

Verdeling van de broedinspanning bij Kieviten

**Frank Jongbloed,
Hans Schekkerman
en Wolf Teunissen**

Het uitbroeden van eieren kost een vogel tijd en inspanning, die hij niet kan besteden aan andere activiteiten. Door eendrachtig samen te werken kunnen vogelparen de last verdelen, maar soms heeft een van de partners ook belangen buiten het nest. Kieviten worden vaak beschouwd als monogaam, maar sommige mannetjes hebben meerdere vrouwen. Hoe zijn bij deze soort de broedtaken verdeeld tussen de seksen? Overdag was dat al bestudeerd, maar 's nachts tastten we nog in het duister. Videocamera's werpen hierop nu hun infrarode licht. Big Brother in het weiland.

Drie recente studies naar de broedverdeling bij de Kievit *Vanellus vanellus* concludeerden dat er een duidelijke rolverdeling is tussen de seksen. Mannetjes broeden minder en besteden meer tijd aan balts en het bewaken van hun territorium dan vrouwtjes (Hegyi & Sasvári 1998; Parish & Coulson 1998; Liker & Székely 1999). Omdat ze zijn gebaseerd op gegevens die overdag zijn verzameld, konden deze studies echter niet uitsluiten dat mannetjes hun geringere bijdrage compenseren door 's nachts meer te broeden. Daarom observeerden Lislevand *et al.* (2004) gedurende 19 nachten nesten met een infraroodcamera. Daarbij werd in het donker nooit een broedend mannetje gezien. De capaciteit van de gebruikte accu's was echter beperkt en daardoor kon er niet de hele nacht worden gefilmd.

In het kader van een onderzoek naar effecten van predatie op de weidevogelstand (Teunissen *et al.* 2005) werden videocamera's gebruikt voor het vaststellen van de identiteit van de predators van legsels. De video-opnamen maakten het echter ook mogelijk om het broedgedrag van weidevogels meer in detail te bestuderen. Een selectie van deze beelden is gebruikt om te kijken naar de variatie in nestbezetting over de dag en de verdeling daarbij tussen man en vrouw bij de Kievit. In tegenstelling tot eerdere studies beschrijft dit artikel de broedverdeling tussen de geslachten over het gehele etmaal.

Methoden

Gebieden In het predatie-onderzoek werden in 2004 en 2005 video-opnamen gemaakt in zes gebieden verspreid over Nederland. Voor deze

studie zijn uit elk jaar uit twee gebieden opnamen uitgewerkt: Arkemheen en Leende (2004), en Lange Rypen en Ruinen (2005). Polder Arkemheen (Gld.) grenst aan het Eemmeer en bestaat uit een combinatie van reservaatgrasland in bezit van Staatsbosbeheer en meer en minder extensief gebruikte agrarische graslanden op klei-op-veengrond. Leende is een intensief landbouwgebied in het zuidoosten van Noord-Brabant, bestaande uit een mix van graslanden en akkers. Het ligt voornamelijk op zandgrond en wordt bijna geheel omsloten door bossen en heide. De Lange Rypen is een graslandreservaat van Staatsbosbeheer op veengrond in het Lage Midden van Friesland. De graslanden zijn onder voorwaarden in bruikleen bij pachters, voornamelijk als hooiland. Het studiegebied bij Ruinen is gelegen op de Drentse zandgronden en wordt doorsneden door een beekdal. Het agrarisch gebruik is vrij intensief met een relatief groot aandeel maïssteelt.

Leende en Ruinen kenden een hoge predatiedruk (respectievelijk 70% en 86% van de kievit-legsels gepredeerd), voornamelijk door Vossen *Vulpes vulpes* (Teunissen *et al.* 2005). In Arkemheen en Lange Rypen was de predatiedruk lager (beide 33%).

Videoregistratie en analyse De videobeelden zijn gemaakt met behulp van zwart-wit bulletcamera's (AVR 307R), gekoppeld aan een *time-lapse* VHS-recorder (Sanyo TLS-1960P). De camera was gemonteerd op een stalen pen die op een afstand van 3-5 m ten zuiden van het nest werd geplaatst, zodat het (zon)licht altijd van opzij of van achteren kwam. De camera was voorzien van infrarood-leds waardoor ook



Opstelling van videocamera bij nest van Kievit, Polder Arkemheen, mei 2004 (Harvey van Diek). *Example of video surveillance at Lapwing nest. Infrared cameras were installed 3-5 m from the nest and connected to a time-lapse video recorder to study predation risk and incubation behaviour.*

's nachts opnamen konden worden gemaakt. De recorder registreerde één beeld per seconde (1/24 van de normale opnamesnelheid), waardoor een VHS-band van vier uur in ongeveer vier dagen werd volgespeeld. De capaciteit van de gebruikte accu's was voldoende om de apparatuur gedurende deze periode te voorzien van stroom.

Per gebied zijn vijf videobanden uitgewerkt, elk van een ander nest. In totaal zijn dus van 20 nesten opnamen gebruikt, met een gemiddelde lengte van 3.5 dagen (spreiding 1.6-5.2 dagen) per nest. Door vooral banden te kiezen uit het eerste deel van het broedseizoen zijn opnamen bij vervolglegsels zoveel mogelijk vermeden (13 videobanden opgenomen in april en 7 in mei). Aan de hand van de verwachte uitkomstdatum van de legsels (bepaald met de eidompelmethode, van Paassen *et al.* 1984) is bekeken hoe de opnamen verdeeld waren over de broedperiode van ca. 28 dagen. De geselecteerde banden bleken gelijkmatig verspreid te zijn over deze periode, alleen waren er geen beelden uit de eerste drie dagen van het broeden en de laatste drie dagen voor het uitkomen van de eieren.

Bij het uitwerken van de opnamen zijn de tijdstippen genoteerd waarop vogels het nest verlieten of er op kwamen. Daarbij is onderscheid

gemaakt tussen de seksen, aan de hand van verschillen in kleed (voornamelijk kop- en borsttekening en kuiflengte; Cramp 1983, Byrkjedal *et al.* 1997). Het etmaal is opgedeeld in dag (van 20 minuten voor zonsopgang tot 20 minuten na zonsondergang) en nacht.

Resultaten

Gedrag op het nest Mannen en vrouwen verschilden in de manier waarop het nest benaderd werd. Mannetjes kwamen met de kop opgeheven en de borst vooruit naar het nest. Vrouwtjes kwamen daarentegen onopvallend naar het nest geslopen en gingen snel op de eieren zitten. Bovendien zaten mannetjes ook vrij rechtop en waren ze continu alert op de omgeving, terwijl vrouwtjes plat en onopvallend op het nest zaten, vaak met de kop in de veren. Het minder zwarte kleed van het vrouwtje droeg eraan bij dat ze dan helemaal opging in de omgeving.

In het algemeen broedde het vrouwtje het grootste deel van de nacht en werd ze rond zonsopkomst afgelost. Ze begon dan rond te kijken en te roepen. Als het mannetje niet meteen kwam, vloog het vrouwtje op om direct daarna weer terug te komen, of bleef naar het mannetje roepen. Een paar uur na de ochtend-

Tabel 1. Overzicht van totale nestbezetting, broedinspanning van man en vrouw en het aandeel van de man in het broeden (met standaardfout en spreiding; N=20). *Summary of total nest attentiveness, incubation effort of male and female Lapwings and share of the male in incubation (with standard error and range, N=20).*

Periode van de dag <i>Period of the day</i>	Totale tijd <i>Total time</i> (%)	Vrouw <i>Female</i> (%)	Man <i>Male</i> (%)	Aandeel Man <i>Share Male</i> (%)
Overdag <i>Daytime</i>	76.9 ± 2.7 (52.0 – 94.1)	49.7 ± 3.0 (22.6 – 88.1)	27.2 ± 3.2 (0.0 – 49.0)	34.6 ± 3.8 (0.0 – 63.4)
Nacht <i>Nighttime</i>	95.4 ± 0.7 (89.7 – 98.8)	88.3 ± 3.5 (36.1 – 98.8)	7.2 ± 3.2 (0.0 – 53.5)	7.7 ± 3.5 (0.0 – 59.7)
Hele etmaal <i>Whole day</i>	83.5 ± 1.9 (65.0 – 94.9)	63.8 ± 2.3 (45.0 – 89.6)	19.8 ± 2.4 (0.0 – 40.5)	23.4 ± 2.7 (0.0 – 47.4)

aflossing kwam het vrouwtje de plaats op het nest weer overnemen van het mannetje.

Nestbezetting algemeen Omdat er geen significante verschillen waren in de totale bezetting van kievitnesten tussen de twee onderzoeksjaren (Mann-Whitney U-test: $Z=-1.81$, $P=0.07$, $N=20$) en tussen de vier gebieden (Kruskal-Wallis test: $X^2_3=4.26$, $P=0.24$), zijn alle gegevens in de analyse samengevoegd. Er is ook gekeken of nestbezetting verschilde tussen de twee gebieden met hoge predatiedruk en de twee met lage predatiedruk, maar dit bleek niet het geval te zijn ($Z=-0.605$, $P=0.55$).

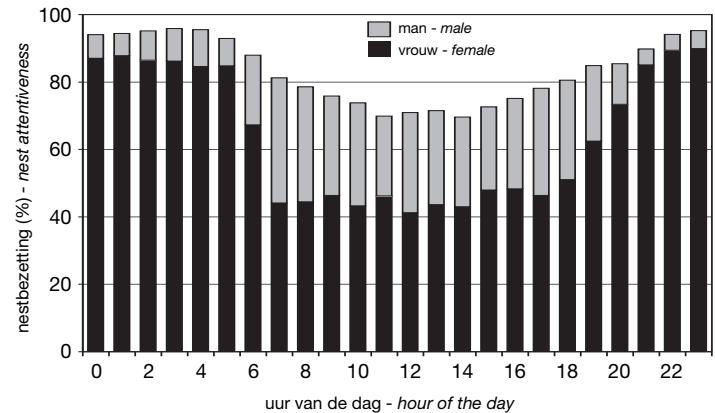
Over 24 uur gerekend werd een kievitnest gemiddeld 83.5% van de tijd bebroed (tabel 1). Overdag werd significant minder gebroed dan 's nachts (nestbezetting gemiddeld respectievelijk 76.9% en 95.4%, $Z=3.92$, $P<0.001$). De nestbezetting vertoonde een sinusvormig verloop over het etmaal (figuur 1). In de nacht bleef het aandeel van de tijd dat het nest bezet was toenemen tot een uur of vijf in de morgen, waarna het vervolgens afnam. De nestbezetting was

het laagst op het midden van de dag, en steeg daarna weer.

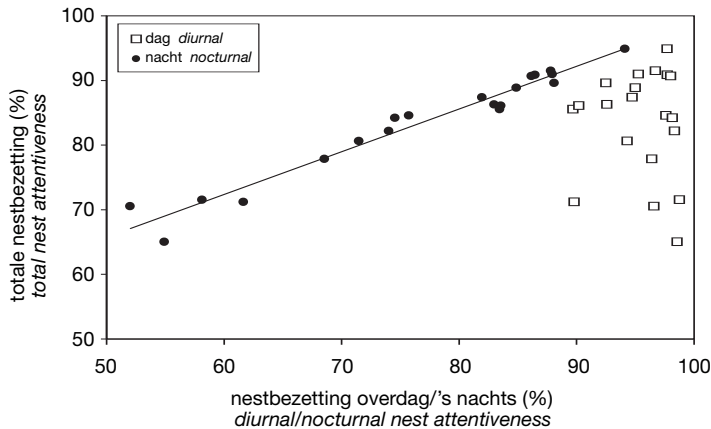
De totale nestbezetting werd vooral bepaald door de bebroedingsduur overdag. 's Nachts werden de nesten nagenoeg constant bebroed en de totale nestbezetting werd hierdoor nauwelijks beïnvloed (figuur 2).

Verdeling tussen de seksen Bij 18 van de 20 nesten nam het mannetje deel aan het broeden, maar bij twee paartjes was dit niet het geval. Gerekend over het gehele etmaal broedden vrouwtjes gemiddeld 64% van de tijd (77% van de gezamenlijke broedinspanning) en mannetjes 20% (23% van de gezamenlijke inspanning; tabel 1).

Mannetjes werden ook 's nachts broedend aangetroffen, maar er was een duidelijk verschil in de broedinspanning van de twee seksen tussen de dag en de nacht. Overdag nam het mannetje 35% van de gezamenlijke broedtijd voor zijn rekening, maar 's nachts slechts 8%. Het aandeel van het mannetje in de broedinspanning nam na zonsopgang flink toe en na zons-



Figuur 1. Broedverdeling tussen man en vrouw over het etmaal. *Division of incubation effort between male and female over 24 hours.*



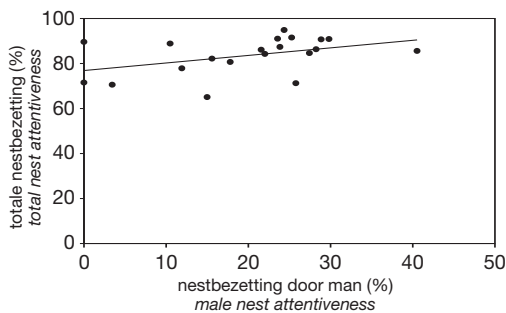
Figuur 2. Verband tussen de nestbezetting overdag (stippen) en 's nachts (vierkantjes) en de totale nestbezetting over het etmaal (lineaire regressie: dag $R^2=0.96$, $P<0.001$, nacht $R^2<0.01$, $P=0.79$). Effect of daytime (dots) and nighttime incubation (squares) on total incubation.

ondergang weer af (figuur 1). Bij tien van de 20 paartjes broedde het mannetje 's nachts helemaal niet. Vrouwjes broedden 's nachts juist meer dan overdag: 88% van de nacht tegen 50% van de dag (tabel 1).

Vrouwjes broedden langer wanneer hun mannetje weinig broedinspanning leverde (correlatie $r_{18}=-0.68$, $P<0.001$). De totale nestbezetting nam wel iets toe naarmate het mannetje meer broedde, maar minder steil dan zou zijn te verwachten als vrouwjes een geringe bijdrage

van hun mannetje niet zouden compenseren door zelf langer te broeden (figuur 3).

Lengte van broedbeurten De nacht werd gekenmerkt door lange broedbeurten (tabel 2). Een nachtelijke broedbeurt van een vrouwje duurde gemiddeld ongeveer 133 minuten, van een mannetje ca. 46 minuten. Overdag waren de broedbeurten een stuk korter, gemiddeld zo'n 25 minuten voor vrouwjes en nagenoeg even lang voor mannetjes (24 minuten).



Figuur 3. Verband tussen de totale nestbezetting (gehele etmaal) en de broedinspanning van het mannetje op 20 Kievitnesten. Als vrouwjes de variatie in de bijdrage van mannetjes niet zouden compenseren, en altijd even lang broeden, zou dit verband een hellingshoek van 1 hebben. Als de vrouwjes de variatie volledig zouden compenseren zou het verband vlak zijn (hellingshoek = 0). De regressielijn door de waarnemingen ($y=76.9+0.34x$, $R^2=0.14$) ligt daar tussenin (hellingshoek = 0.34), maar verschilt sterker van de verwachting bij 'geen compensatie' ($P<0.001$) dan van die bij 'volledige compensatie' ($P=0.06$). Relationship between total nest attentiveness and incubation effort by the male at 20 Lapwing nests. The regression line through the observations (slope = 0.34) is closer to the relationship expected if females compensate fully for male effort (slope = 0, $P=0.06$) than to the relationship expected if females do not compensate at all (slope = 1, $P<0.001$).

Discussie

Broedinspanning Lange onderbrekingen van de bebroeding, waardoor de eitemperatuur beneden een kritieke waarde komt, resulteren in het stagneren van de groei van het embryo en verlengen de totale broedduur (Webb 1987, Grønstøl 2003). Dit heeft mogelijk nadelige effecten op het uitkomen van de eieren en de conditie van de kuikens. Daarnaast betekent een toename van de broedduur ook een langere blootstelling van het legsel aan predatie. Kieviten zouden dus moeten proberen hun nest zo constant mogelijk te bebroeden. 's Nachts koelen onbedekte eieren sneller af dan overdag, en we zien dan ook dat de nesten 's nachts het meest constant bezet waren (95% tegen 77% overdag), met lange broedbeurten en weinig onderbrekingen.

De totale broedinspanning (84% van het etmaal) was verre van gelijk verdeeld over de seksen. Het vrouwje nam hiervan gemiddeld ongeveer drie maal zo veel voor haar rekening als het mannetje. De broedinspanning door het mannetje overdag (27% van de tijd), kwam vrij nauw overeen met wat is gevonden in eerdere studies

Tabel 2. Overzicht van de duur van individuele broedbeurten (gemiddelde met standaard fout en spreiding in minuten, N=20). *Summary of lengths of incubation shifts (average with standard error and range in minutes).*

Periode van de dag <i>Period of the day</i>	Vrouw <i>Female</i>		Man <i>Male</i>	
Overdag <i>Daytime</i>	25.3 ± 1.6	(16.0 - 38.0)	24.2 ± 1.6	(14.2 - 36.1)
Nacht <i>Nighttime</i>	133.5 ± 14.2	(32.7 - 294.2)	46.4 ± 12.3	(12.4 - 132.3)
Hele etmaal <i>Whole day</i>	47.3 ± 3.4	(19.7 - 71.7)	26.2 ± 1.5	(14.2 - 36.6)

in Noorwegen (19%, Lislevand *et al.* 2003) en Hongarije (25%, Hegyi en Sasvári 1998).

Tot nu toe zijn er nog maar weinig studies gedaan aan het nachtelijke broedgedrag van Kieviten. In een Noors onderzoek werd geen enkel mannetje 's nachts broedend aangetroffen, en de nachtelijke nestbezetting door vrouwtjes was in dat onderzoek gemiddeld 95%, vergelijkbaar met de totale nachtelijke bezetting in onze studie (Lislevand *et al.* 2004). De Noorse onderzoekers konden echter niet uitsluiten dat mannetjes wegbleven bij het nest vanwege de gebruikte apparatuur. Daarnaast was de capaciteit van de accu's niet toereikend om de hele nacht opnamen te maken, terwijl het broedaandeel van de mannen juist gedurende de nacht toeneemt (figuur 1). Wij hebben nu dus vastgesteld dat kievitmannetjes wel degelijk 's nachts broeden. Slechts de helft van de mannetjes deed dit echter, en hun bijdrage aan de totale nachtelijke bebroeding was gering.

Variatie tussen paren Er waren tussen de nesten aanzienlijke verschillen in de broedverdeling tussen man en vrouw. Zo nam bij twee nesten het mannetje helemaal niet deel aan het broeden, en broedde hij op zes andere nesten minder dan 20% van de tijd (figuur 3). Van de Kievit is bekend dat 20-50% van de mannetjes met meerdere (maximaal vier) vrouwtjes gepaard is (Berg 1993, Byrkjedal *et al.* 1997, Parish *et al.* 1997, Hafsmo *et al.* 2001). Ook in Nederland is polygamie bij Kieviten waarschijnlijk niet ongewoon (Rinkel 1940, Tolman 1969), hoewel nauwelijks bestudeerd. Omdat polygame mannetjes hun broedinspanning verdelen over meerdere nesten is hun bijdrage per nest kleiner dan wanneer het mannetje met één vrouwtje is gepaard (Grønstøl 2003, Liker & Székely 1999). Van de door ons geobserveerde nesten was niet bekend of de mannetjes maar één, of meerdere vrouwtjes hadden. Van de mannetjes die helemaal niet of slechts weinig (<20%) broedden kan dus niet gezegd worden of dit kwam doordat ze polygaam waren of door

andere redenen. Een aandeel van rond de 30% polygame mannetjes zou echter goed passen in het beeld dat naar voren komt uit de buitenlandse studies.

Kievitmannetjes met twee vrouwtjes brengen ongeveer twee maal zo veel kuikens groot als monogame mannetjes (Parish & Coulson 1998). Zo'n grote verbetering kunnen mannetjes niet bereiken door meer te broeden op één nest. Wellicht broeden mannetjes dus zo weinig omdat ze hun tijd beter kunnen besteden aan pogingen om een extra partner aan te trekken. De vrouwtjes missen de mogelijkheid om in meerdere nesten broedsucces te behalen, en hebben er daardoor meer belang bij hun eigen eieren zo goed mogelijk te bebroeden. Dat zien we ook gebeuren: de vrouwtjes compenseerden een geringere bijdrage van hun mannetje voor het grootste deel, door zelf langer te broeden. Ook in een Noorse studie compenseerden de vrouwtjes de variatie in de bijdrage van hun partner. Dat lijkt resultaat te hebben: het broedsucces van vrouwtjes met een bigame man leek in Noorse en Britse studies weliswaar iets kleiner dan dat van vrouwtjes met een monogame partner, maar de verschillen waren niet significant (Grønstøl 2003, Parish & Coulson 1998).

Waarom broeden mannen nauwelijks 's nachts? De reden waarom kievitmannetjes hun bijdrage aan het broeden grotendeels beperken tot de daglichtperiode is onduidelijk. Misschien zijn vrouwtjes simpelweg beter in staat om de eieren warm te houden in de koude nacht. Het is bekend van andere vogelsoorten dat er verschil kan bestaan in broedefficiëntie tussen de seksen (Kleindorfer *et al.* 1995), bijvoorbeeld door verschil in de ontwikkeling van de broedvlek. Zo'n verschil kan echter ook een evolutionair gevolg zijn van de broedverdeling, in plaats van een oorzaak. Het blijft dan uiteindelijk nog steeds de vraag waarom dit zo is ontstaan.

De tijd die wordt doorgebracht op het nest kan niet worden besteed aan andere activiteiten

zoals voedselzoeken of het werven van extra partners. Daarnaast kan stilzitten op een nest het risico verhogen om gegrepen te worden door een predator (vooral 's nachts, door zoogdieren). Waarschijnlijk bepalen verschillen tussen mannen en vrouwen in de hoogte van deze 'kosten' van overdag en 's nachts broeden mede hoe de broedinspanning over het etmaal wordt verdeeld. Door ook te bekijken hoe deze verdeling uitvalt bij andere steltlopersoorten (tabel 3), valt wellicht af te leiden welke factoren daarbij een rol spelen.

Bij veel soorten steltlopers uit de strandloperfamilie (*Scolopacidae*) zijn mannetjes kleiner dan vrouwtjes. Het zou kunnen dat ze daardoor gemakkelijker op het laatste moment aan een 's nachts bij het nest opduikend zoogdier ontsnappen dan de grotere en mogelijk wat langzamere vrouwtjes. Dat telt wellicht vooral bij de grotere soorten die sowieso wat minder vlug zijn. Bij de plevieren (*Charadriidae*) verschillen mannetjes en vrouwtjes echter niet of nauwelijks in grootte. Een verschil tussen de seksen in het predatierisico van nachtelijk broeden kan dus bij de strandloperachtigen wel een rol spelen, maar bij de Kievit en andere plevieren niet. Daarmee in overeenstemming broedt juist bij de grotere *Scolopacidae* (Wulp *Numenius arquata*, Grutto *Limosa limosa*, Tureluur *Tringa totanus* en Groenpootruiter *T. nebularia*) 's nachts

vooral het mannetje, maar bij de kleine Bonte Strandloper *Calidris alpina* vooral het vrouwtje. Bij de goudplevieren en de Kievit broedt 's nachts overwegend het vrouwtje, bij de kleinere plevierensoorten beide partners of juist het mannetje (tabel 3).

Kievitmannetjes kunnen dankzij hun bredere vleugels beter manoeuvreren dan de vrouwtjes, en zijn hierdoor beter in staat om indringers weg te jagen. Dit kunnen zowel predators zijn als andere Kieviten. Het broeden zou dus als een secundaire taak van het mannetje kunnen worden opgevat. Bovendien proberen mannetjes ook tijdens de broedperiode nog extra partners aan te trekken, onder andere door het uitvoeren van acrobatische baltsvluchten (Parish & Coulson 1998, Hafsmo *et al.* 2001). Lislevand *et al.* (2003) vonden dat de vliegactiviteit sterk afnam na zonsondergang en bovendien werd er ook geen baltsgedrag waargenomen in het donker. Het mannetje verbruikt dus overdag veel energie bij balts en territoriumverdediging en besteedt daarnaast ook nog tijd aan het broeden, zodat juist hij er baat bij heeft om 's nachts te foerageren. Plevieren kunnen relatief goed zien in het donker (Piersma 1996) en regenwormen, het hoofdvoedsel van Kieviten, zijn vooral 's nachts bovengronds actief (Edwards & Loft 1993). Zo komen Kieviten buiten de broedtijd 's nachts aan meer dan de helft van hun dagelijk-

Tabel 3. Broedverdeling tussen de seksen bij steltlopers. M betekent dat (vooral) het mannetje broedt in het betreffende dagdeel, V dat (vooral) het vrouwtje broedt. (+M) betekent dat het mannetje een substantiële bijdrage levert, maar minder dan het vrouwtje. Soorten waarbij het vrouwtje of het mannetje alle broedinspanning alleen levert zijn niet opgenomen. *Sexual division of incubation in some wader species. M denotes that (predominantly) the male incubates in this part of the day, V indicates that (predominantly) the female incubates. Species in which either the female or the male performs all the incubation are not included in the table.*

Soort <i>Species</i>	Nacht <i>Night</i>	Day <i>Day</i>	Bron <i>Source</i>
Plevieren <i>Charadriidae</i>			
Kievit <i>Vanellus vanellus</i>	V	V(+M)	deze studie
Goudplevier <i>Pluvialis apricaria</i>	V	M	Byrkjedal & Thompson 1998
Amerikaanse Goudplevier <i>P. dominica</i>	V	M	Byrkjedal & Thompson 1998
Aziatische Goudplevier <i>P. fulva</i>	V	M	Byrkjedal & Thompson 1998
Zilverplevier <i>P. squatarola</i>	V	M	Byrkjedal & Thompson 1998
Killdeerplevier <i>Charadrius vociferus</i>	M	V	Warnock & Oring 1996
Bontbekplevier <i>C. hiaticula</i>	M+V	M+V	Wallander 2003
Kleine Plevier <i>C. dubius</i>	M+V	M+V	Glutz <i>et al.</i> 1975
Strandplevier <i>C. alexandrinus</i>	M	V	Glutz <i>et al.</i> 1975
Strandloperachtigen <i>Scolopacidae</i>			
Bonte Strandloper <i>Calidris alpina</i>	V	M	Heldt 1966, Soikelli 1974
Grutto <i>Limosa limosa</i>	M	V	Glutz <i>et al.</i> 1977, Haverschmidt 1963
Wulp <i>Numenius arquata</i>	M	V	J.L. Mulder & A.H. Swaan ongepubl.
Tureluur <i>Tringa totanus</i>	M	V(+M)	Glutz <i>et al.</i> 1977
Groenpootruiter <i>T. nebularia</i>	M	V	Glutz <i>et al.</i> 1977

Geen van bovenstaande overwegingen kan echter alle variatie in broedverdeling tussen de steltlopersoorten verklaren. Wellicht zijn er dus ook nog andere factoren in het spel.



se energiebehoefte (Gillings 2003). Alleen in koude nachten, wanneer het energieverbruik extra hoog is en de verwachte voedselopname laag, wordt er minder gevoerageerd (Gillings *et al.* 2005). Het is mogelijk dat Kieviten ook in de broedtijd 's nachts met meer succes kunnen foerageren dan overdag, maar dat is voor zover wij weten nog nooit onderzocht. Hoewel het daardoor ook voor vrouwtjes voordeliger zou kunnen zijn om 's nachts te foerageren, hebben zij meer te verliezen als het nest 's nachts onbezet is: in tegenstelling tot een deel van de mannetjes hebben zij immers 'al hun eieren in één mandje gelegd'.

Territoriumverdediging speelt ook een rol voor mannetjes van de meeste andere steltlopersoorten in tabel 3, ook die waarbij juist het mannetje 's nachts broedt. Deze soorten zijn echter monogaam (met de Strandplevier *Charadrius alexandrinus* als gedeeltelijke uitzondering) en het werven van extra partners is voor hen dus minder belangrijk. Daarnaast ligt het voor Wulp en Grutto, die overwegend op de tast naar bodemfauna zoeken, niet voor de hand dat de foerageeromstandigheden 's nachts beter zijn dan overdag. Dat geldt wellicht ook voor Tureluur, Groenpootruiter en de kleinere plevierensoorten, die in de broedtijd een groter aandeel insecten in het dieet hebben. Mannetjes van deze soorten zijn daarom wellicht beter in staat dan kievitmannen om in de broedperiode overdag in hun energiebehoefte te voorzien. Zij zouden het zich dus beter kunnen veroorloven om 's nachts te broeden.

Dankwoord

Het videomateriaal was afkomstig van het onderzoek naar de effecten van predatie op de weidevogelstand, door Sovon Vogelonderzoek Nederland, Alterra en Landschapsbeheer Nederland (Teunissen *et al.* 2005). Dat onderzoek werd gefinancierd door de provincies Drenthe, Flevoland, Friesland, Gelderland, Noord-Brabant, Noord-Holland, Overijssel en Zeeland, de Unie van Landschappen, Vogelbescherming Nederland, Natuurmonumenten, Staatsbosbeheer en het ministerie van LNV. Het inspannende gesleep met de opnameapparatuur en de accu's werd uitgevoerd door Frank Majoor, Frank Willems en Leo van den Bergh.

Literatuur

- Berg, Å. 1993. Habitat selection by monogamous and polygamous Lapwings on farmland – the importance of foraging habitat and suitable nest sites. *Ardea* 81: 99-105.
- Byrkjedal I., G.B. Grønstøl, K.M. Pedersen, H. Sandvik & S. Stalheim 1997. Mating systems and territorial quality in lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis* 139: 129-137.
- Byrkjedal, I. & D. Thompson 1998. *Tundra Plovers*. T. & A.D. Poyser, London.
- Cramp S. (ed.) 1983. *Birds of the Western Palearctic* 3. Oxford.
- Edwards C.A. & J.R. Lofty 1993. *Biology of Earthworms*. Chapman & Hall, London.
- Gillings S. 2003. Diurnal and nocturnal ecology of golden plovers *Pluvialis apricaria* and lapwings *Vanellus vanellus* wintering on arable farmland. Ph.D. dissertation, University of East Anglia, Norwich.
- Gillings S., R.J. Fuller & W.J. Sutherland 2005. Diurnal studies do not predict nocturnal habitat choice and site selection of European Golden-Plovers (*Pluvialis apricaria*) and Northern Lapwings (*Vanellus vanellus*). *Auk* 122: 1249-1260.
- Glutz von Blotzheim, U.N., K.M. Bauer & E. Bezzel 1975. *Handbuch der Vogel Mitteleuropas*. Band 6 (1.Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Glutz von Blotzheim, U.N., K.M. Bauer & E. Bezzel 1977. *Handbuch der Vogel Mitteleuropas*. Band 6 (2.Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Grønstøl G. 2003. Mate-sharing costs in polygynous Northern Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis* 145: 203-211.
- Hafsmo J.E., I. Byrkjedal, G.B. Grønstøl & T. Lislevand

2001. Simultaneous tetragyny in Northern Lapwing *Vanellus vanellus*. *Bird Study* 48: 124-125.
- Haverschmidt, F. 1963. The Black-tailed Godwit. E.J. Brill, Leiden.
- Hegyí Z. & L. Sasvári 1998. Parental condition and breeding effort in waders. *Journal of Animal Ecology* 67: 41-53.
- Heldt R. 1966. Zur Brutbiologie des Alpenstrandläufers. *Corax* 1: 173-188.
- Kleindorfer S., B. Fessl & H. Hoi 1995. More is not always better: male incubation in two *Acrocephalus* warblers. *Behaviour* 132: 607-625.
- Liker A. & T. Székely 1999. Parental behaviour in the Lapwing, *Vanellus vanellus*. *Ibis* 141: 608-614.
- Lislevand T., I. Byrkjedal, G.B. Grønstøl, J.E. Hafsø, G.R. Kallestad & V.A. Larsen 2004. Incubation behaviour in Northern Lapwings: nocturnal incubation and possible importance of breeding quality. *Ethology* 110: 177-192.
- van Paassen A.G., D.H. Veldman & A.J. Beintema 1984. A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl* 35: 173-178.
- Parish, D.M.B., P.S. Thompson & J.C. Coulson 1997. Mating systems in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis* 139: 138-143.
- Parish D.M.B. & J.C. Coulson 1998. Parental investment, reproductive success and polygyny in the lapwing, *Vanellus vanellus*. *Animal Behaviour* 56: 1161-1167.
- Piersma T. 1996. Family Charadriidae (plovers). In: J. Del Hoyo, A. Elliot & J. Sargatal (eds). *Handbook of the Birds of the World*, Vol.3. pp. 384-409. Lynx Edicions, Barcelona.
- Rinkel G.L. 1940. Waarnemingen over het gedrag van de Kievit (*Vanellus vanellus* L.) gedurende de broedtijd. *Ardea* 29: 108-147.
- Soikkeli M. 1974. Size variation of breeding Dunlins in Finland. *Bird Study* 21: 151-154.
- Teunissen W.A., H. Schekkerman & F. Willems 2005. Predatie bij weidevogels. Sovon-onderzoeksrapport 20005/11. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen. Alterra-rapport 1292, Alterra, Wageningen.
- Tolman R. 1969. De Kievit. Bosch & Keuning, Baarn.
- Wallander J. 2003. Sex roles during incubation in the Common Ringed Plover. *Condor* 105: 378-381.
- Warnock N. & L.W. Oring 1996. Nocturnal nest attendance of Killdeer: more than meets the eye. *Auk* 113: 502-504.
- Webb D.R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89: 874-898.
- Frank Jongbloed,
Haarweg 25, 6709 PH Wageningen;
frjongbloed@gmail.com
Hans Schekkerman,
Alterra, Postbus 47, 6700 AA Wageningen,
thans Nederlandse Ringcentrale, Postbus 40,
6666 ZG Heteren;
h.schekkerman@nioo.knaw.nl
Wolf Teunissen, Sovon Vogelonderzoek
Nederland, Rijksstraatweg 178, 6873 DG Beek-
Ubbergen;
wolf.teunissen@sovon.nl

Division of incubation effort in Lapwings *Vanellus vanellus*

We used video surveillance to study incubation behaviour in Lapwings at 20 nests at four sites in The Netherlands. Infrared videocameras were installed at 3-5 m from the nests and connected to a time-lapse video recorder set at one image per second. One tape, containing on average 3.5 days of continuous observation, was analysed for each nest, and times and sex of birds leaving and entering the nest were recorded.

Overall, nests were incubated for 84% of the time, with higher occupancy rates during the night (95%) than during daytime (77%, Fig. 1; Tab. 1). Males took care of 35% of the diurnal, but only 8% of the nocturnal incubation effort. Only at ten of the 20 nests did males incubate at night, and at two nests the male was not seen incubating at all. Incubation shifts were longer at night than during daytime (Tab. 2).

Total incubation was determined largely by daytime incubation, because incubation at night was nearly constant (Fig. 2). Total nest attentiveness tended to increase slightly with male incubation effort, but females compensated most of the lack of contribution by their males by incubating more (Fig. 3). Male status (monogamous or polygamous) was not known in our study.

Males probably incubate less than females because they have more to gain by spending time to attract additional mates, while females can only enhance their breeding success by increasing incubation effort. We hypothesise that the fact that males limit their contribution to incubation largely to the daytime might be explained by mate attraction and territory defence competing with feeding time during the day, and foraging success possibly being higher at night due to greater surface-activity of earthworms.