

Egg-capping: een lotgeval bij de Buizerd *Buteo buteo* en evolutionaire aspecten

Kees Schreven

Egg-capping is het verschijnsel waarbij een niet-uitgekomen ei wordt overkapt door een eischaal van een uitgekomen ei. Het is een zeldzaam verschijnsel bij veel vogelsoorten. Hier wordt een geval in een buizerdnest *Buteo buteo* beschreven. Andere gevallen zijn in de literatuur opgezocht en worden hier genoemd. Ook worden theorieën besproken over de evolutionaire invloed die egg-capping mogelijk heeft op het broedgedrag van vogels.

Het buizerdjong van het Reichswald

Op 30 mei 2010 werd bij Groesbeek een lariks met een buizerdnest beklommen in de westelijke punt van het Duitse Reichswald (N 51.743, E 5.955) om de jongen te ringen. Het is een rustige plek waar al langer Buizerds broeden, maar de leeftijd van de oudervogels is onbekend. Op het nest lagen één jong (vleugel: 152 mm, tarsus+hiel: 84 mm, P8: 66 mm, P8 vlag: 26 mm, gewicht 600 gram, krop: leeg) en een ei. Het jong moet rond 9 mei 2010 zijn uitgekomen: een koude, droge en zwaarbewolkte periode (www.knmi.nl, www.buierenradar.nl).

Het ei leek langwerpig, maar dat kwam doordat de stompe eischaalhelft van het uitgekomen jong over het stompe eind van dit niet-uitgekomen ei was geschoven. De eidop zat erg stevig vast door de goede pasvorm en de plakkerige, rottende vliezen aan de rand. Toen de eidop werd verwijderd, bleek dat de afstand tussen de twee stompe einden van beide schalen ongeveer 5 mm was. Het niet-uitgekomen ei mat 58.2 mm bij 45.1 mm en had een uitkomopening (Foto 1), waarachter een volgroeid dood kuiken bleek te zitten, ingezakt tot de helft van het eivolume. De dooierzak was door het kuiken opgenomen (Foto 2).

Het is aannemelijk dat het kuiken niet is uitgekomen door de extra eidop. Mogelijk had het niet genoeg kracht en energie om de schaalconstructie met de tweede eidop van binnenuit te kunnen breken. Een andere denkbare doodsoorzaak is zuurstofgebrek. Het kuiken kreeg geen verbinding met de buitenlucht. Het eischaaloppervlak waarover diffusie kan plaatsvinden raakt verkleind als oude eischalen niet meer goed als membraan functioneren. Helaas weten we niet of de opgenomen dooierzak vol of leeg was. Een opgebruikte dooierzak onderbouwt energiegebrek als doodsoorzaak. Het kuiken heeft het dan nog enkele dagen vol kunnen houden (pers. med. Sander Gussekloo 2010, pers. med. Jan van Diermen 2012).



Foto 1. Het buizerdei met een deel van de kap nog zichtbaar (vastzittend en op achtergrond). Het uitkomgat zat onder de kap. Reichswald, 30 mei 2010 (Foto: Gerard Müskens). *Egg of Common Buzzard with partly removed cap. The pip hole was blocked by the cap.*



Foto 2. Inhoud van het overkapte buizerdei: een dood volgroeid kuiken met opgenomen dooierzak, Reichswald, 30 mei 2010 (Foto: Gerard Müskens). *Contents of the capped egg of Common Buzzard: a dead but fully grown embryo, with yolk sac absorbed.*

Andere gevallen van egg-capping

Volgens Gerard Müskens en Raymond Klaassen werd in het Reichswald en Rijk van Nijmegen minstens twee keer eerder egg-capping vastgesteld: in een sperwernest in 1978 of 1980 (controles in ei- en jongenfase), en in een haviksnest in de jaren negentig (controle in jongenfase). Informatie over de inhoud van deze eieren hadden ze niet paraat. Rob Bijlsma is egg-capping tegengekomen bij Buizerd *Buteo buteo*, Havik *Accipiter gentilis*, Sperwer *A. nisus* (zie foto in De Takkeling 19: 28, 2011) en kleine zangvogels (vooral Koolmees *Parus major* en Bonte vliegenvanger *Ficedula hypoleuca*). Jan van Diermen zag het ook geregeld bij Sperwer, en Arnold van den Burg kwam het eenmaal tegen bij Kerkuil *Tyto alba*. Helaas had niemand gegevens paraat om de frequentie te bepalen.

Het verschijnsel waarbij een eidop van een uitgekomen ei over een ander ei in het nest schuift, is al in 1962 voor de Kokmeeuw *Larus ridibundus* genoemd maar niet verder besproken (Tinbergen *et al.* 1962), en is pas in 1991 tot 'egg-capping' gedoopt (Derrickson & Warkentin 1991). Literatuur erover is schaars en vaak anekdotisch, waarschijnlijk omdat mensen het over het hoofd zien, onbelangrijk achten, of te weinig gegevens hebben door de lage frequentie waarmee het voorkomt (Derrickson & Warkentin 1991, Verbeek 1996, Hauber 2003).

Toch blijkt egg-capping in de regel gevonden te worden in enkele procenten van het aantal nesten: Smelleken (1.4%), Purperzwaluw (0.5%), Graylijster (0.3%) en Spotlijster (1.3%) (Derrickson & Warkentin 1991); Amerikaanse Meerkoet (2.6%) (Arnold 1992); Alaskastrandloper (3.0%) en Grijsze Strandloper (1.6% en 1.8%) (Sandercock 1996); Beringmeeuw (0.2%), Bairdkraai (1.1%) en Amerikaanse Waterpieper (1.5%) (Verbeek 1996). Egg-capping werd ook vastgesteld bij Krakeend en Boomzwaluw (Derrickson & Warkentin 1991). Een uitschieter is de Bruinkopkoevogel, een broedparasiet van de Phoebe. De eieren van de Phoebe worden in 33% van de geparasiteerde nesten overkapt door de schalen van het ene koevogelei (Hauber 2003). Deze frequenties (behalve de laatste) zijn waarschijnlijk overschattingen, omdat er alleen studies zijn meegenomen waarin egg-capping daadwerkelijk werd vastgesteld. Ook waren de aantallen overkapte eieren per studie erg laag (1-6), dus de frequenties zijn niet erg nauwkeurig.

In bovengenoemde studies zijn de nesten rond de uitkomsttijd meestal dagelijks gecontroleerd. Dat lijkt vaak, maar dan nog is het mogelijk dat egg-capping niet wordt gevonden, als er een ei wordt overkapt én uitkomt binnen 24 uur. De kap moet dan van een ei zijn dat ook binnen dit interval is uitgekomen (de kans hierop is dus groter bij synchroner uitkomende legsels). Vanwege dit effect kan de werkelijke frequentie dus hoger liggen, en kan het dodelijke karakter van egg-capping worden overschat (Sandercock 1996, Verbeek 1996). Hauber (2003) rapporteert dat 2 van de 5 experimenteel met Koevogel-schaal overkapte Phoebe-eieren gewoon uitkwamen, de andere 3 eieren hadden hetzelfde lot als de in dit stuk genoemde Buizerd. Arnold (1992) overkapte experimenteel 35 Amerikaanse meerkoeteneieren in een broedmachine. Daarvan kwam 77% uit, terwijl van 35 niet-overkapte eieren 83% uitkwam: dit verschil was niet significant. In de natuur vond hij egg-capping in 2.6%

van de Amerikaanse meerkoetennesten. Van deze eieren heeft hij de afloop niet kunnen vaststellen, dus de 77% uitkomstkans van overkapte eieren kan helaas niet worden toegepast om de werkelijke egg-cappingfrequentie te bepalen.

Door de lage frequenties zijn grote steekproeven vereist, en dit maakt het moeilijk om egg-cappingsfrequenties te vergelijken tussen soorten, leeftijden van oudervogels, weersomstandigheden, etc. Hoewel deze vergelijkingen interessant zijn, zijn ze nog niet uitvoerig gemaakt. Daarom zijn de volgende ideeën over de selectiedruk van egg-capping op het broedgedrag vooral theoretisch.

Evolutionaire invloed van egg-capping op broedgedrag

Omdat egg-capping het broedsucces van een vogelpaar verlaagt (minder eieren uit), hebben vogels die egg-capping tegenaan evolutionair voordeel tegenover vogels die dat niet doen. Waarschijnlijk merken vogels de eidop niet meer op als deze al over een ander ei is geschoven. Mochten ze hem toch zien en willen verwijderen, dan zal dat niet lukken omdat het afpeuteren voor mensenhanden al een moeilijke klus is (pers. med. Rob Bijlsma 2010, pers. med. Kate Lessells 2012).

Er zijn veel theoretische factoren genoemd die de kans op egg-capping zouden beïnvloeden. Bijvoorbeeld de manier waarop de schaal opensplijt: dwars of overlangs (Sandercock 1996), de komvormigheid van het nest (Verbeek 1996, Hauber 2003), legselgrootte (Arnold 1992), het moment van uitkomen: 's nachts of overdag (Verbeek 1996), grootteverschillen tussen eieren in een nest (Arnold 1992, Hauber 2003), en broedervaring van oudervogels (Derrickson & Warkentin 1991). Jan van Diemen noemt ook weersomstandigheden. Twee mogelijke factoren wil ik hier meer aandacht geven: eischaalverwijdering en synchroniciteit van het uitkomen.

Bij veel vogelsoorten verwijderen oudervogels de eischalen uit het nest na het uitkomen (Nethersole-Thompson & Nethersole-Thompson 1942). Door dit (sneller) te doen, wordt de kans op egg-capping theoretisch verlaagd. Als een eidop langer in de nestkom ligt, neemt de kans namelijk toe dat hij intussen over een ander ei schuift. Het is onbekend hoe belangrijk dit risico is voor het nut van eischaalverwijdering. Bovendien noemden Tinbergen *et al.* (1962) nog vier andere mogelijke functies van eischaalverwijdering. Ze focusten op het idee dat eischalen de predatiekans verhogen door hun geur en opvallende binnenkant, maar dit speelt bij de Buizerd vermoedelijk geen rol: eieren en jongen zijn sowieso opvallend licht gekleurd. Roofvogeleieren kunnen wel gepredeerd worden door bijvoorbeeld Boommarter *Martes martes* (Koning & Koning 2011, Vroege 2012). Buizerds brengen eischalen weg, maar eten ze soms ook op (Nethersole-Thompson & Nethersole-Thompson 1942). Omdat eischalen en -vliezen kostbare mineralen en aminozuren bevatten (Burley & Vadehra 1989), kan het wegwerken van eischalen ook dienen om de behoefte aan die stoffen te bevredigen.

De kans op egg-capping kan ook worden bepaald door de momenten waarop de verschillende eieren in een nest uitkomen. Volgen deze elkaar snel op (synchrone uitkomst) of zijn er grote intervallen (asynchrone uitkomst)? Bij de Buizerd is het uitkomstinterval tussen het eerste en tweede ei in een tweelegsel erg variabel, variërend

van krap een uur tot enkele dagen (pers. med. Rob Bijlsma 2010).

In de literatuur wordt meermalen gezegd dat de eieren elkaar niet kunnen overkappen als zij synchroon uitkomen, en dat egg-capping daarom waarschijnlijk meer voorkomt als de eieren asynchroon uitkomen (Derrickson & Warkentin 1991, Arnold 1992, Hauber 2003). Dit werd niet gestaafd met metingen uit de praktijk. Todd W. Arnold liet mij weten dat hij synchroon had opgevat als 'exact hetzelfde moment', terwijl dat volgens mij in de natuur nauwelijks zal voorkomen. Want ook bij synchroon uitkomende eieren zullen er kleine intervallen zijn, die waarschijnlijk nog groot genoeg zijn voor egg-capping (een gebeurtenis van enkele seconden tot minuten), gesteld dat er nog meer eieren aanwezig zijn.

Rob Bijlsma meldde mij dat egg-capping bij zangvogels (vooral Bonte Vliegenvanger) veel vaker voorkomt dan bij roofvogels. Omdat zangvogeleieren over het algemeen synchroon uitkomen en roofvogeleieren asynchroon, formuleerde hij het effect van synchronie op de egg-cappingfrequentie andersom. Als eieren synchroon uitkomen, zijn er meerdere eischalen tegelijk in de nestkom aanwezig, wat ervoor zorgt dat sommige schalen lang in de nestkom kunnen blijven liggen voordat de ouders deze hebben verwijderd. Hierdoor neemt de egg-cappingskans toe, gegeven dat er nog steeds onuitgekomen eieren in het nest liggen. Rob Bijlsma zag egg-capping vaker bij Sperwer dan bij Buizerd of Havik, waarschijnlijk omdat de eerste drie eieren bij Sperwers vaak min of meer tegelijk uitkomen. Dat legsels van Sperwers groter zijn, zal ook de egg-cappingsfrequentie hebben verhoogd, net als bij zangvogels. Vooral bij zangvogelsoorten met meer dan vijf eieren per legsel treedt het vaker op (pers. med. Rob Bijlsma 2010).

Ook voor het asynchroon uitkomen van eieren zijn meerdere functionele verklaringen bedacht (zie bijvoorbeeld Hahn 1981, Magrath 1990, Slagsvold & Wiebe 2007). Het is lastig om te bepalen hoeveel het risico van egg-capping bijdraagt aan het voordeel van asynchrone uitkomst, en of dit zichtbaar blijft naast de andere verklaringen.

Hoewel asynchrone uitkomst dus een voordeel lijkt te hebben (verlaagde egg-cappingfrequentie), is er ook wat te zeggen voor synchrone uitkomst. Bij synchroon uitkomende eieren zijn de kuikens min of meer volgroeid op het moment dat zij kunnen worden overkapt. De uitkomst hangt dan af van de kracht en energie van het kuiken: kan het een dubbele eischaal breken? Bij asynchroon uitkomende eieren zijn latere kuikens nog niet volgroeid op het moment dat eerdere uitkomen. Overkapping zal dan ook hun groei bemoeilijken, doordat de diffusie van zuurstof door de schaal afneemt. Bovendien wordt de eidop wat stroever naarmate de vliezen uitdrogen en komt deze beter vast te zitten door rotting. Hierdoor zal de uitkomst van overkapt eieren in asynchroon uitkomende legsels kleiner zijn dan in synchroon uitkomende legsels.

Aanbevelingen

Egg-capping is het waard om te worden genoteerd en gepubliceerd, want er is erg weinig bekend over het voorkomen bij de verschillende vogelsoorten. Vermelding van het aantal nestcontroles is cruciaal, omdat overkapt eieren alsnog kunnen uitkomen.

Vanwege de lage frequenties is het goed om veel studies te combineren. Om inzicht te krijgen in relaties met broedgedrag zijn experimenten nodig, want in observaties uit de natuur spelen veel effecten door elkaar heen. Hiermee krijgen we een beter beeld van egg-capping, misschien een logisch neveneffect van eischalen waar maar weinig bij stil is gestaan.

Dank

Rob Bijlsma en Todd W. Arnold worden bedankt voor het meefilosoferen over egg-capping, en Jan van Diermen en Rob Bijlsma voor hun commentaar op een eerdere versie van dit artikel.

Summary

Schreven K.H.T. 2012. Egg-capping: a case in Common Buzzard *Buteo buteo* and evolutionary aspects. *De Takkeling* 20: 126-132.

In a Common Buzzard nest in the Reichswald, a forest in western Germany, an egg cap of a hatched egg was found to be stuck over the remaining unhatched egg (a phenomenon called egg-capping). The fully-grown embryo had been unable to hatch, and consequently had died. The cause of death may have been oxygen deficiency or energy shortage. Egg-capping has been encountered before, but records in the literature are rare and those few report a frequency of occurrence in 0.2-3.0% of nests of various species. Theoretically, many factors may influence egg-capping, but these remain speculative in the face of the lack of experiments. Here, two possible factors are highlighted: egg-capping frequency is likely to be reduced by (quick) egg-shell removal, and by asynchronous hatching since this leaves fewer egg-shells to be removed from the nest at a time (opposing the idea stated in the literature). However, synchronous hatching is supposed to improve hatchability of capped eggs, since embryo growth would be affected less. Raptor researchers are encouraged to note and publish observations of egg-capping, as very little is still known about egg-capping and its evolutionary consequences.

Literatuur

- Arnold T.W. 1992. The adaptive significance of eggshell removal by nesting birds: testing the egg-capping hypothesis. *Condor* 94: 547-548.
- Burley R.W. & Vadehra D.V. 1989. *The Avian Egg: Chemistry and Biology*. John Wiley & Sons, New York.
- Derrickson K.C. & Warkentin I.G. 1991. The role of egg-capping in the evolution of eggshell removal. *Condor* 93: 757-759.
- Hahn C.D. 1981. Asynchronous hatching in the Laughing gull: cutting losses and reducing rivalry. *Anim. Behav.* 29: 421-427.
- Hauber M.E. 2003. Egg-capping is a cost paid by hosts of interspecific brood parasites. *Auk* 120: 860-865.

- Koning F.J. & Koning H.J. 2011. Reproductie van de boommarter. *Tussen Duin & Dijk* 10(4): 16-17.
- Magrath R.D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biol. Rev.* 65: 587-622
- Nethersole-Thompson C. & Nethersole-Thompson D. 1942. Eggshell disposal by birds. *Brit. Birds* 35: 162-169, 190-200, 214-224, 241-250.
- Sandercock B.K. 1996. Egg-capping and eggshell removal by Western and Semipalmated Sandpipers. *Condor* 98: 431-433.
- Slagsvold T. & Wiebe K.L. 2007. Hatching asynchrony and early nestling mortality: the feeding constraint hypothesis. *Anim. Behav.* 73: 691-700.
- Tinbergen N., Broekhuysen G.J., Feekes F., Houghton J.C.W., Kruuk H. & Szulc E. 1962. Egg shell removal by the Black-headed gull, *Larus ridibundus* L.; A behaviour component of camouflage. *Behaviour* 19: 74-117
- Verbeek N.A.M. 1996. Occurrence of egg-capping in birds' nests. *Auk* 113: 703-705
- Vroege J.A. 2012. Buizerd *Buteo buteo* en Boommarter *Martes martes* in het Noord-Kennemerlands Duin. *De Takkeling* 20: 72-75.

Adres: Asserpark 44-8A, 6706 HC Wageningen, kees_schreven@hotmail.com