

Dwingt kleptoparasitisme Kuifeenden *Aythya fuligula* tot nachtelijk foerageren?

Do Tufted Ducks *Aythya fuligula* feed by night to avoid kleptoparasitism?

JOEP J. DE LEEUW & WILLEM RENEMA

Veel soorten vogels zijn uitgesproken dagactief of nachtactief. Daarnaast zijn er soorten vogels waarbij het overdag of 's nachts foerageren afhangt van de voedselomstandigheden, bijvoorbeeld het getij, de vangbaarheid van prooien of de dagelijks benodigde tijd om voedsel te verzamelen (Martin 1990). In veel gevallen is het echter niet direct duidelijk waarom vogels soms de voorkeur geven aan nachtelijk foerageren, waarbij ze het zonder het gezichtsvermogen moeten stellen.

Van Kuifeenden die overwinteren in het IJsselmeergebied is bijvoorbeeld bekend dat ze in hoofdzaak 's nachts foerageren op Driehoeksmossels *Dreissena polymorpha*. Met behulp van radarwaarnemingen werd vastgesteld dat Kuifeenden een half uur na zonsondergang massaal de rustgebieden verlaten om ver uit de kust te foerageren en pas tegen zonsopgang daar weer naar terug keren (Slager 1988). Ook Toppereend *Aythya marila* en Tafeleend *Aythya ferina* zijn 's winters hoofdzakelijk nachtactief (zie ook Nilsson 1972, Suter 1982, Pedroli 1982, Burger 1983, Dirksen & Boudewijn 1992). Brilduikers *Bucephala clangula* foerageren op dezelfde prooien als andere duikeenden, maar doen dat veel meer overdag (o.a. Pehrsson 1976, Saylor & Afton 1981, Suter 1982). Dit geldt ook voor een andere driehoeksmosseleter, de Meerkoet *Fulica atra* (Draulans & Vanherck 1987).

De vraag is dan ook waarom sommige duikeenden meestal 's nachts Driehoeksmossels eten en andere juist overdag. Dit doet vermoeden dat er voor de nachtactieve duikeenden een voldoende groot voordeel te behalen valt om de nadelen van het ontbreken van enig zicht te compenseren.

Driehoeksmossels worden vaak van de bodem opgedoken en pas aan het oppervlak doorgeslikt (de Leeuw & van Eerden 1992). Daarbij lopen de vogels het risico dat de kluit mossels wordt gestolen door meeuwen of andere vogels. Een mogelijke verklaring voor nachtactiviteit is dat deze duikeenden kleptoparasitisme overdag proberen te voorkomen. In dit artikel bevestigen waarnemingen van dagactieve, driehoeksmosseletende Brilduikers, Kuifeenden en Meerkoeten dat dit inderdaad een reëel gevaar is.

Materiaal & methode

Van Brilduikers zijn 3500 waarnemingen verzameld met betrekking tot hun duiksucces en het al of niet kwijtraken van opgedoken Driehoeksmossels. De waarnemingen zijn verricht in de winters van 1988/89 tot 1991/92 op de Maasplassen bij Roermond.

Driehoeksmosseletende Kuifeenden (558 waarnemingen) en Meerkoeten (112 waarnemingen) werden geobserveerd in de winter 1995/96 op de surfplas bij Reeuwijk. Deze plas is maximaal 20 m diep en op de zandige oeverzones komen veel Driehoeksmossels voor op een diepte van c. 4-5 m. Gewoonlijk foerageren de Kuifeenden 's nachts, maar door de strenge kou waren de Kuifeenden genoodzaakt ook overdag te foerageren (zie ook Nilsson 1972).

Er werd gebruik gemaakt van een 20x vergrotende telescoop (Kowa TSN-1) tot een maximale afstand van 100 m, maar meestal aanzienlijk minder. Genoteerd werd of de vogels na een duik met of zonder Driehoeksmossels boven kwamen en of de opgedoken mossels werden gestolen door meeuwen of Meerkoeten. Ook werd bij Kuifeend en Meerkoet gekeken naar de "hanestijden" boven water tot de prooi werd ingeslikt of totdat de vogels de mossels kwijtraakten.

Tabel 1. Aantal duiken waarbij vogels zonder prooien (Driehoeksmossels) en met prooien bovenkomen en het lot van de opgedoken prooien (gestolen, laten vallen, of tijdens een achtervolging opgegeten). *Number of dives without and with prey (Zebra Mussels) brought up to the surface and the number of incidents that prey was stolen, dropped, or was ingested during unsuccessful stealing attempts.*

	geen prooi <i>no prey</i>	prooi opgedoken <i>prey brought up</i>	gestolen <i>stolen</i>	laten vallen <i>dropped</i>	poging tot stelen <i>stealing attempt</i>
Brilduiker <i>Goldeneye</i>	3470	189	118 (62.4%)		
Kuifeend <i>Tufted Duck</i>	255	303	97 (32.0%)	22 (7.3%)	50 (16.5%)
Meerkoet <i>Coot</i>	16	96	11 (11.5%)	1 (1.0%)	

Resultaten

Het foerageersucces van de waargenomen mosseletende Brilduikers, Kuifeenden en Meerkoeten is samengevat in tabel 1.

Brilduikers kwamen in slechts 5% van de geregistreerde duiken met prooi boven. Hiervan moesten ze echter ruim 60% afstaan aan Kokmeeuwen *Larus ridibundus*, Stormmeeuwen *Larus canus* en Meerkoeten. Kuifeenden namen in 54% van de duiken mossels mee naar het oppervlak. Hiervan werd 32% gestolen door Meerkoeten (93% van de gevallen) en meeuwen (7%). Daarnaast lieten de Kuifeenden nog eens 7% vallen, al of niet als gevolg van de aanwezigheid van Meerkoeten die de achtervolging inzetten. Zo'n 40% van de opgedoken mossels ging dus voor de eenden verloren. In nog eens 16.5% van de gevallen dat een Kuifeend met mossels boven kwam, werd weliswaar de achtervolging ingezet door Meerkoeten, maar slaagden de Kuifeenden er toch in een deel van de mossels zelf naar binnen te werken, terwijl een deel van de mossels door de Meerkoeten werd verorberd.

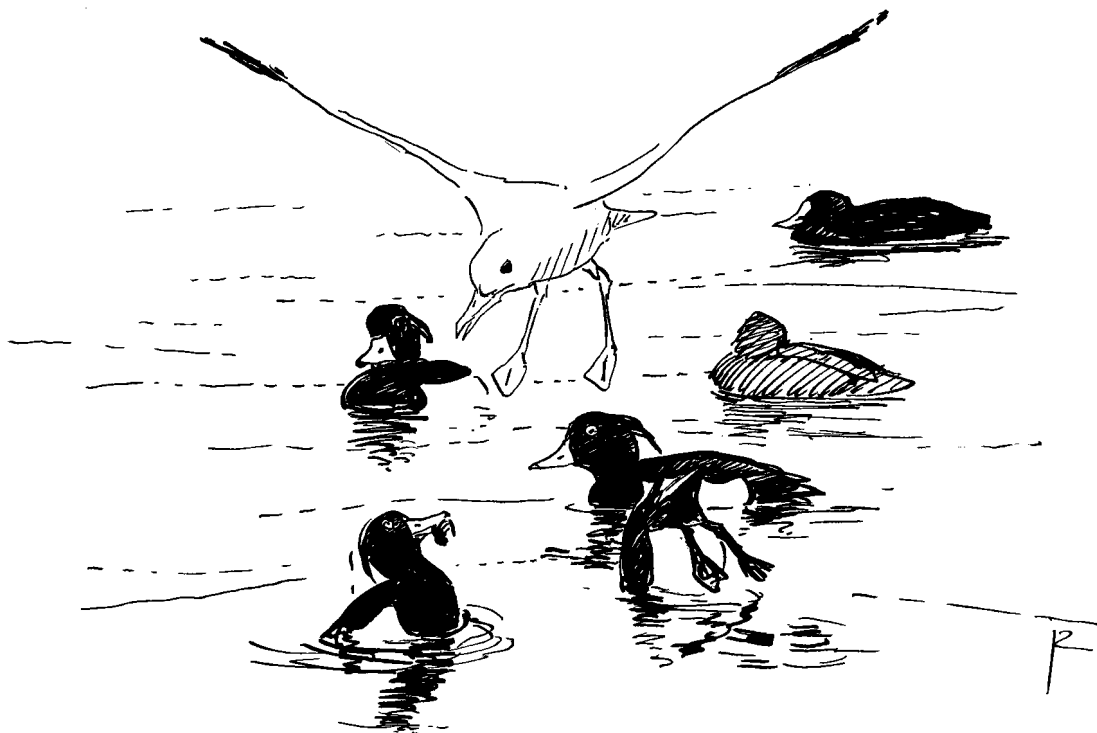
Meerkoeten eten waarschijnlijk geen prooien onder water, maar brengen al het voedsel naar het oppervlak (de Leeuw 1991), waarbij 86% van de duiken succesvol was. De Meerkoeten waren tolerant naar elkaar, maar 11.5% van de opgedoken mossels werd gestolen, meestal door meeuwen (60% van de gevallen), soms door andere Meerkoeten, eenmaal door een Kuifeend. Daar staat te-

genover, dat deze Meerkoeten zelf voor een belangrijk deel hun foerageersucces haalden uit het duiksucces van Kuifeenden: 30% van de door Meerkoeten bemachtigde prooien was gestolen, terwijl 70% zelf opgedoken werd.

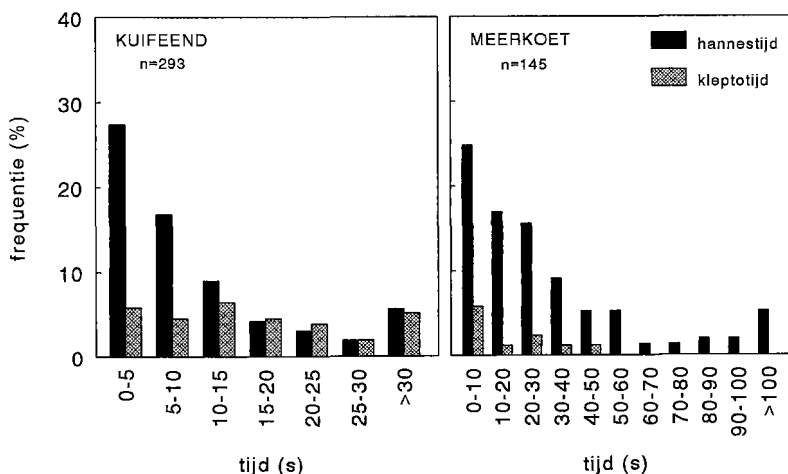
De kans dat een Kuifeend de opgedoken mossels zelf opeet of de mossel moet afstaan is afhankelijk van de tijd die de vogel nodig heeft om de prooi aan het oppervlak naar binnen te werken, zoals blijkt uit de verdeling van hannestijden enerzijds bij het zelfverorberen van mossels en anderzijds bij geroofde prooien (kleptotijden, figuur 1). Bij Kuifeenden worden de meeste prooien binnen 10 seconden na opduiken naar binnen gewerkt. Wanneer ze langer dan 10 s hannesen is de kans meer dan 50% dat ze de mossels kwijtraken aan Meerkoeten (N.B. balkjes van gelijke hoogte in figuur 1 geven aan dat in die tijdsklasse een evenredig deel zelf wordt gegeten en wordt gestolen). Bij Meerkoeten werden aanzienlijk langere hannestijden waargenomen, maar door het geringe aantal op dat moment aanwezige meeuwen is een effect op de kans van kleptoparasitisme niet waarneembaar (figuur 1).

Discussie

De hier gepresenteerde waarnemingen laten zien dat een aanzienlijk deel van de prooien die door dagactieve duikeenden worden opgedoken, verloren gaat als gevolg van kleptoparasitisme. In hoeverre kleptoparasitisme door meeuwen en



Figuur 1. Verdeling van hannestijden van opgedoken Driehoeksmosselen uitgesplitst naar zelfopgegeten prooien en uiteindelijk gestolen prooien (van elke tijds-klasse kan direct afgelezen worden welk deel wordt gegeten en welk deel wordt afgestaan; de som van beide verdelingen is 100%). *Distribution of handling time of Zebra Mussels subdivided in ingested (black) and stolen prey (grey) in Tufted Duck (left-hand panel) and Coot (right-hand panel).*



Meerkoeten het werkelijke foerageersucces van Brilduikers en Kuifeenden beïnvloedt, is moeilijk te kwantificeren aangezien niet alle prooien aan het oppervlak worden doorgeslikt, maar ten minste een deel ook tijdens het foerageren onder water (de Leeuw & van Eerden 1992). De fractie mossels die Kuifeenden onder water doorslikken is afhankelijk van de duikdiepte en de mate waarin de mossels vastgehecht zitten met hun byssusdraden. Als we aannemen dat de helft van de prooien onder water wordt verorberd en de andere helft boven water (waarvan 40% verloren gaat door Meerkoeten en meeuwen), dan zou dat betekenen dat het foerageersucces met 20% wordt gereduceerd door belagers. Nachtelijk foerageren zou bij Kuifeenden dus lonen als ondanks het ontbreken van zicht de foerageerefficiëntie minder dan 20% zou afnemen (waarbij we aannemen dat kleptoparasieten 's nachts weinig succesvol zijn). Kuifeenden kunnen vermoedelijk zeer efficiënt op de tast foerageren, gebruik makend van de gevoelige snavelpunt (*bill-tip organ*, Berkhoudt 1976) en een filtertechniek (Kooloos *et al.* 1989, de Leeuw & van Eerden 1992). In gevangenschap blijken Kuifeenden hun foerageeractiviteit in gelijke mate over de dag en nacht te verdelen (ongepubliceerde waarnemingen), waarbij het 's nachts foerageren blijkbaar geen groot nadeel vormt.

Brilduikers en Meerkoeten daarentegen zijn uitgesproken dagactief, ondanks de risico's van kleptoparasitisme. Dit zou verband kunnen houden met een wat afwijkende foerageertechniek in vergelijking met die van Kuifeenden. Brilduikers en Meerkoeten hebben relatief korte, smalle snauvels, waarmee het lastiger is om op de tast voedsel te zoeken (de Leeuw & van Eerden 1995). Ze kunnen hun foerageersucces aanzienlijk verhogen door gericht naar mossels op zoek te gaan die ze kunnen behappen. Suter (1982) beschrijft ook dat Brilduikers, wanneer ze op Driehoeksmossels foerageren, een pikkende beweging maken onder

water, in tegenstelling tot de maaiende of schoffelende foerageertechniek van Kuifeenden. Dat betekent dat voor Brilduikers en Meerkoeten het zicht veel belangrijker zou kunnen zijn om een hoog foerageersucces te bereiken dan het geval is bij Kuifeenden. Brilduikers en Meerkoeten duiken gemiddeld ook minder diep dan Kuifeenden (de Leeuw & van Eerden 1995), wat mogelijk mede verband houdt met het zicht. Nachtelijk foerageren is daarom voor Brilduikers wellicht geen alternatief. Het geringe aantal duiken waarbij Brilduikers met prooi aan het wateroppervlak verschijnen suggereert dat veruit de meeste prooien onder water worden doorgeslikt onder druk van de enorme risico's van het meenemen van prooien naar het oppervlak (verlies van 60%!).

Bij Meerkoeten werd opmerkelijk verdedigingsgedrag tegen kleptoparasitisme waargenomen in november 1993 op het IJsselmeer langs de Houtribdijk. De Meerkoeten foerageerden in een zeer dichte groep van 550 vogels terwijl 15 Zilvermeeuwen *Larus argentatus* en twee Stormmeeuwen probeerden mossels te veroveren. Daarbij maakten de koeten gebruik van een soort oproltechniek: de groep verplaatste zich in hoog tempo over een mosselbank. Alleen de koeten voorin de groep doken en kwamen door de snelle verplaatsing middenin de dichte groep boven met kluiten mossels, waar de meeuwen nauwelijks de mogelijkheid hadden tot parasiteren. Onfortuinlijke koeten echter met lange hannestijden (zie ook figuur 1) raakten achterop en verloren meestal hun prooi aan de meeuwen. Behalve nachtelijk foerageren kunnen ook het onder water doorslikken van prooien en sociaal foerageren gezien worden als kleptoparasitisme-werende tactieken.

Summary

The question as to why Tufted Ducks *Aythya fuligula* prefer to feed by night during winter is discussed in the

light of food stealing behaviour of Coot *Fulica atra* and gulls *Larus* spp.. Field observations of diving Tufted Duck, Goldeneye *Bucephala clangula* and Coot feeding on Zebra Mussels *Dreissena polymorpha* demonstrate that stealing of prey brought up to the surface may considerably reduce feeding efficiency (Tab. 1). The risk of loosing prey is high (Fig. 1), particularly when handling time before prey is swallowed is long. Tufted Ducks rely on tactile rather than visual cues when feeding on mussels (de Leeuw & van Eerden 1992) and may therefore prefer nocturnal feeding to avoid food stealing. It is argued that Goldeneye and Coot need visual cues for efficient feeding and are, therefore, day active despite the risk of food stealing. Swallowing prey under water (Goldeneye) and social feeding in dense flocks (Coot) are considered alternative tactics to avoid food stealing.

Literatuur

- BERKHOUDT H. 1976. The epidermal structure of the bill tip organ in ducks. *Neth. J. Zool.* 26: 561-566.
- BURGER J. 1983. Jamaica Bay Studies IV. Factors affecting distribution of Greater Scaup (*Aythya marila*) in a coastal estuary in New York, USA. *Ornis Scand.* 14: 309-316.
- DIRKSEN S. & BOUDEWIJN T. J. 1992. Nachtelijke verspreiding van foeragerende duikenden in het Mid-den Limburgse Maasplassengebied. *Limburgse Vogels* 3: 89-96.
- DRAULANS D. & VANHERCK L. 1987. Food and foraging of Coot (*Fulica atra*) on fish ponds during autumn migration. *Wildfowl* 38: 63-69.
- KOOLLOS J. G. M., KRAAIJEVELD A. R., LANGENBACH G. E. J. & ZWEERS G. A. 1989. Comparative mechanics of filter feeding in *Anas platyrhynchos*, *Anas clypeata* and *Aythya fuligula*. *Zoomorphology* 108: 269-290.
- MARTIN G. 1990. Birds by night. Poyser, London.
- DE LEEUW J. J. 1991. Predatie van Driehoeksmossels door duikenden. Intern rapport 18LIO. Rijkswaterstaat Directie Flevoland, Lelystad.
- DE LEEUW J. J. & VAN EERDEN M. R. 1992. Size selection in diving Tufted Ducks (*Aythya fuligula*) explained by differential handling of small and large mussels (*Dreissena polymorpha*). *Ardea* 80: 353-362.
- DE LEEUW J. J. & VAN EERDEN M. R. 1995. Duikenden in het IJsselmeergebied. Herkomst, populatiestructuur, biometrie, rui, conditie en voedselkeuze. Flevobericht 373, Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied, Lelystad.
- NILSSON L. 1972. Habitat selection, food choice, and feeding habits of diving ducks in coastal waters of South Sweden during the non-breeding season. *Ornis Scand.* 3: 55-78.
- PEDROLI J. C. 1982. Activity and time budget of Tufted Ducks on Swiss lakes during winter. *Wildfowl* 33: 105-112.
- PEHRSSON O. 1976. Food and feeding grounds of the Goldeneye (*Bucephala clangula*) on the Swedish west coast. *Ornis Scand.* 7: 91-112.
- SAYLOR R. D. & AFTON A. D. 1981. Ecological aspects of the Common Goldeneyes (*Bucephala clangula*) wintering on the upper Mississippi River. *Ornis Scand.* 12: 99-108.
- SLAGER B. 1988. De beschikbaarheid van Driehoeksmosselen voor duikenden in het IJsselmeergebied. RIJP rapport 1988-36cbw. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- SUTER W. 1982. Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten (*Bucephala*, *Aythya*) und Blässhuhn (*Fulica atra*) am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). *Ornithol. Beob.* 79: 225-254.

Joep J. de Leeuw, Gedragsbiologie RUG, Postbus 14, 9750 AA Haren
Willem Renema, Bentpoldererf 2, 2807 LA Gouda

Aanvaard voor opname 28 juli 1996

