

De chemie tussen ouder en kuiken: stabiele isotopen verraden de herkomst van de eieren van arctische broedvogels

Marcel Klaassen

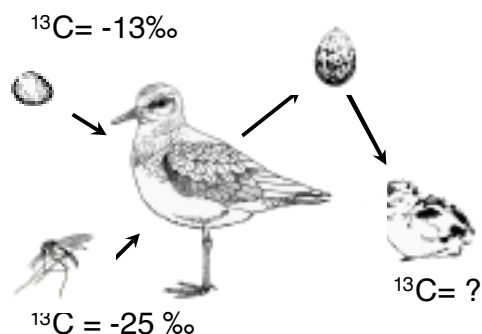
*Nederlanders staan erom bekend: aardappels, potten pinda-
kaas en koffie gaan mee op vakantie. Maar dat kan alleen als de
kofferbak groot genoeg is. Rugzak- en fietstoeristen moeten zich
redden met de lokale waar. Vergelijkbare verschillen in vakantie-
strategieën komen ook voor bij trekvogels op weg naar hun
broedgebied. Als de tank niet helemaal leeg is bij aankomst kun-
nen ze met de resterende reserves een snelle start maken met
de eileg. Dit heeft voordelen voor arctische broedvogels, die te
maken hebben met korte zomers waarin elke dag telt. Als ze
echter 'leeggevlogen' aankomen zullen ze eerst bij moeten eten
om een legsel te kunnen produceren. Dat kan alleen als er op de
toendra al wat te eten is. De vraag welke van deze twee strate-
gieën steltlopers erop nahouden kon worden beantwoord door
onderzoek aan isotopenratio's in dons van kuikens en veren van
hun ouders.*

Een groot aantal trekvogels die Nederland als pleisterplaats aandoen of er overwinteren broeden in arctische regionen. Zo hoog in het Noorden zijn de zomers kort. Dat betekent dat na aankomst in het broedgebied er maar weinig tijd beschikbaar is voor de voortplanting en de voorbereidingen voor de weg terug naar de overwinteringsgebieden. Voor arctisch broedende vogels lijkt dus grote haast geboden om zo snel mogelijk na aankomst in het broedgebied de eieren te leggen. Voor zowel arctische ganzen als steltlopers is dan ook gesuggereerd dat ze 'kapitaalbroeders' zijn (Ryder 1970; Ankney & MacInnes 1978; Drent & Daan 1980; Ebbinge *et al.* 1982; Davidson & Evans 1988). Ze zouden vóór en tijdens de trek, afgezien van de reserves nodig voor het vliegen, extra reserves aanleggen om een snelle start te kunnen maken bij aankomst in het broedgebied. Bij voorkeur zouden genoeg reserves mee aan boord genomen worden om op de eerste sneeuwvrije plekjes in het broedgebied meteen de eieren te kunnen leggen, onafhankelijk van het lokale voedselaanbod. De alternatieve strategie is die van 'inkomenbroeders'. Inkomenbroeders komen 'leeg' aan in het broedgebied en moeten eerst op zoek naar voedsel alvorens hun legsel te kunnen maken. Op het eerste gezicht geen handige strategie voor arctische broedvogels onder tijdsdruk. Inderdaad werden

bij vrouwtjes van Sneeuwganzen *Anser caerulescens*, die bij aankomst in het broedgebied bij de Hudsonbaai werden geschoten, al bijna volledig ontwikkelde follikels aangetroffen (Ankney & MacInnes 1978). Dat is natuurlijk erg suggestief. Maar het is ook mogelijk dat deze dieren zich al iets ten zuiden van het onderzoeksgebied hadden rondgegeten. Voorts zouden we niet alleen van Sneeuwganzen maar ook voor andere arctische broedvogels willen weten of ze al dan niet kapitaalbroeders zijn. En, naast mogelijke logistieke problemen bij het vinden en vangen van broedvogels direct na aankomst in het broedgebied, zou het mooi zijn als er een wat elegantere en meer diervriendelijke manier bestond om te onderzoeken of arctische broedvogels extra reserves van ver meebrengen om daarmee een snel begin van de leg te garanderen. Met name voor arctisch broedende steltlopers wilden we dit graag weten, om onder andere een antwoord te krijgen op de vraag of de kwaliteit van pleisterplaatsen in Nederland een directe invloed heeft op het broedsucces in de Arctis.

Ontmaskeren van strategieën met behulp van stabiele isotopen

We stelden ons de vraag of we op de één of andere manier zouden kunnen vaststellen waar



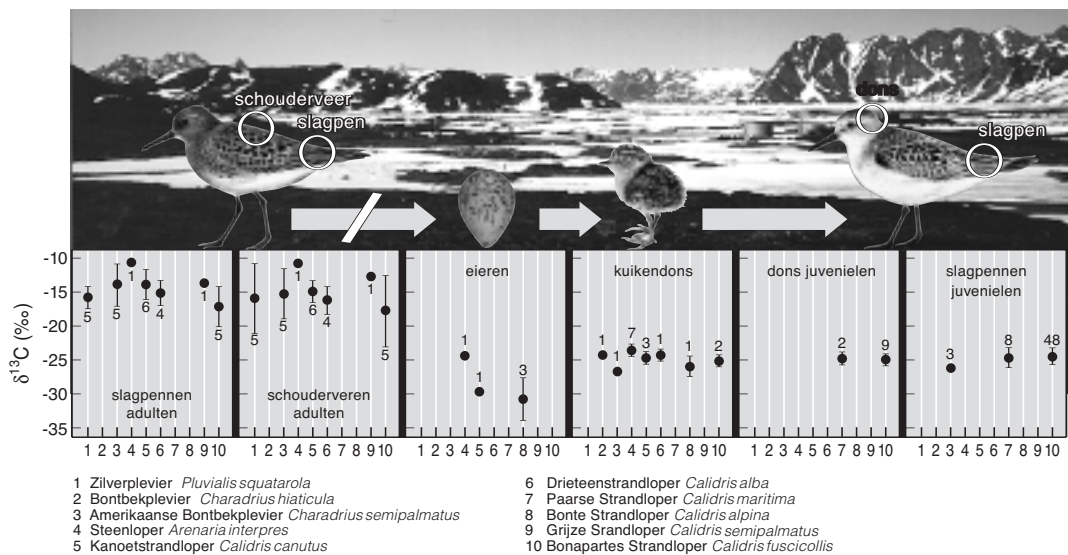
Figuur 1. De isotopenratio van het voedsel dat een steltlopervrouwtje eet vindt je uiteindelijk ook in haar kuikens terug. Zou deze steltloper een kapitaalbroeder zijn en dus de eieren en het kuiken dat daar uitkomt geproduceerd zijn van estuarien voedsel, dan zouden deze een isotopenratio van ongeveer -13‰ hebben. In het geval ze een inkomenbroeder is en voedsel op de toendra gebruikt om haar eieren te maken dan zal die isotopenratio rond de -25‰ liggen. *The isotope ratio of the food of a female wader also shows up in her chicks. If the wader is a capital breeder the eggs and chicks should have an isotope ratio of about -13‰ . In case the wader is an income breeder that uses food originating from the tundra to produce the eggs the isotope ratio will be c. -25‰ .*

voedingsstoffen vandaan komen die gebruikt zijn bij het maken van eieren. Metingen aan de isotopenratio van koolstof in eieren en kuikens leek hiervoor een veelbelovende methode. Van het koolstofatoom bestaan een aantal varianten of isotopen zoals het 'normale' koolstof-12 (^{12}C) en het ietwat zwaardere koolstof-13 (^{13}C) welke één neutron meer heeft. ^{13}C is stabiel (niet radio-actief) en komt gewoon in de natuur

voor, zij het in veel geringere hoeveelheden dan ^{12}C . Het kleine verschil in massa tussen ^{12}C en ^{13}C zorgt er voor dat de moleculen waarin ze zijn ingebouwd soms net iets anders reageren in fysische en chemische processen. Zo kan het gebeuren dat sommige planten naar verhouding meer koolzuurgas met koolstof-13 ($^{13}\text{CO}_2$) vastleggen dan andere planten. Estuariene benthische algen, waarmee de wadbodem bedekt is,



In tegenstelling tot eerdere hypothesen, zijn veel steltlopers, zoals deze Kleine Strandloper, 'inkomenbroeders' (Rob Felix). *Contrary to common belief, research on stable isotopes showed that arctic waders like Little Stint are 'income breeders'.*



Figuur 2. Koolstofisotopenratio's in veren, (verlaten) eieren en dons van een aantal arctisch broedende steltlopers verzameld in Noord-Canada en op Groenland (Klaassen *et al.* 2001). De slagpennen van volwassen dieren zijn aangemaakt tijdens de winter en de schouderveren tijdens de trek (data zijn gemiddelden $\pm$ SD). De isotopenratio's in deze veren duiden op een estuarien dieet. De isotopenratio's in eieren, kuikendons, donsrestanten op het verenkleed van vliegvlugge juvenielen en slagpennen van juvenielen wijzen op een terrestrisch toendra dieet. Figuur naar Klaassen *et al.* 2001. *Carbon isotope ratios in feathers, (abandoned) eggs and natal down of a number of arctic breeding waders collected in northern Canada and Greenland (Klaassen et al. 2001). The primaries of adult birds were produced during winter and the shoulder feathers during migration (data represent means $\pm$ SD). Isotope ratios in these feathers correspond with an estuarine diet. Isotope ratios in eggs, natal down and down remains of juveniles correspond with a terrestrial diet. Figure after Klaassen et al. 2001.*

hebben een grote voorkeur voor $^{13}\text{CO}_2$ in vergelijking met de meeste andere primaire producenten (algen en planten). Dat betekent dat alle dieren die direct of indirect afhankelijk zijn van benthische algen ook relatief veel ^{13}C , ofwel een hoge koolstofisotopenratio ($\delta^{13}\text{C}$; zie appendix 1), hebben.

Veel arctisch broedende steltlopers maken tijdens de winter en de trek gebruik van kust en wad waar ze allerlei schelpjes, krabben, wormpjes en andere ongewervelden eten (die op hun beurt weer benthische algen hebben gegeten). Tijdens het broedseizoen ziet hun habitat er echter ineens heel anders uit en biedt de toendra voedsel, veelal insecten en spinnen, dat overwegend een veel lagere $\delta^{13}\text{C}$ heeft dan het voedsel tijdens de winter en de trek. Als deze steltlopers kapitaalbroeders zouden zijn, zouden ze extra reserves aanleggen met estuarien voedsel dat typisch een $\delta^{13}\text{C}$ van rond de 13 ‰ heeft. De eieren die ze in het broedgebied leggen zouden daarmee uiteindelijk ook een $\delta^{13}\text{C}$ hebben van ongeveer 13 ‰ evenals de kuikens die uit die eieren komen (figuur 1). Een heel ander verhaal wordt het indien deze steltlopers

geen kapitaal- maar inkomenbroeders zijn. In dat geval worden de eieren van toendravoedsel met een isotopenratio van naar verwachting 25 ‰ geproduceerd en de kuikens die daar uit komen zouden eveneens ongeveer zo'n isotopenratio moeten hebben.

De proef op de som

Tijdens een Zweedse expeditie naar arctisch Canada in 1999, en in twee broedseizoenen in het noordoosten van Groenland in 1999 en 2000, waren we in staat om van een aantal steltlopersoorten nesten te lokaliseren en de broedende ouders evenals een aantal kuikens te vangen (Klaassen *et al.* 2001). Van alle ouders werd een klein stukje van een armpen en van een schouderveer geknipt. Aangenomen dat de armpennen tijdens het overwinteren en de schouderveren tijdens de trek zijn gemaakt dienden deze monsters om te controleren of deze steltlopers inderdaad gebruik maken van estuariene habitats tijdens deze periodes. Van alle kuikens werden een paar donsveertjes verzameld. Aan de hand van de $\delta^{13}\text{C}$ waarden van



'Kapitaalbroeders' komen vooral voor bij grotere soorten, zoals deze Roodhalsgans op Taimyr (Rob Felix). 'Capital breeders' are mainly represented by the larger species like Red-breasted Goose.

deze veertjes zouden we moeten kunnen vaststellen of deze kuikens van voedingsstoffen van estuariene oorsprong of van voedingsstoffen van locale (toendra) origine waren gemaakt. Ook een klein aantal verlaten eieren kon worden verzameld voor hetzelfde doel. Tijdens de expeditie naar arctisch Canada vingen we tevens een groot aantal juveniele vogels waarvan we een stukje armpen en vaak ook wat (in het ei gemaakte) donsresten van de basis van de snavel en op het achterhoofd konden verzamelen. Van de armpennen van deze vogels wisten we dat ze van voedingsstoffen die van de toendra komen moesten zijn gemaakt. Ook hier zou een vergelijking van de $\delta^{13}\text{C}$ van dons en armpen ons kunnen zeggen of deze steltlopers al dan niet kapitaalbroeders waren.

De armpennen en schouderveertjes van de volwassen steltlopers hadden zonder uitzondering een tamelijk hoge $\delta^{13}\text{C}$ van rond de 13‰ (figuur. 2). Deze veren leken dus inderdaad ge-

maakt van voedingsstoffen uit een estuarien milieu. Heel anders was het gesteld met de $\delta^{13}\text{C}$ van verzamelde eieren en donsveertjes, zowel die van donskuikens als vliegvlugge juvenielen. Deze $\delta^{13}\text{C}$ waren veel lager en wezen er op dat de eieren waren gemaakt van voedingsstoffen die van de toendra kwamen. Om kort te gaan, alle data duiden er op dat deze steltlopers geen kapitaalbroeders maar inkomenbroeders waren.

Kapitaalbroeden: alleen haalbaar voor grote soorten

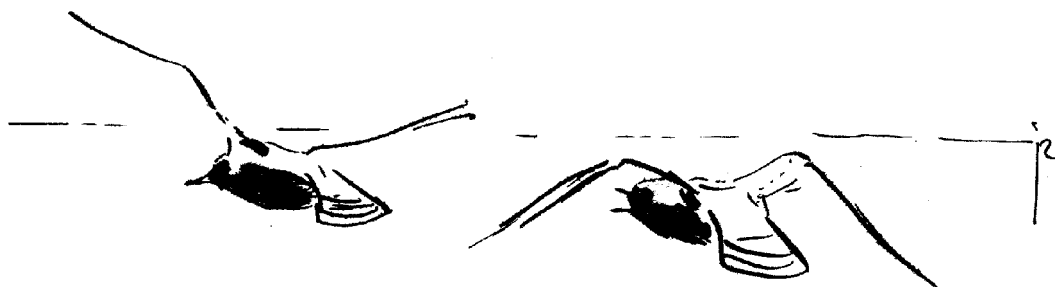
Op basis van deze gegevens moeten we echter de kapitaalbroedstrategie zeker niet afschrijven als mogelijk alternatief voor arctische broedvogels in het algemeen (Klaassen 2003). In vergelijking met de relatief kleine steltlopers zou het voor grotere vogels zoals ganzen en zwanen namelijk een veel gunstigere strategie kunnen zijn. Allereerst is de druk voor grote vogels om snel na aankomst in het broedgebied aan de slag te gaan waarschijnlijk groter dan voor kleine vogels. Met grootte neemt namelijk de broedduur, alsook de tijd die nodig is om de jongen groot te brengen en de voorbereiding op de najaarstrek, toe. Voor grote vogels lijkt de arctische zomer dus korter dan voor kleine vogels. Voorts is het gewicht van de legsels van grote vogels relatief gering ten opzichte van dat van kleine vogels. Voor een Kleine Strandloper *Calidris minuta* is dat bijvoorbeeld maar liefst 80% van het lichaamsgewicht. En dan hebben we het nog maar over één van de twee legsels die ze doorgaans leggen. Voor een Wilde Zwaan *Cygnus cygnus* is het nog minder dan 20%. Bovendien kost het voor een grote vogel energetisch gezien minder om extra reserves naar het broedgebied mee te torsen. Kleinere vogels lopen ook nog eens meer kans gepredeerd te worden door roofvogels en zullen hun vliegvermogen minder graag beperkt zien door extra gewicht.

Al met al zou je dus ook verwachten dat steltlopers minder geneigd zijn dan bijvoorbeeld ganzen om voor kapitaalbroeden te kiezen. Dezelfde isotopenmethode toegepast op Sneeuwganzen suggereert inderdaad dat deze kapitaalbroeders zijn, ofschoon de mate waarin van jaar tot jaar lijkt te kunnen verschillen. Isotopenonderzoek aan Sneeuwganzen is wat problematischer dan aan de steltlopers die in de winter en tijdens de trek in estuaria zijn te vin-

den. De verschillen in isotopenratio tussen het voedsel van de ganzen op de toendra in het broedgebied en de uitgestrekte landbouwgebieden in de VS is namelijk een stuk kleiner. Maar het blijft werkbaar en voor de drie jaren waarvoor we nu data hebben lijken de Sneeuwganzen van Akimiski in de Hudsonbaai soms kuikens te produceren met dons dat een $\delta^{13}\text{C}$ heeft dat vrijwel gelijk is aan dat van veren gemaakt door jonge ganzen op de toendra. Op basis hiervan zou je dus concluderen dat het inkomenbroeders zijn (M. Klaassen, R. L. Jefferies & K. R. Abraham, *ongepubl.*). In een ander jaar is de $\delta^{13}\text{C}$ van dons echter vrijwel gelijk aan dat van veren gemaakt door ouders in het overwinteringsgebied en lijken het meer kapitaalbroeders. En in het derde jaar duidt het voorkomen van intermediaire $\delta^{13}\text{C}$ waarden op een strategie waarbij de Sneeuwganzen slechts gedeeltelijk afhankelijk zijn van de kapitaalbroedstrategie. Er is bij deze ganzen dus de nodige variatie en mogelijk flexibiliteit in de verschillende strategieën.

Andere mogelijkheden met stabiele isotopen

Naast koolstofisotopenratio's kun je ook van andere elementen, zoals zuurstof, waterstof, stikstof en zwavel de isotopenratio meten. En voor al deze isotopenratio's geldt dat ze iets kunnen zeggen over het dieet, maar mogelijk ook over de herkomst van het voedsel. Bepaalde voedselsoorten met een typische isotopenratio kunnen namelijk een beperkte verspreiding hebben. Daarnaast kun je nog iets over het 'wáár' te weten komen doordat bepaalde isotopenratio's geografische verspreidingspatronen vertonen. Met name de isotopenratio's van waterstof en zuurstof kunnen in hoge mate bepaald zijn door klimaat en weer. Dus naast dieetkeuze onderzoek kunnen stabiele isotopen mogelijk ook een deel van het trek- en verspreidingsonderzoek vervangen dat we nu met ringen doen (Webster *et al.* 2002). Het grote voordeel van het stabiele isotopenonderzoek is namelijk dat je met je eerste vangst ook gelijk de terugvangst hebt. De isotopenratio's in de monsters van veren of andere weefsels vertellen immers waar de vogel is geweest.



Literatuur

- Ankney C.D. & C.D. MacInnes. 1978. Nutrient reserves and reproductive performance of female lesser snow geese. *Auk* 95: 459-471.
- Davidson N.C. & P.R. Evans 1988. Prebreeding accumulation of fat and muscle protein by arctic-breeding shorebirds. P. 342-352 in: *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici* (ed Ouellet, H.) University of Ottawa Press, Ottawa.
- Drent R.H. & S. Daan 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- Ebbinge B.S., A. St Joseph, P. Prokosch & B. Spaans 1982. The importance of spring staging areas for Arctic-breeding geese, wintering in western Europe. *Aquila* 89: 249-258.
- Klaassen M., Å. Lindström, H. Meltøfte & T. Piersma 2001. Arctic waders are not capital breeders. *Nature* 413: 794.
- Klaassen M. 2003. Relationships between migration and breeding strategies in arctic breeding birds. Pp 237-249 in: Berthold P., Gwinner E. & E. Sonnenschein (eds.), *Avian Migration*. Springer Verlag, Berlin.
- Ryder J.P. 1970. A possible factor in the evolution of clutch size in Ross' Goose. *Wilson Bulletin* 82: 5-13.
- Webster M.S., P.P. Marra, S.M. Haig, S. Bensch & R.T. Holmes 2002. Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 76-83.

Appendix 1

De verhouding tussen ^{13}C en ^{12}C in een monster (R_{monster}) wordt gemeten met behulp van een IsotopenRatio MassaSpectrometer. De isotopensamenstelling van een monster wordt echter bij voorkeur uitgedrukt ten opzichte van een standaard. Voor koolstof is deze standaard kalk uit de Pee Dee formatie (Pee Dee Belemniet). Met behulp van de isotopenratio van het monster en van de standaard wordt uiteindelijk volgens onderstaande formule de koolstofisotopenratio uitgerekend:

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{R_{\text{monster}}}{R_{\text{standaard}}} - 1 \right) \times 100, \text{‰}$$

Marcel Klaassen, Centrum voor Limnologie,
Nederlands Instituut voor Ecologie,
Postbus 1299, 3600 GB Maarssen,
m.klaassen@nioo.knaw.nl

The chemistry between parent and chick: stable isotopes show the origin of egg nutrients in arctic breeding birds

Birds produce their eggs from recently ingested nutrients ('income breeders') or from body stores ('capital breeders'). Since arctic summers are short, ecologists have long thought that arctic migrants need to bring the nutrients for egg production from afar, to be able to start breeding immediately upon arrival. For many arctic breeding birds the wintering grounds should therefore not only provide the essential nutrients for migratory preparation but also for breeding. However, using carbon stable isotope ratios of eggs, natal down, and juvenile and adult feathers it was demonstrated that wader eggs are produced from nutrients originating from tundra habitats. Thus, for these arctic breeding waders the fitness costs of transporting extra body stores to the breeding grounds outweigh the potential benefits.

However, the capital strategy may still be used by large species of arctic breeding migrants, such as geese. It is likely that larger species need relatively smaller body stores for egg production. Also, the larger the species, the longer it needs to complete breeding. Using the same methodology of carbon stable isotope ratios, tentative data on Lesser Snow Geese show that they also use a capital breeding strategy, but that this may vary from year to year. Thus, the many arctic breeding waders inhabiting estuaries and wetlands around the globe, only use these areas for migratory preparation whereas the larger waterfowl may be storing additional fuel there for breeding. Besides carbon-isotope ratios also isotope ratios of other elements may provide information on diet, but possibly also on the geographic location of the site where a feather or other body tissue was produced. The use of stable isotopes may thus assist in ringing research and additionally opens up an avenue for new tantalising research.