

Kampioenen in de kou: waar Kleine Strandlopers groot in zijn

**Ingrid Tulp,
Hans Schekkerman,
Joep de Leeuw &
Raymond Klaassen**

Het lijkt niet erg vanzelfsprekend, dat uitgerekend één van de kleinste steltlopers de koudste gebieden op aarde uitzoekt om te broeden. In de kou is groot zijn handig, dat is de stelregel. Als je groot bent, is je lichaamsoppervlak relatief klein, en verlies je weinig warmte. Een extra handicap is dat Kleine Strandlopers ook nog in hun eentje voor hun kroost moeten zorgen als gevolg van hun bijzondere voortplantingssysteem. Is er iets goed fout gegaan in de evolutie of hebben Kleine Strandlopers een serie trucs ontwikkeld om het toch te bolwerken in een klimaat dat op het eerste gezicht weinig geschikt voor ze lijkt? Drie zomers brachten we door te midden van deze kleine krachtpatsers in Taimyr in Siberië en onderzochten we hoe ze het voor elkaar krijgen om kuikens groot te brengen onder barre omstandigheden. Ofwel: waar een Kleine Strandloper groot in is.

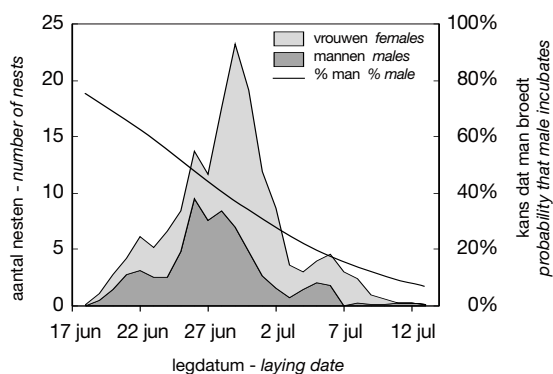
Kleine Strandlopers *Calidris minuta* overwinteren vanaf de Middellandse Zee en de westkust van Afrika, tot aan Zuid-Afrika in het zuiden en India in het oosten. In voor- en najaar trekken ze door Europa en Rusland op weg naar de broedgebieden die zich uitstrekken in een kuststrook vanaf Noord-Noorwegen tot ver in Oost-Rusland, voorbij de delta van de Lena. Grofweg betekent dat voor een Kleine Strandloper die in Oost-Afrika overwintert en in Taimyr broedt een enkele reis van zo'n 10 000 km. Vogels gekleurringd in ons studiegebied Medusa Bay bij Dikson in het westen van het Taimyr-schiereiland in Siberië zijn teruggezien in Israël, Tanzania en Namibië. In Nederland zien we ze op doortrek in het voorjaar, maar vooral in de nazomer. Van al hun mede-toendragangers zijn Kleine Strandlopers de kleinste steltlopers. Tijdens de overwintering wegen ze zo'n 22 gram. Voor de wegtrek naar de broedgebieden vetten ze op tot ongeveer 35 g, waar bij aankomst in de broedgebieden nog zo'n 25 g van over is. Tijdens het broeden houden ze er een voorraad voor barre tijden op na en wegen ze 29-32 g. Ze zijn daarmee maar iets zwaarder dan de kleinste zangvogels van de toendra, de talrijke IJsgorzen *Calcarius lapponicus* (22-25 g).

Eénoudergezinnen

Kleine Strandlopers arriveren begin juni als één van de laatste steltlopersoorten op de toendra. Dan zie je ze vooral in paartjes of kleine groepjes langs de sneeuwranden foerageren. Binnen

een week na aankomst op de toendra, die dan al wat sneeuwvrije plekken vertoont, beginnen ze met de eileg. Ze hebben een voorkeur voor nestplekken nabij natte zeggenveldjes, goed foerageergebied voor de adulten tijdens de broedperiode en later voor de kuikens. Broedplaatstrouw is bij deze soort overigens geheel afwezig: van 173 in 2000 en 2001 in ons studiegebied gekleurringde broedvogels zagen we er in 2001 en 2002 geen één terug.

In plaats van één legsel, zoals gebruikelijk bij toendrasteltlopers, produceren kleine strandlopervrouwtjes in de regel twee legsels (Hildén 1978, 1988, Chylarecki & Kania 1992). Het mannetje en het vrouwtje zorgen ieder voor één daarvan. Midden tot eind juni hebben de vrouwtjes een legsel van vier eieren compleet. Dan wordt het even spannend, want wie neemt nu de broedzorg op zich? Als het mannetje dat doet verspeelt hij de kans om nog een ander vrouwtje in te palmen en zo de vader te worden van acht in plaats van vier jongen. Als het vrouwtje zich over de eieren ontfermt, kan ze niet nog een legsel produceren. Uiteindelijk zwicht in de meeste gevallen toch één van de twee (hoewel er heel soms legsels onbebroed achterblijven) en gaat de ander er vandoor om te proberen nog een legsel te maken. Uit de geslachtsverhouding onder broedende vogels in de loop van het seizoen blijkt dat vooral mannetjes voor de eerste legsels zorgen en dat vrouwtjes de latere legsels bebroeden (figuur 1). Omdat op noordelijke broedplaatsen boven-



Figuur 1. Legdatums van het eerste ei van Kleine Strandloperlegsels in 2002 (een laat jaar), verdeeld naar het geslacht van de broedende vogels. De geslachtsverhoudingen werden bepaald door analyse van het DNA van vogels gevangen op 90 van de in totaal 163 nesten. De kans dat het legsel door een mannetje wordt bebroed (lijn) neemt af met de legdatum (logistische regressie, $X^2_{89}=5.88$, $P=0.015$). *First egg dates of Little Stint clutches in 2002 (a late season), separated by sex of the incubating bird. Sex ratios were determined by analysing DNA of incubating birds caught on 90 of the 163 nests. The probability that a clutch is incubated by a male (line) declines with laying date.*

dien relatief meer vrouwtjes op het nest worden aangetroffen dan in het zuiden van het verspreidingsgebied (Tulp *et al.* 2002) denken we dat het vrouwtje dit tweede broedsel vaak niet in het zelfde gebied begint, maar eerst nog een stuk verder noord(oost)waarts trekt. Van dit en andere aspecten van het paringsgedrag is echter nog veel niet bekend.

Het voordeel van dit systeem is dat de meeste vogels de ouder zijn van méér dan het voor

veel steltlopers gangbare legsel van vier eieren. Het nadeel is dat iedere ouder in zijn eentje voor het legsel en later voor de kuikens moet zorgen. De eieren moeten zo constant mogelijk worden verwarmd, maar omdat Kleine Strandlopers de 20-daagse broedperiode niet kunnen uitzitten op hun voorraad vet moeten ze er toch regelmatig af om te foerageren, en er is dan geen partner die het broeden overneemt.



Kleine Strandloper op nest. Medusa Bay, Taimyr, juli 2002 (Hans Schekkerman). *Little Stint on nest, Medusa Bay, Taimyr, July 2002*



Vroeg in het seizoen foerageren Kleine Strandlopers vooral langs de randen van de smeltende sneeuw. Medusa Bay, Taimyr, juni 2000 (Hans Schekkerman). *Early in the season, Little Stints mainly feed along the edges of the melting snow, Medusa bay, Taimyr.*

Het uitbroeden van eieren: een dure bezigheid

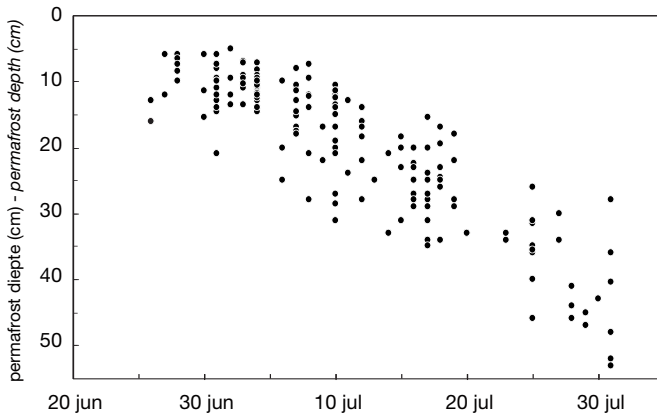
Hoeveel energie kost het nu eigenlijk om die eieren uit te broeden? Met behulp van de 'zwaar water methode' (Speakman 1997) hebben we dat bij een aantal arctische steltlopersoorten gemeten. Vergeleken met steltlopers en andere vogelsoorten die op lagere breedtegraden broeden zijn de energieuitgaven van arctische steltlopers tijdens het broeden erg hoog, gemiddeld zelfs 50% hoger (Piersma *et al.* 2003). Wat het broeden met name zo duur maakt, is niet zozeer het warm houden van de eieren, maar de foerageertochtjes tussendoor. Het lopen over de winderige toendra op zoek naar voedsel kost voor Kanoeten *Calidris canutus* anderhalf tot twee keer zoveel energie als het warm houden van de eieren in de beschutte nestkuil (Piersma *et al.* 2003). Bovendien zijn de energieuitgaven sterk weerafhankelijk. Hoe kouder het wordt, hoe meer energie ze uitgeven (Tulp *et al.* 2000). Van acht arctische steltlopers waarvan de energieuitgaven zijn gemeten, zijn Kleine Strandlopers dan nog relatief het duurste uit. De energieuitgaven (kJ/dag) zijn te berekenen uit: $28.1 \times \text{gewicht(g)}^{0.524}$, en nemen dus minder snel toe dan het lichaamsgewicht (Piersma *et al.* 2003). Een Kanoet is ongeveer vijf maal zo zwaar als een Kleine Strandloper, maar geeft slechts 2.5 maal zo veel energie uit. Dit heeft onder andere te maken met de verhouding tussen gewicht en lichaamsoppervlak, die voor kleine dieren ongunstig uitpakt.

Daarbij komt nog dat Kleine Strandlopers ten opzichte van hun lichaamsgewicht grote eieren leggen ($4 \times 6 \text{ g} = 24 \text{ g}$ en voor twee legsels dus bijna 50 g). Doordat ze zo klein zijn kunnen ze de energie die hiervoor nodig is niet meenemen uit de overwinteringsgebieden, maar moeten ze

die in de toendra bijeen scharrelen (Klaassen *et al.* 2001, Klaassen dit nummer). Niet alleen de productie van die eieren kost meer energie, ook het opwarmen ervan is duurder dan voor kleinere eieren. Tel daarbij op het feit dat kleine strandloperouders alles alleen moeten doen en het is duidelijk dat ze er geen rustige levensstijl op na kunnen houden. De vraag hoe ze omgaan met deze problemen hebben we onderzocht door zo veel mogelijk vogels op het nest te vangen, te kleurringen en hun conditie te bepalen, en door hun tijdbesteding te meten met temperatuurloggers in het nest. Kleine Strandlopers tolereren dit alles goed en laten zich gemakkelijk vangen met kleine klapnetjes die ze zelf af laten gaan als ze gaan zitten op een over de nestkom gespannen draadje.

Eieren in de diepvries

Op het moment dat de eieren worden gelegd zit de vorst nog stevig in de grond. De permafrost ontdooit, zoals de naam al zegt, nooit helemaal, maar de diepte waarop deze diepgevroren laag begint zakt in de loop van de zomer tot bijna een halve meter onder het toendraoppervlak (figuur 2). Op het moment dat de meeste Kleine Strandlopers beginnen met broeden ligt de bovenkant van de permafrost zo'n 9 cm onder het oppervlak. Als je bedenkt dat de nestkuil ongeveer 6 cm diep is, liggen de eieren dus zo goed als op het ijs. Metingen met een metalen namaak-ei laten zien dat het de ouders toch lukt om de eieren tot bijna 40°C te verwarmen (figuur 3). Omdat we wilden weten hoe Kleine Strandlopers dat klaarspelen, hebben we diverse metingen aan de nestkuil verricht. Ter vergelijking hebben we dat ook gedaan bij de andere steltlopersoorten in ons studiegebied. Het blijkt dat Kleine Strandlopers diepere nestkuiltjes ma-

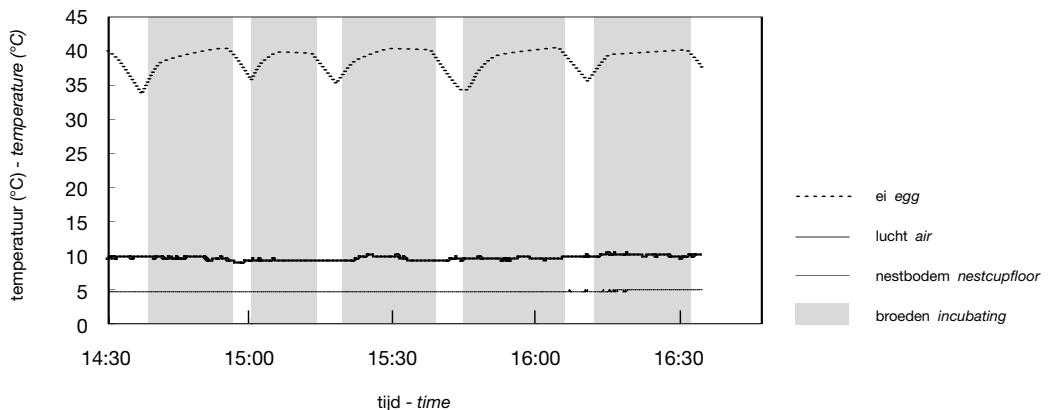


Figuur 2. Diepte van de permafrost, bepaald door naast nesten van Kleine Strandlopers een metalen pen in de grond te steken tot aan het punt waar het ijs begint, in relatie tot de datum. Eieren werden gelegd vanaf 18 juni. *Depth of permafrost, measured by inserting a metal pin into the ground beside Little Stint nests until the ice was reached, relative to date. Eggs were laid from 18 June onwards.*

ken, die bekleed zijn met een dikkere laag bestaande uit beter isolerend materiaal dan bij de grotere soorten. Het resultaat is een beter geïsoleerd nest. Bij de favoriete nestplaatsen, zeggenveldjes, vind je twee soorten wilgen in overvloed: de enkele centimeters hoge Dwergwilg *Salix polaris* en de niet veel hogere *S. reptans*. De afgevallen blaadjes van deze twee soorten vormen de standaardbekleding van kleine strandlopernesten, en blijken het meest isolerende materiaal te zijn dat op de toendra te vinden is (Reid *et al.* 2002). Ook al zijn de blaadjes in grote aantallen aanwezig, toch moeten de vogels ze allemaal naar de nestkom brengen. Dat

doen ze door de blaadjes één voor één op te pikken en richting nestkom te gooien. Nieuwsgierig naar hoe vaak ze zo'n actie moeten uitvoeren, hebben we van vier nesten het aantal blaadjes geteld. De één tot zes cm dikke laag bleek uit wel 1000 tot 2000 blaadjes te bestaan!

Tijdens de broedperiode staan Kleine Strandlopers voor een dilemma. Wanneer ze de eieren alleen laten om voedsel te zoeken koelen de eieren af met mogelijk nadelige gevolgen voor de ontwikkeling van de embryo's. Maar de vogels hebben niet genoeg reserves om de hele broedperiode op te kunnen teren, dus ze moeten af en toe van het nest om voedsel te zoeken.



Figuur 3. Een voorbeeld van het temperatuurverloop over twee uren, gemeten op de rand van een kleine strandloper-nest, op de bodem van het nest en in een metalen namaak-ei geplaatst tussen de drie echte eieren. De grijze blokjes geven de broedperiodes aan; in de tijd daartussen had de oudervogel het nest verlaten om te foerageren. *Example of temperatures measured during two hours, on the edge of a Little Stint nest, in the bottom of the nest cup and inside a metal dummy egg placed among three real eggs. The grey bars denote when eggs were incubated; in between the parent left the nest to forage.*



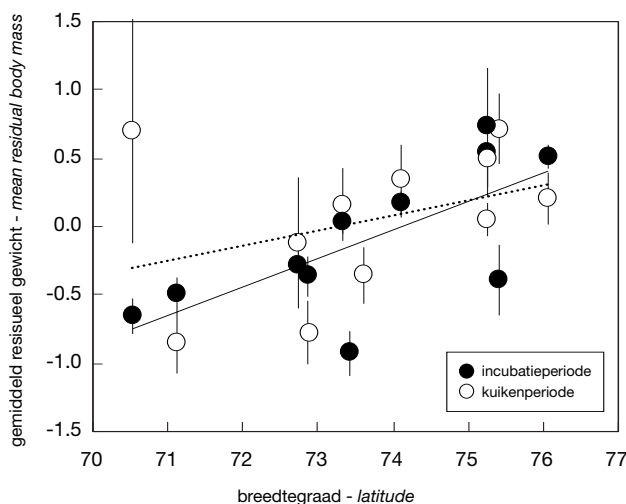
Jonge kuikens worden regelmatig door hun ouder bebroed. Medusa Bay, Taimyr, juli 2001 (Ingrid Tulp). *Small chicks of Little Stints are regularly brooded by their parent, Medusa Bay, Taimyr.*

Om te weten hoeveel tijd Kleine Strandlopers de eieren alleen laten, hebben we met behulp van kleine dataloggers continu de nesttemperatuur gemeten. Hierdoor weten we dat ze gemiddeld 4.5 uur per dag buiten het nest doorbrengen. Overdag wisselen ze broedbeurten van ongeveer een half uur af met foerageeruitstapjes van gemiddeld negen minuten. Ook al is het 24 uur per dag licht, 's nachts koelt het toch aanzienlijk af en tussen 22u00 en 5u00 blijven ze meestal doorlopend op het nest. Op koude dagen gaan ze er minder vaak, maar langer af, waardoor de totale tijd die ze broedend doorbrengen korter is en meer tijd wordt besteed aan foerageren. Gedurende lange regenperiodes komen ze niet van hun nest af, maar als het slechte weer enkele dagen aanhoudt zie je soms dat ze voor zichzelf kiezen en de eieren urenlang in de steek laten. Dat de eieren wel tegen een stootje kunnen, blijkt als deze legsels uiteindelijk toch gewoon uitkomen. Echt goed voor de eieren zal zo'n lange afkoelingsperiode echter niet zijn, alleen al omdat de broedperiode erdoor wordt verlengd. We hebben niet gemeten of eieren van alleen broedende soorten beter bestand zijn tegen de kou dan eieren van soorten waar-

bij beide ouders broeden, maar het is goed denkbaar dat dit zo is.

Een voorraadjie voor barre dagen

Veel in de toendra broedende steltlopers, vooral de kleine soorten, zijn in de incubatieperiode relatief zwaar, en Kleine Strandlopers spannen ook daarin de kroon. Ze hebben een energievoorraad aangelegd voor perioden met slecht weer, wanneer het moeilijk is voedsel te vinden en de eieren slecht onbebroed gelaten kunnen worden. Bij kou koelen die eieren sneller af, maar zijn de energieuitgaven van de oudervogels groter, terwijl er ook nog minder te eten is doordat de beschikbaarheid van insecten sterk afneemt. De kans om een periode met slecht weer te treffen wordt naar het Noorden toe groter. Kleine Strandlopers blijken de grootte van hun energievoorraad daarop aan te passen: ze zijn zwaarder naarmate ze noordelijker nestelen (figuur 4, Tulp *et al.* 2002). Sommige broedvogels zijn zelfs net zo zwaar als soortgenoten die zijn opgevet om een lange trekvlucht te kunnen maken. Hun energievoorraad, 23-50% van het vetvrije gewicht, is voldoende om het één of



Figuur 4. Residueel lichaamsgewicht (gecorrigeerd voor vleugellengte, dus de afwijking – in grammen – ten opzichte van een gemiddelde vogel met dezelfde vleugellengte) van Kleine Strandlopers in de broedtijd op 11 verschillende plaatsen in de arctis, variërend in breedtegraad (Noord-Noorwegen tot Noord-Taimyr). Onderscheid is gemaakt tussen de incubatie- en de kuikenperiode. *Residual body mass (corrected for wing length) of breeding Little Stints at 11 breeding sites differing in latitude (N-Norway to N-Taimyr). Masses during incubation (black dots) and chick-rearing (open dots) are shown separately.*

twee dagen zonder eten te kunnen uitzingen (afhankelijk van het aandeel vet in de voorraad).

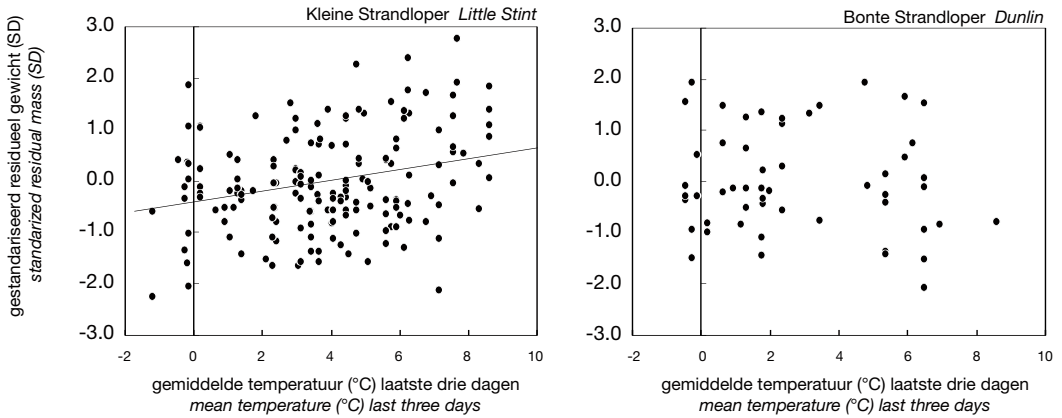
Steltlopers die alleen broeden zullen deze voorraad sneller moeten aanspreken dan soorten waarbij beide partners helpen, omdat ze minder tijd hebben om te foerageren. Dat patroon zien we terug in de gewichtsgegevens verzameld aan Kleine en Bonte Strandlopers *Calidris alpina*. Terwijl Kleine Strandlopers gewicht verliezen als het enkele dagen achtereenvolgend koud weer is, blijft de conditie van Bonte Strandlopers, waarbij mannetje en vrouwtje afwisselend broeden, dan nog op peil (figuur 5). De energievoorraad van Kleine Strandlopers is dus te zien als een aanpassing om op koude dagen toch veel tijd op het nest te kunnen doorbrengen, zodat de eieren niet te vaak of te veel afkoelen. Zodra de eieren zijn uitgekomen daalt het gewicht van de oudervogels met enkele grammen (Tulp *et al.* 2002).

Kampioenen in de dop

Jonge Kleine Strandlopers moeten, net als de meeste andere steltloperkuikens, vanaf de eerste dag hun eigen kostje bij elkaar scharrelen. Als ze uit het ei komen blijven ze hooguit een dagje in de nestkom liggen tot ook hun broertjes en zusjes zijn uitgekomen en opgedroogd, maar dan gaan ze definitief aan de wandel onder leiding van pa of ma, zonder nog terug te keren naar het nest. In de eerste week kunnen ze hun eigen lichaamstemperatuur nog niet op peil houden en moeten ze van tijd tot tijd worden opgewarmd door de ouder. Omdat kuikens van

Kleine Strandlopers zo klein zijn (c. 4 g bij geboorte) hebben ze meer en tot op latere leeftijd bebroeding nodig dan kuikens van grotere soorten. Die bebroedingstijd gaat ten koste van de foerageertijd. Door observaties hebben we vastgesteld dat kuikens in hun eerste levensdagen afhankelijk van het weer overdag ruim 60% van de tijd worden bebroed en 's nachts nog meer. Dit neemt in de loop van de eerste week sterk af en na 10-12 dagen worden ze nauwelijks nog bebroed. Voor de ouder betekent dit tijdwinst: vergeleken met de incubatieperiode heeft die veel meer tijd om voedsel te zoeken, en de energiereserve kan daarom kleiner zijn.

Als het erg koud is moeten kuikens vaker worden bebroed en blijft er dus minder tijd over om voedsel te zoeken. Daarbij komt nog dat bij koud weer hun energieuitgaven hoger zijn en de beschikbaarheid van insecten afneemt. Als gevolg hiervan blijft er minder energie over voor groei, die daardoor sterk afhankelijk is van het insectenaanbod en het weer (figuur 6). Vergeleken met steltlopersoorten die in meer gematigde streken broeden, groeien arctische soorten echter sneller. De oorzaak hiervan is dat hun kuikens beter tegen de kou kunnen dan kuikens van steltlopers uit een gematigder klimaat; ze kunnen langer foerageren voordat ze weer bebroed moeten worden (Scheckerman *et al.* 2003). De tijdwinst die ze hierdoor behalen heeft het temperatuurnadeel op en leidt in combinatie met het continue daglicht en – op goede dagen – een grote beschikbaarheid van vangbare insectenprooien, tot een snellere groei.

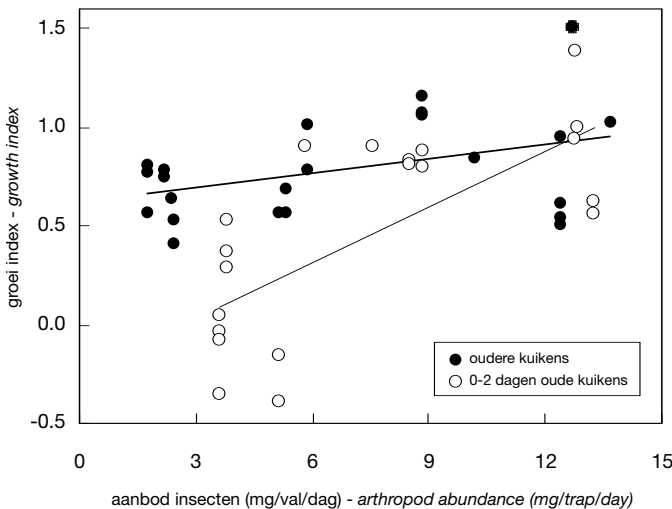


Figuur 5. Residueel lichaamsgewicht (gecorrigeerd voor vleugellengte) van Kleine Strandlopers en Bonte Strandlopers in relatie tot de temperatuur in de voorgaande drie dagen (Kleine Strandloper: $F_{1,167}=14.8$, $P<0.001$, Bonte Strandloper $F_{1,50}=40.0$, $P=0.05$, n.s.). *Residual body mass (corrected for wing length) of Little Stint and Dunlin relative to the temperature in the three days prior to weighing.*

Een race tegen de klok

De zomer is kort in de arctis. Tussen de tweede week van juni en begin augustus (een periode van zo'n 60 dagen) moet de hele cyclus van een territorium bezetten, een partner vinden, eieren leggen en uitbroeden, kuikens grootbrengen en de voorbereiding op de najaarstrek, worden volbracht. Als je bedenkt dat het leggen en uitbroeden van de eieren c. 24 dagen duurt en de kuikens dan nog eens zo'n 16 dagen nodig hebben om vliegvlug te worden, is de tijd krap. Kleine Strandlopers zijn hierbij enigszins in het voordeel ten opzichte van grotere soorten, doordat zowel hun incubatieperiode als het op-

groeien van de kuikens enkele dagen korter duren. Tijdens de korte zomer is het voedselaanbod echter ook nog eens gepeikt. In het begin moeten de volwassen vogels het vooral hebben van insectenlarven en regenwormen die nabij het bodemoppervlak de winter hebben doorgebracht en beschikbaar komen zo gauw de toendra sneeuwvrij is. Wanneer de sneeuw is verdwenen neemt ook het aantal bovengrondse insecten toe. Vanaf eind juni zie je de meeste Kleine Strandlopers hun foerageergedrag veranderen van prikken in de bodem naar happen naar insecten in de vegetatie. Kuikens kunnen met hun kleine en zachte snavels nog niet in de grond boren en zijn volledig afhankelijk van in-



Figuur 6. Groei-index in relatie tot het aanbod aan insecten in het tijdsinterval tussen twee vangsten van kleine strandloperkuikens. De groei-index is de groeisnelheid gecorrigeerd voor de leeftijd van het kuiken: waargenomen groei gedeeld door verwachte groei (op basis van groeicurve uit Schekkerman et al. 1998) bij het waargenomen gewicht. Er is onderscheid gemaakt tussen heel jonge en oudere kuikens. *Growth rate index relative to mean temperature in the interval between successive captures of Little Stint chicks. The growth index represents growth rate corrected for chick age by dividing the observed growth by the expected growth (based on the growth curve by Schekkerman et al. 1998). Data for 0-2 days old (open dots) and older chicks (black dots) are presented separately.*



Kleine Strandloper kuiken, ongeveer een week oud. Medusa Bay, Taimyr, juli 2001 (Ingrid Tulp).
Chick of Little Stint of about 7 days old.

secten. Het aanbod daarvan hebben we gemeenten door dagelijks de vangst in 20 potvallen te tellen. Het vertoont in de meeste jaren een piek in het midden van de zomer, zo in de tweede helft van juli. Boven op dit seizoenspatroon is er echter ook een sterk effect van het weer: als het koud is zijn er weinig insecten te vinden. De precieze datum van de piek verschilt daardoor van jaar tot jaar.

In het algemeen wordt aangenomen dat arctische steltlopers hun broedseizoen zo inrichten dat hun eieren uitkomen op het moment dat het voedselaanbod voor de kuikens maximaal is. Nu is het opvallend dat Kleine Strandlopers vergeleken met andere soorten relatief laat beginnen met broeden, bijvoorbeeld ruim een week later dan Bonte Strandlopers. Een soortgelijk patroon is gevonden bij andere steltlopersoorten die alleen broeden (Whitfield & Tomkovich 1996). Dit heeft er misschien mee te maken dat het voor deze soorten niet alleen belangrijk is dat de kuikens voldoende te eten hebben. De ouders hebben tussen de broedverplichtingen door maar weinig tijd om voedsel te zoeken en als ze te ver voor de insectenpiek zouden beginnen met broeden zou het wel eens moeilijk kunnen zijn om de incubatie te volbrengen. Voor soorten die met zijn tweeën broeden is dat waarschijnlijk minder een probleem, omdat die ruimer in hun tijd zitten. Zij

kunnen hun legdatum optimaal op de kuikens afstemmen; de alleenbroeders moeten ook om zichzelf denken.

Waar Kleine Strandlopers groot in zijn

Als je Kleine Strandlopers op een prestatieschaal zou moeten indelen zitten ze wat betreft heel wat facetten aan de uitersten. Ze zijn klein, leggen twee keer zo veel eieren als de meeste andere toendrasteltlopers, en zorgen in hun eentje voor de nakomelingen. Dat lukt ze alleen door een combinatie van een goede nestisolatie en een flinke lichaamsreserve tijdens het broeden, die op peil wordt gehouden door een afgewogen keuze wanneer en hoe lang te foerageren, en mogelijk door een wat latere start van het broedseizoen.

Hoewel we al heel wat meer te weten zijn gekomen over deze soort blijven er nog veel vragen liggen. Waarom gaan ze zo noordelijk om te broeden? Waarom kiezen ze voor een ouderzorgstrategie die zo kostbaar is? We hebben tot nu toe vooral gekeken naar de kosten van het broeden. Om te kunnen begrijpen welke ouderzorgstrategie de meest gunstige is voor verschillende soorten moet je ook inzicht hebben in de opbrengst (het aantal vliegvlugge jongen per jaar). Die keuze hangt natuurlijk af van de afweging tussen kosten en opbrengst: als twee keer

vier eieren uiteindelijk meer vliegvlugge kuikens oplevert dan één keer vier staat er heel wat tegenover die hoge investering. Een van de overwegingen daarbij is dat bij het produceren van twee legsels het risico op predatie meer gespreid is dan bij één legsel. De predatiedruk door Poolvossen *Alopex lagopus*, jagers, meeuwen en Sneeuwuilen *Nyctea scandiaca* is in sommige jaren erg groot (Tulp & Schekkerman 2001).

Maar waarom dan niet veel meer soorten er dit systeem op nahouden blijft een raadsel. Ook bij nauw verwante kleine soorten zoals Grijs Strandloper *Calidris pusilla*, Alaskastrandloper *C. mauri*, Roodkeelstrandloper *C. ruficollis*, Kleinste Strandloper *C. minutilla* en Taigastrandloper *C. subminuta* delen twee ouders de zorg voor de vier eieren van één legsel. Sommige van die soorten, zoals de Roodkeelstrandloper die de Kleine Strandloper vervangt in Noordoost-Siberië, beginnen ook nog eens aan het eind van hun tweede levensjaar voor het eerst te broeden, terwijl Kleine Strandlopers dat voor zover bekend al na één jaar doen. De Temminck's Strandloper *Calidris temminckii* maakt ook twee legsels, maar die broedt weer niet zo ver noordelijk. Dat geldt overigens voor een groot deel van de genoemde soorten.

Het met behulp van DNA analyses uitzoeken van ouderschappen bij Kleine Strandlopers (wie doet het met wie en wie is de ouder van welke, en vooral van hoeveel kuikens?) zou wellicht meer opheldering kunnen geven over de voordelen van dit systeem. Bovendien is het belangrijk te weten hoe groot de kans is op een goed broedseizoen. De predatiedruk hangt mede af van hoeveel alternatieve prooien er zijn. In jaren met genoeg lemmingen hebben steltlopers niet zo veel te vrezen van Poolvossen en andere jagers. Omdat de aantallen lemmingen in Taimyr sterke, over grote gebieden synchroon verlopende fluctuaties vertonen, varieert de kans op predatie sterk tussen jaren. In zo'n onvoorspelbare omgeving loont het wellicht om elk jaar maar een flinke gok te wagen in de hoop dat het broedseizoen gunstig uitpakt, en daarbij een korter leven voor lief te nemen. In een omgeving waar de aantallen lemmingen minder sterk of minder synchroon fluctueren, is een lang leven met een bescheiden jaarlijkse investering in de voortplanting wellicht gunstiger. Door soorten met verschillende ouderzorgstrategieën die in hetzelfde gebied voorkomen en dus met dezelfde omge-

vingsfactoren te maken hebben, te vergelijken, kunnen we er in de toekomst wellicht achter komen wat deze extreme inspanning nu juist voor de Kleine Strandloper zo'n aantrekkelijke strategie maakt.

Dankwoord

Voor hun rol in de totstandkoming en de organisatie van de expedities bedanken we Gerard Boere, Bruno Ens, Henk Visser, Gerard Müskens, Mikhail Berezin, Sergei Kharitonov, Andrei Bublichenko, de familie Dudko in Dikson en de staf van het *Great Arctic Reserve* in Dudinka. Oscar Langevoord en Leon Peters hielpen mee bij het veldwerk in 2001. Louisa Mendes en Anneke Bol (NIOZ) verzorgden de DNA-analyse. De expedities zijn gefinancierd binnen DWK-programma 404 van het ministerie van LNV.

Literatuur

- Chylarecki, P. & W. Kania 1992. Polygamy and polyandry in the mating system of the Little Stint *Calidris minuta*. Wader Study Group Bulletin 64: 12.
- Hildén, O. 1978. Occurrence and breeding biology of the Little Stint *Calidris minuta* in Norway. Anser Supplement 3: 96-100.
- Hildén, O. 1988. Zur Brutbiologie der Zwergstrandläufer, *Calidris minuta*, in Finnmark. Vogelkundliches Tagebuch Schleswig-Holstein 16: 245-265.
- Klaassen, M., Å. Lindström, H. Meltøfte & T. Piersma. 2001. Arctic waders are not capital breeders. Nature 413: 794.
- Reid, J.M., W. Cresswell, S. Holts, R.J. Møller, D. P. Whitfield & G.D. Ruxton 2002. Nest scrape design and clutch heat loss in Pectoral Sandpipers (*Calidris melanotos*). Functional Ecology 16: 305-312.
- Whitfield, D.P. & P.S. Tomkovich. 1996. Mating system and timing of breeding in Holarctic waders. Biological Journal of the Linnean Society 57: 277-290.
- Piersma, T., Å. Lindström R.H. Drent, I. Tulp, J. Jukema, R.I.G. Morrison, J. Reneerkens, H. Schekkerman & G.H. Visser 2003. High daily energy expenditure of incubating shorebirds on High Arctic tundra: a circumpolar study. Functional Ecology 17: 356-362.
- Schekkerman, H., G. Nehls, H. Hötker, P.S. Tomkovich, W. Kania, P. Chylarecki, M. Soloviev & M. van Roomen 1998. Growth of little Stint *Calidris minuta* chicks on the Taimyr Peninsula, Siberia. Bird Study 45: 77-84.
- Schekkerman, H., I. Tulp, T. Piersma & G.H. Visser 2003. Mechanisms promoting higher growth rates in arctic than in temperate shorebirds. Oecologia 134: 332-342.
- Speakman, J.R. 1997. The doubly labelled water me-

thod. The theory and practice. Chapman & Hall, London.

Tulp, I., H. Schekkerman & R. Klaassen. 2000. Studies on breeding shorebirds at Medusa Bay, Taimyr, in summer 2000. Alterra rapport 219, Wageningen.

Tulp, I. & H. Schekkerman 2001. Studies on breeding shorebirds at Medusa Bay, Taimyr, in summer 2001. Alterra report 451. Alterra, Wageningen.

Tulp, I. H. Schekkerman, P. Chylarecki, P. Tomkovich, M. Soloviev, L. Bruinzeel, K. van Dijk, O. Hildén, H. Hötter, W. Kania, M. van Roomen, A. Sikora &

R. Summers 2002. Body mass patterns of Little Stints *Calidris minuta* at different latitudes during incubation and chick-rearing. Ibis 144: 122-134.

Ingrid Tulp, Hans Schekkerman, Joep de Leeuw & Raymond Klaassen, Alterra, Postbus 167, 1790 AB Den Burg; Ingrid.Tulp@wur.nl

Great achievements by Little Stints *Calidris minuta*

Of all arctic breeding waders, Little Stints are among the smallest. They are uniparental breeders: the female produces two clutches and the male and female each take care of one clutch (fig. 1). The combination of their small size, arctic distribution and uniparental breeding system results in an energetically very expensive way of life. During three field seasons in Taimyr, Siberia, we studied how Little Stints cope with this.

At the onset of breeding the eggs are laid in a nest cup which is very close to the permafrost layer (fig. 2). Little Stints fill up their nest cup with a thick layer of dwarf willow leaves, the best insulative material that can be found in the tundra. Compared to other arctic wader species co-occurring in the same area, the nest cup is also deeper and the lining thicker, resulting in a better isolated nest.

During incubation Little Stints carry larger energy stores than during chick-rearing. However these are not sufficient to last the whole incubation period. These stores function as an insurance for periods of bad weather, when they allow the birds to maintain a high nest attentiveness despite a negative energy balance. Little Stints alternate incubation with numerous short feeding bouts (fig. 3). During the coldest part of the 'night' they incubate continuously. On cold days they make fewer but longer feeding trips, resulting in a decrease in time spent

incubating and more time available for foraging. Nevertheless, a relationship between body mass and the weather in the preceding days shows up in Little Stint, but not in the biparentally breeding Dunlin, indicating that Little Stints use their reserves more often (fig. 5). In accordance with the view that the size of energy stores reflects risk of starvation, these stores are larger in Little Stints than in larger wader species and also increase with breeding latitude (fig. 4).

Food available for both adults and chicks strongly depends on weather but also shows a clear seasonal pattern. Chick growth rates are correlated with food availability (fig. 6). To optimise chick growth, hatching should take place at or close to the peak of arthropod abundance. For uniparental breeders, having to allocate time to both incubation and feeding, food availability during incubation must also allow sufficiently high intake rates. This might explain why uniparental arctic shorebirds start breeding later compared to biparental species.

In our studies we mainly concentrated on the (energetic) costs of the uniparental breeding system. The Little Stint is one of the few arctic breeding shorebirds that use this strategy. The reason why not more species use this energetically expensive system, is likely to be found in the balance between costs and benefits (reproductive success) that apparently works out differently for different species.