetroffen. Rond mijn woonplaats op Landgoed Berkenheuvel kregen ze in volle vrijheid de gelegenheid hun vaardigheden te verbeteren, terwijl ze tegelijkertijd van mij eten kregen voor zolang dat nodig was (Bijlsma 1997, Bijlsma *et al.* 1997, Bijlsma 1998). Alle verbleven korte tijd op Berkenheuvel in gevangenschap om ze aan hun nieuwe omgeving te laten wennen. Zo snel mogelijk werden ze losgelaten, waarna ze al (Burp, Bras, Chocopuur) dan niet (Warp, Eenoog) van zender voorzien door mij tot hun vertrek/verdwijning op de voet werden gevolgd. Sommige lieten zich van zeer dichtbij observeren (Warp, Burp), de andere waren schuwer en lieten zich alleen van afstand of helemaal niet bekijken. Vooral de eerste twee Wespendieven hebben een schat aan gegevens opgeleverd, inclusief honderden dia's en uren video. Het hele scala van bovengenoemde gedragingen passeerde daarbij de revue.

Foto's en film

Op de Veluwe maakte ik tot 1990 geregeld foto's van de jongen tijdens nestbezoeken. In Drenthe heb ik dat met alle nesten en met een hoge frequentie gedaan. In totaal gaat het om vele honderden nestfoto's, die ik allemaal heb bekeken op het gebruik van oogleden en knipvlies. Van de half-tamme Wespendieven heb ik eveneens honderden dia's genomen, aangevuld met uren video-opnames van Wespendieven in rust, tijdens poetsen en poedelen, foerageren en eten. Hoewel veelal genomen op een moment dat er iets speciaals was te zien, zitten er ook vele snap-shots tussen die als willekeurige steekproef kunnen gelden voor ongestoord gedrag op dat moment. De lage frequentie waarmee oogleden of knipvlies in actie werden gefotografeerd of gefilmd, zegt maar ten dele iets over de werkelijke frequentie van gebruik. Vooral de beweging van het knipvlies is bijster snel, en de trefkans om het vast te leggen niet zo groot.

Resultaten

Bovenste ooglid

Mogelijk wordt dit ooglid alleen tijdens de slaap gebruikt. Helaas is het erg moeilijk een Wespendief tijdens zijn slaap te benaderen zonder verstoring. In het wild lukte me dat alleen bij Burp en een enkele broedvogel die ik bijna dagelijks controleerde. Bovendien slapen volgroeide Wespendieven standaard met hun kop tot aan de ogen in hun rugveren gestoken. De snavel steunt op het schoudergewricht en door de uitgezette rug- en kopveren valt het oog vrijwel of helemaal weg. Dit is overigens de normale manier van slapen onder vogels (Stiefel 1968 & 1976, Skutch 1989), die ik ook bij volgroeide Wespendieven als standaard aantrof. Een jong van 9 dagen oud, dat ik tijdelijk onder mijn hoede had vanwege de gewelddadige dood van zijn ouders, sliep echter platliggend, met half gestrekte vleugels, hals recht naar voren gestoken in het verlengde van zijn lichaam en de kop naar één kant gedraaid. Dit jong sloot tijdens de slaap beide oogleden; deze raakten elkaar halverwege het oog, waarbij een smalle spleet overbleef (Figuur 1). Eenzelfde oogledengebruik fotografeerde ik op 12 september 1997 toen Warp zich onder de staart aan het poetsen was (Figuur 2).

Figuur 1. Slaaphouding van jonge Wespendief van 9 dagen oud, met vleugels half gespreid en bovenste en onderste ooglid half gesloten. Let op spleetje tussen de oogleden. Berkenheuvel, 10 juli 2001. *Sleeping posture of a 9-day old European Honey-buzzard, with wings partly opened and upper and lower eyelid half-closed. Notice slit between both eyelids.*

Onderste ooglid

Het onderste ooglid wordt geregeld gebruikt, vooral tijdens bezigheden die gevaar voor het oog met zich meebrengen, zoals poetsen, kopkrabben en snavelen (snavel na eetpartij schoonwrijven met snelle zijdelingse bewegingen langs tak). Deze mechanische bewegingen kunnen het oog beschadigen of vervuilen.

Tijdens het poetsen vliegen pluisjes, veerschilfers en stof in het rond; deze kunnen gemakkelijk op het oog terecht komen. Afhankelijk van de intensiteit van het poetsen, en of de kop geheel of deels onder de veren verdwijnt, worden al dan niet beide oogleden gesloten. Dit duurt nooit langer dan enkele seconden (Figuur 3). Indien langer - zoals het geval is bij stuitpeuteren- dan is één van beide ogen gewoonlijk geheel of deels geopend en houdt de vogel zijn omgeving goed in de gaten (Figuur 4).

Figuur 2. Warp, een jonge Wespendief, poetst zich onder de staart en sluit daarbij het bovenste en onderste ooglig voor de helft, Berkenheuvel, 12 september 1997 (Rob Bijlsma). *Juvenile European Honey-buzzard preening underneath its tail, with upper and lower eyelid closed (meeting midway of the cornea).*

Figuur 3. Onderste ooglid is geheel gesloten tijdens onderstaartpoetsen door Warp, een juveniele Wespendief. Berkenheuvel, 18 september 1997 (Rob Bijlsma). *Lower eyelid fully closed in preening juvenile European Honey-buzzard.*

Voor het krabben aan de kop worden de gestrekte nagels van één poot gebruikt (Figuur 5). De krabbeweging is razendsnel en hoewel de accuratesse van de beweging fenomenaal is (soms wordt zelfs het ooglid gekrabd), is sluiting van het ooglid geen overbodige luxe. Sluiting gebeurt met het onderste ooglid en is eenzijdig, namelijk aan de kant waar oogbeschadiging een reëel gevaar is vanwege krabben.
Onder normale omstandigheden, zoals in rust en tijdens rondkijken, heb ik nooit gebruik van het onderste ooglid waargenomen.

Figuur 4. Onderste ooglid vrijwel geheel gesloten (maar let op spleet) en vrijwel geheel geopend tijdens resp. borst- en stuitpeuteren door Warp, een juveniele Wespendief. Berkenheuvel, 12 september 1997 (Rob bijlsma). *Lower eyelid almost fully (but notice slit) and only partly closed during respectively breast and rump preening by a juvenile European Honey-buzzard.*

Figuur 5. Kopkrabbende juveniele Wespendief op het punt het onderste ooglid te sluiten, let op uitgestrekte nagels. Berkenheuvel, 18 september 1997 (Rob Bijlsma). *Head-scratching juvenile European Honey-buzzard about to close the lower eyelid, notice fully stretched claws.*

Derde ooglid, het knipvlies

Dit ooglid wordt zeer frequent gebruikt. Bij de Wespendief -overigens net als bij andere vogelsoorten- schiet het knipvlies van voor naar achteren, dus van de snavelbasis richting oor. Bij nauwkeurig kijken blijkt de beweging enigszins diagonaal te zijn, van linksboven naar rechtsonder. In rust ligt het knipvlies onder beide oogleden. Voor de beweging van het knipvlies zijn twee spieren verantwoordelijk, de quadratus en de pyramidalis. De pyramidalis trekt rechtstreeks aan het knipvlies, de quadratus indirect door middel van een pees aan de pyramidalis die door een lus aan de onderzijde van de quadratus loopt. Omdat de bovenzijde van het knipvlies aan de oogbol vastzit, maakt het membraan een slingerbeweging over het oog (King & McClelland 1984, Baumeister & Baumeister 1996). Het knipvlies van Wespendieven is doorzichtig (Figuur 6), zodat de vogels de omgeving kunnen blijven bekijken (Figuur 7).

Het knipvlies wordt met grote frequentie over het oog geknipt (Tabel 1), gemiddeld over drie vogels en 33 waarnemingsminuten 28.4 maal per minuut (SD = 1.76). De iets hogere frequentie van de juveniel werd vermoedelijk veroorzaakt door de rukwinden op 1 oktober 2001 en constante regenval met stevige wind op 2 oktober; elke rukwind veroorzaakte een versneld gebruik van het knipvlies, meestal in de vorm van 2-3 razendsnelle flikkeringen van het membraan over de oogbol. Eenzelfde reactie kreeg ik te zien wanneer ik met mijn vinger vlakbij het oog kwam of wanneer ik van dichtbij hard tegen de kop blies.

Tabel 1. Knipfrequentie van het derde ooglid (aantal malen per minuut) bij drie Wespendieven (2 nestjongen, 1 juveniel) onder verschillende omstandigheden op Landgoed Berkenheuvel. De vogels waren niet gestresst. *Frequency (mean per minute) with which the nictitating membrane passed to and fro the eye of three relaxed Honey-buzzards (two nestlings of 40 and 38 days old and a juvenile), Berkenheuvel.*

Leeftijd *Age*	Datum *Date*	Tijd *Time*	°C *°C*	Wind (B) *Wind (B)*	Zon/Regen *Sun/Rain*	Gemiddeld/min *Mean/min*	SD *SD*	Spreiding *Range*	Minuten *Minutes*
40 dagen	6.VIII.01	15.30	23.0	3	Zon	27.2	1.20	26-30	8
38 dagen	6.VIII.01	15.35	23.0	3	Zon	27.6	1.62	25-30	5
Eenoog	1.X.01	12.30	20.1	4-5	Zon	28.5	1.63	26-31	10
Eenoog	2.X.01	12.50	20.0	4	Regen	29.7	1.42	27-32	10

Tijdens het uitgraven van wespennesten werd alleen het knipvlies gebruikt (directe waarneming, video-opnames). Uiteraard zag ik niet wat er gebeurde als de vogel zijn kop in het gat stak; rondkruipende werksters en los zand zijn hier in potentie een gevaar voor de ogen. Aanvallen van wespen en hommels werden echter eenvoudig afgeweerd door met de kop te schudden (wespen dichtbij of kort daarvoor geland op het verenkleed), of door een lastige wesp of hommel met een supersnelle snavelbeweging uit de lucht te snappen. In het uiterste geval ging de vogel er vandoor, om op 25-40 m afstand de in het verenkleed achtergebleven wespen te verwijderen en binnen een kwartier terug te keren voor hernieuwd graafwerk.

Figuur 6. Iris en pupil zijn goed zichtbaar door het gesloten knipvlies van Burp, de tweede kalenderjaars Wespendief. Berkenheuvel, 7 augustus 1998 (Rob Bijlsma). *Iris and pupil are clearly visible through the closed nictitating membrane in this 2nd calender-year European Honey-buzzard.*

Wespendieven kunnen het knipvlies naar keuze synchroon en asynchroon gebruiken. Tussen mijn dia's vond ik bewijzen voor synchroon knippen (Figuur 8) en asynchroon knippen. Asynchroon knippen was bijvoorbeeld gebruikelijk als op grote hoogte een vogel of vlinder werd ontdekt. Wespendieven, overigens net als bijna alle andere vogels, hielden dan hun kop schuin en fixeerden het beeld met één oog; het knipvlies van het spiedende oog werd minder vaak gebruikt dan van het andere oog.

Figuur 7. Het knipvlies in actie bij de Wespendief Chocopuur, met duidelijk iris en pupil zichtbaar, Bokkenleegte, 7 augustus 2000 (Ulco Glimmerveen). *The nictitating membrane of a European Honey-buzzard darts across the eye, with both iris and pupil clearly visible.*

Figuur 8. Synchroon gesloten knipvlies in liggende Wespendief (36 dagen oud), Berkenheuvel, 2 augustus 2000 (Rob Bijlsma). *Synchronous use of nictitating membrane in 36 day-old European Honey-buzzard (lying bird).*

Warpje kon versneld met één knipvlies knipperen (tot het punt dat het knipvlies vrijwel permanent voor het oog was getrokken) als ik met mijn vingers een donsje onder zijn ooglid probeerde weg te trekken, onderwijl wijkend met zijn kop, weg van mijn hand.

Discussie

Belangrijke functies van het knipvlies zijn het schoonhouden en bevochtigen van de oogbol (Erichsen & Tansley 1985). Bij elke knipbeweging wordt vocht uit een speciale klier gelijkmatig over de cornea verdeeld. Bij de teruggaande beweging wordt het overtollige vocht door een randplooi van het membraan van het oog geschept. Dit vloeit in een zenuwweefselbandje van de oogleden waar het vervolgens via de traanbuis wordt afgevoerd (King & McClelland 1984). Daarnaast lijkt het vlies ook een beschermende functie te hebben bij milde vormen van gevaar voor het oog, zoals nadering van een object, windstoten en rond de kop zoemende wespen. Omdat het knipvlies transparant is, blijven Wespendieven zicht houden op hun omgeving. In welke mate er toch verlies aan scherpte in zicht optreedt (het vlies is niet helder transparant), kan ik niet beoordelen. Wespendieven zijn echter perfect in staat het knipperen te sturen, zoals zichtbaar in het synchrone en asynchrone knipperen. Dit doen ze ook wanneer er geen dreiging voor het oog bestaat, dus in ongestoorde toestand. Ook de Havik *Accipiter gentilis* van Gerritjan van Nie bleek dit kunstje meester te zijn, al viel het bepaald niet mee synchroon knippen met 100% zekerheid vast te stellen (mondelinge mededeling). Daarentegen noemt Curio (2001) voor Slechtvalk *Falco peregrinus* en Harpij *Harpia harpyja* synchroon knipperen als de normale variant onder ongestoorde omstandigheden, asynchroon knippen echter kenmerkend wanneer één van beide ogen door een object wordt benaderd.
De functie van het bovenste ooglid werd me niet duidelijk. Wespendieven gebruiken dit ooglid zelden en dan veelal in combinatie met het onderste ooglid. De functie van die laatste ligt voornamelijk in bescherming tegen fysieke beschadiging (kopkrabben met nagels, driftig snavelen) of om acute vervuiling van de cornea te voorkomen (tijdens intensief veerpoetsen, snavelwissen na eten). Dit is een tegengestelde conclusie aan wat Curio (2001) beweert aan de hand van observaties aan uilen en duiven; hier zou de kans op oogbeschadiging door knippen met het bovenste ooglid worden verkleind.
Een mogelijke functie van het bovenste ooglid zou kunnen liggen in het gecombineerde gebruik met het onderste ooglid tijdens de slaap. Een slapende nestjonge Wespendief had beide oogleden voor de helft gesloten, met tussen beide een smalle spleet ter hoogte van het centrum van de pupil. Het oog was zichtbaar tussen deze spleet (met een breedte van *c.* 1 mm). Misschien kunnen zodoende veranderingen in lichtintensiteit (overdag van licht naar donker) worden opgemerkt, samenvallend met de nadering van een ouder of predator. Vooral bij Wespendieven zou dit steek houden, omdat beide ouders al vanaf de 15de levensdag langdurig van het nest weg kunnen zijn tijdens hun zoektochten naar prooi en de jongen onbeheerd worden achtergelaten. Bij andere roofvogelsoorten blijft de moedervogel veel langer bij het nest (4-5 weken,

soms zelfs tot aan het uitvliegen). Maar eens goed opletten hoe de jongen van Buizerd, Sperwer en Havik slapen: bij Buizerd en Havik inmiddels gezien dat die alleen hun onderste ooglid sluiten (resp. 2 en 3 jongen). Bij het jonge Wespendiefje kon ik geen reactie teweegbrengen als ik mijn hand op 10 cm afstand langs het gesloten oog bewoog, alleen wanneer ik het licht volledig uitsloot en het oog feitelijk verduisterde. In dat geval opende het jong onmiddellijk zijn ogen, maar ik kan niet uitsluiten dat veranderingen in temperatuur of luchtstroming als nevenstimulus werkten. Let wel: dit deed ik overdag, bij een overdaad aan licht. Of en hoe dit 's nachts werkt, weet ik niet (overigens is de oudervogel dan wel op of vlakbij het nest). Mogelijk is het alleen functioneel bij slapen of dommelen overdag. Dit is in ieder geval iets wat bij nestbezoeken in de vroege jongenfase makkelijk nader kan worden getest. Immers, niet zelden liggen weldoorvoede jongen dan uitgeteld te slapen tijdens een nestbezoek later op de dag. De spleet tussen beide gesloten oogleden deed me overigens sterk denken aan het 'magische oog' van potoos Nyctibiidae, met dit verschil dat deze nachtzwaluwachtigen twee of drie kleine openingen in het bovenste ooglid gebruiken om doorheen te gluren terwijl de oogleden geheel gesloten zijn (Borero 1974, Cohn-Haft 1999).

Figuur 9. Warp, de juveniele Wespendief, druk poetsend; beide oogleden zijn half dicht en ontmoeten elkaar halverwege de oogbol. Er is geen spleet zichtbaar waar doorheen kan worden gekeken. Berkenheuvel, 12 september 1997 (Simon Bijlsma). *Preening juvenile European Honey- buzzard, with both eyelids partly closed (meeting midway the cornea). No slit is discernable between both eyelids, suggesting a fully closed eye.*

Wespendieven zijn geen buitenbeentje in vergelijking met andere roofvogelsoorten, misschien met uitzondering van het gebruik van het bovenste ooglid (Curio 2001). Overigens moge duidelijk zijn dat het aantal waarnemingen uiterst beperkt is, dat weinig soorten überhaupt goed op deze punten zijn bekeken en dat zelden onder rigoureus gestandaardiseerde omstandigheden testen zijn uitgevoerd.

Summary: Use and function of eyelids in European Honey-buzzards *Pernis apivorus*

The nictitating membrane is responsible for the majority of eyelid movements in Honey-buzzards, darting across the eye with a frequency of 26-32 times per minute when undisturbed (Table 1). The membrane travels transversely across the eye in a pendulum-like movement from the upper nasal side in the direction of the lower posterior part of the eye. When covering the eye completely for a fraction of a second, both iris and pupil can be seen clearly through the membrane, indicating that the bird is still having vision. If, and how much, vision is hampered by the nictitating membrane, is unknown but some loss of visual acuity is likely (see below: asynchronous blinking during long-distance focussing). On the other hand, the movement is probably so rapid that vision may not be hampered at all.

The frequency with which the membrane darts across the eye increased during strong, gusty winds (both natural and produced by the observer) and when objects were moved close toward the eye, apparently acting as a protective device. When not under stress, Honey-buzzards blinked synchronously and asynchronously with their nictitating membranes in an apparently random way. Under certain conditions, however, the birds were able to use one membrane only, for example during long- distance focussing on objects in the sky (head tilted, one eye focussed, the other one blinking) and when the vicinity of an eye was touched (resulting in very rapid blinking with the nictitating membrane of the eye concerned).

The lower eyelid is frequently used during preening, head-scratching with the talons and bill-wiping after feeding. These activities may easily cause harm, either directly (damage to the eye) or indirectly during preening (dust, dead epidermal cells or down loosened and flying around). Normally, the eye is closed with the lower eyelid for very short periods only (seconds), especially when the head is tucked into the mantle, scapulars or breast, or underneath the wing.

The upper eyelid is probably only used during sleep, when the head is tucked under the scapulars and the eyes are not normally visible. However, a nestling Honey- buzzard of nine days old slept with its head partly tilted and resting on the substrate in front of the body. This bird had both eyelids closed, leaving a one-mm slit halfway the eye through which the eye could be discerned. It is hypothesised that this enables the bird to notice sudden changes in light intensity (for example when a parent or predator approaches closely during daytime), not unlike the 'peek-holes' in the upper eyelid of potoos Nyctibiidae. Silent and quiet hand-waving within 10 cm of the eye of the sleeping nestling did not provoke a reaction. Only when the eye was completely shaded, the nestling woke up (but a reaction to a change in temperature or air movements can-

not be ruled out). Keeping track of sudden changes in light intensity during daytime-sleep may be particularly important in nestling Honey Buzzards, because both parents stay away from the nest for long periods during foraging, leaving the nestlings behind unprotected from an age as early as day 15 onwards. Combined closing of upper and lower eyelids was also once recorded in a preening Honey-buzzard (without slit-like opening).

A particularly interesting test case of eyelid usage is presented during the excavation of hymenopteran nests. Attacks of social wasps or bumblebees did not result in the use of upper or lower eyelid. Attacks were simply counteracted by head-shaking or snatching wasps from the air with the bill, occasionally by fleeing. Eyelid use underground, where crawling workers and loose sand are potentially dangerous to the eye, could not be established yet.

Literatuur

Baumeister M. & Baumeister W. 1996. Besonderheiten des Vogelauges. Beitr. Gefiederkd. Morphol. Vögel 3: 1-46.

Bijlsma R.G. 1997. Zon-gedrag van een Wespendief *Pernis apivorus*. De Takkeling 5(3): 31-37.

Bijlsma R.G. 1998. Eerstejaars mannetje Wespendief *Pernis apivorus* op de voet gevolgd: gedrag van een gezenderde asielvogel voor en na vrijlating. De Takkeling 6: 186-214.

Bijlsma R.G., van Manen W. & Ottens H.J. 1997. Groei van hongerende Wespendieven *Pernis apivorus*. De Takkeling 5(3): 20-30.

Borero J.I. 1974. Notes on the structure of the upper eyelid of potoos (*Nyctibius*). Condor 76: 210- 211.

Cohn-Haft M. 1999. Family Nyctibiidae (Potoos). *In*: del Hoyo J., Elliott A. & Sargatal J. (eds.), Handbook of the Birds of the World, Vol. 5: 288-301. Lynx Edicions, Barcelona.

Curio E. 2001. Wie Vögel ihr Auge schützen: Zur Arbeitsteilung von Oberlid, Unterlid und Nickhaut. J. Orn. 142: 257-272.

Darwin C. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. Murray, London (reprint of first edition, 1981, Princeton University Press, Princeton).

Erichsen J.T. & Tansley K. 1985. Vision. *In*: Campbell B. & Lack E. (eds), A dictionary of birds: 623-629. Poyser, Calton.

King A.S. & McLelland J. 1984. Birds - their structure and function. 2nd edition. Baillière Tindall, London.

Skutch A. 1989. Birds asleep. University of Texas Press, Austin.

Stiefel A. 1968. Schlafgewohnheiten bei Vögeln. Falke 15: 12-15, 42-47, 90-91.

Stiefel A. 1976. Ruhe und Schlaf bei Vögeln. Ziemsen,Wittenberg Lutherstadt.

Thiollay J.-M. 1994. Order Falconiformes, Family Accipitridae (Hawks and eagles). *In*: del Hoyo J., Elliott A., & Sargatal J. (eds.), Handbook of the Birds of the World, Vol 2: 52-205. Lynx Edicions, Barcelona.

Wink M. 2000. Advances in DNA studies of diurnal and nocturnal raptors. *In:* Meyburg B.-U. & Chancellor R.D. (eds.), Raptors at risk: 831-844. WWGBP, Berlin.

Adres: Doldersummerweg 1, 7983 LD Wapse.