

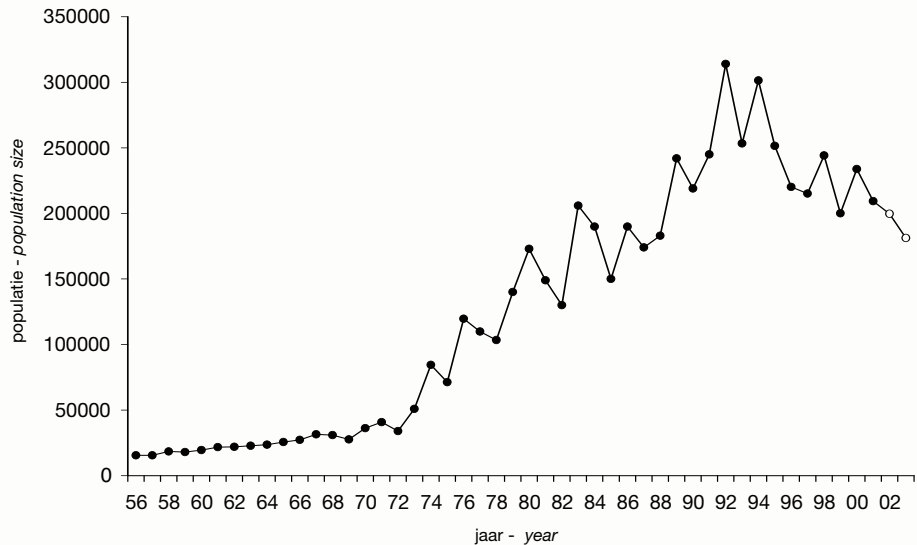
Onderzoek naar het broedsucces van Zwartbuikrotganzen

B.S. Ebbinge

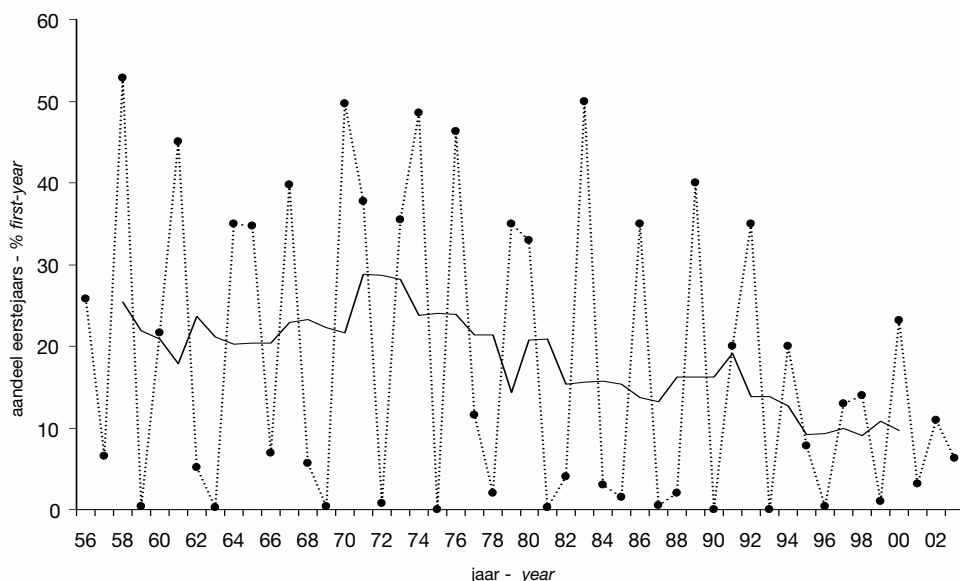
Vooraf in het voorjaar zijn grote groepen Zwartbuikrotganzen een kenmerkende verschijning in de Waddenzee en het Delta-gebied. Stopzetting van de jacht in Denemarken begin jaren zeventig luidde een krachtig populatieherstel in. Omstreeks 1995 kwam de kentering. Het aantal Rotganzen nam sindsdien met meer dan 30 % af als gevolg van een verminderde jongenproductie. Het is bekend dat het aantal jongen mede wordt bepaald door predatiedruk op de toendra. Zijn de omstandigheden in de broedgebieden ten nadele van de Rotganzen veranderd?

Het sterk wisselende broedsucces van Zwartbuikrotganzen *Branta b. bernicla* (hier verder: Rotgans) en de duidelijke relatie die dit broedsucces heeft met de driejarige lemmingcyclus en de daaraan gerelateerde predatiedruk van o.a. Poolvossen *Alopex lagopus*, is al jaren een fascinerend onderwerp voor biologen (Roselaar 1979, Summers 1986, Summers & Underhill 1987, Greenwood 1987, Ebbinge 1987, 1989 & 2003, Bêty *et al.* 2001). Onderzoek in het Waddengebied heeft aangetoond dat de conditie waarin de Rotganzen eind mei naar Noord-Siberië vertrekken van groot belang is voor goede broedresultaten (Ebbinge & Spaans 1995). Dit ondanks het feit dat er vanwege de te grote

afstand tussen het Waddengebied en Taimyr onderweg zowel in de Witte Zee (Clausen 1997) als op diverse plaatsen langs de Russische noordkust (Green *et al.* 2002) 'bijgetankt' moet worden. In het jaar na een lemmingpiek is er echter stevast sprake van een volledig mislukt broedseizoen, ongeacht de conditie waarin de Rotganzen uit het Waddengebied zijn vertrokken. Predatie, of 'bedreigingen' door roofvijanden die in het voorgaande lemmingpiekjaar sterk in aantal zijn toegenomen, zoals Poolvossen en Sneeuwuilen *Nyctea scandiaca*, zijn hiervoor verantwoordelijk (Ebbinge & Spaans 2002). De lemmingpiekjaren waren steeds gekenmerkt door grote aantallen jongen (40-50 %) in de



Figuur 1. Aantalsverloop van Zwartbuikrotganzen in West-Europa gebaseerd op januaritellingen (ganzendatabank, Wetlands International). De beide laatste jaren zijn berekend vanuit de voorgaande jaren op grond van het percentage eerstejaars vogels en een jaarlijkse sterftekans van 15%. *Population size of Dark-bellied Brent Geese as estimated during the January censuses in western Europe (Goose Database, Wetlands International). The last two years have been calculated from preceding years using the proportion of first-winter birds and assuming an annual mortality rate of 15%.*



Figuur 2. Broedsucces van de Zwartbuikrotgans gemeten als het percentage eerstejaars vogels in de winter. De jaarlijkse waarden (punten en onderbroken lijn) geven aan hoe sterk het broedsucces kan variëren. Het lopende gemiddelde (dikke lijn) is steeds over een periode van 6 jaar (twee lemmingcycli) genomen. *Breeding success of Dark-bellied Brent Geese expressed as percentage of first-winter birds on the wintering grounds (black dots and dashed line). The annual values indicate the strong annual fluctuations; running means (bold line) were calculated over periods of six years to cover two complete lemming cycles.*

overwinterende groepen. Ook bij steltlopers zoals Krombekstrandloper *Calidris ferruginea*, Kanoetstrandloper *C. canutus*, Drieteenstrandloper *C. alba* en Steenloper *Arenaria interpres*, en zelfs bij de Kogans *Anser a. albifrons* zijn deze relaties met de lemmingcyclus duidelijk aangetoond (Blomqvist *et al.* 2002).

De populatie Rotganzen nam sterk toe van 15 500 in 1955/56 tot 314 000 individuen in 1991/92 (Salomonsen 1958, Ebginge *et al.* 2002). Hierna leek sprake van een stabilisatie (Ebginge *et al.* 2002). Recentere tellingen van overwinterende Rotganzen in West-Europa laten echter zien dat nu zelfs sprake is van een sterke afname, tot minder dan 200 000 vogels in 2002/03 (figuur 1). Uit bepalingen van het aantal eerstejaarsvogels in de winter weten we inmiddels dat ook het gemiddelde broedsucces na 1991 sterk is gedaald (figuur 2). In hoeverre kunnen we dit begrijpen vanuit de factoren die het broedsucces beïnvloeden?

Vanaf 1990 zijn er veel nieuwe gegevens verzameld over de broedbiologie van de Rotgans op het Taimyr-schiereiland in Noord-Siberië (Ebginge 1991, Spaans *et al.* 1993, Summers *et al.* 1994). In dit artikel wil ik vooral ingaan op de ideeën die sindsdien zijn ontwikkeld en nieuwe

vragen die daarop naar voren kwamen. Die ideeën gaan over hoe Rotganzen inspelen op de wisselende predatiedruk, en of predatoren uiteindelijk een grens stellen aan de populatiegrootte van deze fascinerende ganzensoort, over de mate van plaatstrouw aan bepaalde broedplaatsen, over de alternatieve strategie van nomadisme en over het uitspelen van de ene predator tegen de andere.

Voorgeschiedenis

Na het verkennende werk van Peter Prokosch in 1989, ontstond de mogelijkheid om onderzoek te doen aan de broedbiologie van Rotganzen op Taimyr. Om goed inzicht te krijgen in de broedbiologie van de Rotgans wilden we alle fasen (piekjaar, daljaar, tussenjaar) van de driejarige lemmingcyclus bekijken. Om het risico te vermijden dat we van deze drie typen jaren telkens maar van één jaar gegevens zouden hebben, werd besloten een zesjarige studie in één gebied op te zetten. Iedere situatie zou op die manier twee maal bekeken kunnen worden zodat onze gegevens veel robuuster zouden zijn. Maar welke plaats was hiervoor geschikt? Prof. Yevgeniy Syroechkovskiy organiseerde een

grote internationale expeditie waarbij op diverse plaatsen kampementen op het Taimyr-schiereiland zouden worden ingericht. Daardoor konden we kiezen welke locatie geschikt was voor ons onderzoek. Er bleek bij de Russische biologen vrijwel niets bekend over de plaatsen waar Rotganzen broedden (*"In een lemmingpiekjaar broeden ze overal op de toendra"*). Echter, in het jaar van de verkennende expeditie van Prokosch (1989) was sprake van een volledig mislukt broedseizoen waarin uitsluitend enorme concentraties ruiende Rotganzen werden aangetroffen in het noorden van Taimyr, bij de monding van de rivier de Taimyr. Daarom werd na overleg met Prof. Syroechkovskiy besloten om te beginnen in het westen van het Taimyr-schiereiland. Vooral een locatie aan de Lidia-baai, bij de monding van de rivier de Pyasina leek geschikt. Daar zouden Rotganzen in ieder geval langs moeten trekken, en konden we wellicht pas aangekomen ganzen vangen en wegen om iets van hun aankomstgewicht en daarmee de conditie waarmee ze in het broedgebied zouden aankomen vast te stellen. Op de kaart was een groep kleine eilandjes getekend

met de veelbelovende naam 'Vogeleilanden'.

Bernard Spaans en ik wilden in 1990 graag al op 1 juni aanwezig zijn, omdat we dan al de eerste Rotganzen verwachtten (de tussenstop in de Witte Zee was toen nog onbekend). Volgens onze Russische collega's was dat veel te vroeg en zouden de eerste Rotganzen pas halverwege juni aankomen. We waren eigenwijs en op 1 juni werden we in een volledig witte wereld afgezet. De Lidia-baai was nog helemaal bevroren, en door de sneeuwdeken was er nauwelijks verschil te zien tussen land en water. Toch vlogen er al Taimyrmeeuwen *Larus heuglini taimyrensis*, Sneeuwgorzen *Plectrophenax nivalis*, Kolganzen en verschillende steltlopers rond, die de kleine door de wind sneeuwvrij geblazen plekjes afzochten. De eerste Rotganzen verschenen inderdaad pas op 10 juni. Toen na het smelten van sneeuw en ijs het landschap uitkristalliseerde in een baai met vele kleine eilandjes, de 'Vogeleilanden', bleken tussen de Taimyrmeeuwen al enkele dagen na aankomst Rotganzen te gaan broeden. Met c. 300 broedparen hadden we de grootste kolonie Rotganzen ontdekt die tot dan toe bekend was. Daar-



Rotgans op nest met pas uitgekomen kuiken, Taimyr, juli 1991 (Jan van de Kam). *Dark-bellied Brent Goose with newly hatched chick at Taimyr peninsula.*

naast broedden nog enkele paren Rotganzen langs kleine riviertjes op de vastelandstoendra.

Onderzoeksvraag kristalliseert uit

We waren natuurlijk met allerlei vragen in ons hoofd afgereisd naar Taimyr: met welk gewicht komen de Rotganzen aan in het broedgebied, waar gaan ze broeden, welke predatoren spelen een rol? Maar goede veldbiologen moeten natuurlijk in de stijl van Niko Tinbergen (Tinbergen 1971) goed observeren en steeds hun onderzoeksvragen bijstellen aan de hand van wat ze te zien krijgen. Zodoende besloten we al gauw ons onderzoek te richten op de vraag waarom er tussen al die meeuwen zoveel Rotganzen broeden, en op de veel uitgestrektere toendra zo weinig. Deze vraag werd des te knellender toen bij het uitkomen van de eerste eieren bleek dat op de eilandjes veel kleine kuikens door de meeuwen werden opgegeten, en binnen een week na het uitkomen vrijwel alle Rotganzen met hun kuikens de eilandjes zwemmend hadden verlaten om ze langs de riviertjes op de vastelandstoendra groot te brengen. In 1991 bleek van alle uitgekomen kuikens op 13 augustus nog slechts 15 % in leven te zijn (Spaans 1992).

In 1990 was er geen enkele Poolvos in ons onderzoeksgebied, zodat de eiland-rotganzen meer succes gehad zouden hebben als ze dat jaar allemaal op het vasteland hadden gebroed. Het volgende jaar, in 1991, ons eerste lemmingpiekjaar, werd bij andere kampementen van de internationale expeditie van Prof. Syroechkovskiy ontdekt dat kleine groepjes Rotganzen ook rondom nesten van Sneeuwuilen broedden (Summers *et al.* 1994). Dit broeden rondom een roofvogel was wel bekend van de Roodhalsgans *Branta ruficollis* (bij Slechtvalken *Falco peregrinus*), en van een andere rotgansondersoort, de Zwarte Rotgans *Branta b. nigricans* op het eiland Wrangel, maar tot dan toe nog nooit beschreven voor de Zwartbuikrotgans. Hoewel het steeds om kleine groepjes ging, kan dat over een grote oppervlakte zoals Taimyr (90 000 km² sneeuwuilbroedbiotoop) toch een aanzienlijk aantal rotgansparen opleveren dat bij Sneeuwuilen broedt, naar schatting op grond van de in 1991 en 1994 verzamelde gegevens 3000-15 000 paar. Bij de Lidia Baai broedde in 1991 ook een Sneeuwuil, maar in dat territorium was geen Rotgans te bespeuren. Wel broedden weer enkele Rotganzen verspreid op de toendra, maar in het lemmingpiekjaar 1991 waren ook

de poolvosburchten weer bewoond en alle nesten van vastelandsrotganzen werden door deze Poolvossen leeggeroofd.

Nomadische versus honkvaste Rotganzen

Naast de conditie die nodig is om met succes te kunnen broeden, is een veilige plek om de eieren uit te broeden en de jongen te laten opgroeien vanzelfsprekend van groot belang. Voedsel en veiligheid zijn natuurlijk niet geheel onafhankelijk van elkaar, omdat bij tekort aan voedsel vogels gedwongen zijn riskantere plekken (waar wel voedsel is) op te gaan zoeken. Hoe belangrijk veiligheid is, blijkt uit het feit dat zelfs in lemmingpiekjaren, wanneer er ruim voedsel voor Poolvossen is, en predatie op steltlopernesten minimaal is, Rotganzen die onbeschermd op de toendra gaan broeden, vrijwel allemaal worden gepredeerd. Van de *safe havens* die broedende Sneeuwuilen creëren door Poolvossen uit hun territoria te houden, wordt dan ook veelvuldig gebruik gemaakt door Rotganzen. Waar broeden deze vogels echter als Sneeuwuilen niet broeden, dus in de twee tussenliggende jaren wanneer er geen lemmingpiek is? Proberen ze wel ergens anders te broeden, of slaan ze die jaren over, om pas opnieuw een broedpoging te wagen als de Sneeuwuilen ook broeden? Het zou kunnen zijn dat er naast plaatstrouwe Rotganzen nomadische Rotganzen bestaan, en dat naarmate de meest geschikte broedplekjes vol raken, er steeds meer vogels noodgedwongen kiezen voor een nomadische broedstrategie. Allemaal interessante hypothesen, die onderzocht kunnen worden door individueel gemerkte ganzen jarenlang in het broedgebied en de overwinteringgebieden te volgen.

De aantallen nesten van Rotganzen die in de verschillende jaren werden gevonden op het Taimyr-schiereiland (tabel 1) geven enig inzicht in dit nomadisme. Allereerst blijken op bepaalde locaties (het Pronchischev-meer en de Medusa-baai) alleen in lemmingpiekjaren Rotganzen te broeden, en dan vrijwel uitsluitend in broedterritoria van Sneeuwuilen. Op de meeuweneilanden in de Lidia-baai broedden jaarlijks Rotganzen met een opvallende dip in 1992 toen er erg veel Poolvossen en niet-broedende Sneeuwuilen waren. In 1995 was het aantal nesten op de meeuweneilanden opvallend hoger dan in de andere jaren. Waren dit Rotganzen die nergens anders een plekje konden vinden,

Tabel 1. Aantal nesten van Rotganzen op verschillende locaties op het Taimyr-schiereiland. Getallen uit lemmingpiekjaren zijn vet gedrukt. *Number of Dark-bellied Brent Goose nests on various localities on the Taimyr peninsula. Lemming peak years are printed in bold type.*

Jaar - Year	Lidia-baai meeuweneilanden <i>Lidia Bay gull islands</i>	Lidia-baai 'vossenland' <i>Lidia Bay 'fox country'</i>	Kaap Sterlegov <i>Cape Sterlegov</i>	Troynoy <i>Troynoy Island</i>	Pronchischev meer <i>Lake Prochishchev</i>	Medusabaai <i>Medusa Bay</i>
1990	252	12	34			
1991	291	9	4		16	
1992	15	0		0	0	
1993	251	15				
1994	243	6	4	950		46
1995	381	0		400		0
1996						47
1997						0
1998						0
1999						150
2000						0
2001						0
2002	(132)*	0				87
2003						0

* In 2002 kon slechts een deel van de Vogeleilanden gecontroleerd worden. *In 2002 only part of the gull islands could be checked for nests.*

en zich ondanks de felle territoriumgevechten die Rotganzen op deze eilanden onderling leveren, toch een plekje hadden weten te veroveren? Kaap Sterlegov is een wat noordelijker gelegen kusttoendra waar Rotganzen vooral in 1990 hebben gebroed. Verder zijn er van dit gebied alleen waarnemingen uit twee lemmingpiekjaren, waarin hier overigens geen grote aantallen lemmingen werden aangetroffen, en er ook geen Sneeuwuilen broedden. De veel kleinere aantallen Rotganzen in die jaren geven misschien aan dat er toen op andere plekken veel geschiktere broedmogelijkheden waren. Tenslotte hebben we gegevens van Troynoy, een ver in zee gelegen eilandje waar nooit lemmingen voorkomen, en waar Rotganzen verspreid over het eiland broeden. Een Noors team trof hier in 1994 grote aantallen broedende ganzen aan (Bangjord *et al.* 1994), maar in 1995 vond ons team in hetzelfde gebied minder dan de helft van dit aantal (B. Spaans & F. Cottaar). Wel zwierven er enkele niet-broedende Sneeuwuilen rond, en werden ook enkele door deze uilen op het nest geslagen volwassen Rotganzen aangetroffen. De wisselende aantallen broedvogels op de diverse plaatsen geven al aan dat er elk jaar, afhankelijk van de lemmingdichtheid, veel verschuivingen plaatsvinden.

Directe metingen van plaatstrouw

Een veel directere manier om de plaatstrouw van Rotganzen te onderzoeken is het volgen van de mate waarin gemerkte vogels terugkeren naar hetzelfde gebied. In de Lidia-baai hebben we een met pootringen gemerkte populatie herkenbare individuen opgebouwd, vooral door het vangen van ruiende Rotganzen maar ook door het vangen van pas aangekomen vogels met kanonnetten of van broedende vrouwtjes op het nest met een sleepnet. In een voorlopige analyse hebben we gekeken welke nog levende vogels terugkeerden naar de broedeilanden. Dankzij waarnemingen in Europa konden we een selectie maken van ganzen waarvan we zeker wisten dat ze nog in leven waren. Onze hypothese was dat in lemmingpiekjaren minder vogels terugkeren naar de eilanden, omdat er dan veel meer alternatieve broedmogelijkheden zijn, en dat er in een predatorpiekjaar (veel Poolvossen en Sneeuwuilen in het jaar volgend op een lemmingpiek) juist meer vogels naar de meeuweneilanden zullen terugkeren om predatie te vermijden.

Opmerkelijk genoeg is het percentage terugkerende vogels zelfs op deze meeuweneilanden, met elk jaar een vrijwel constant aantal broedparen, niet hoger dan 28 % (vrouwtjes in 1995). Ondanks het feit dat sommige vogels

Tabel 2. Terugkeerkansen van gemerkte Rotganzen naar de meeuweneilanden (1.00 = alle ganzen keren terug). 1995 verschilt significant van 1992 en 1994 voor beide geslachten ($P < 0.05$, zie eindnoot voor gevolgde statistische procedure). *Marginal probabilities of return to the same nesting islands for marked Dark-bellied Brent Geese. 1995 differs significantly from both 1992 and 1994 for both sexes ($P < 0.05$), see endnote for statistical treatment.*

Jaar Year	Vrouwtjes Females	N	Mannetjes Males	N
1992	0.14	85	0.04	81
1993	0.21	78	0.08	72
1994*	0.16	127	0.05	104
1995	0.28	107	0.14	97

* lemmingpiekjaar *lemming peak year*

steeds op hetzelfde plekje broeden, is de meerderheid zelfs hier nomadisch (tabel 2). Ten tweede vertoont het predatorpiekjaar 1995 inderdaad een significant hoger terugkeer dan het lemmingpiekjaar 1994 (en overigens ook significant hogere dan 1992), voor beide geslachten. De overige verschillen tussen jaren zijn niet significant. Dat er een significant verschil werd gevonden tussen 1992 en 1995 (beiden jaren na een lemmingpiek), komt waarschijnlijk omdat er in 1992 zoveel Poolvossen zelfs over het ijs de meeuweneilanden bezochten, dat de Rotganzen er na twee weken al de brui aan gaven en wegtrokken (Spaans *et al.* 1998), zodat we nauwelijks de kans hadden om ringen af te lezen en vast te stellen welke vogels probeerden terug te keren. Een derde interessante waarneming is dat de vrouwtjes een veel hogere waarschijnlijkheid hadden om terug te keren dan de mannetjes. De meerderheid van de gepaarde Rotganzen blijft trouw aan de partner, zodat dit moet betekenen dat vrouwtjes die hun partner verliezen (door sterfte of door scheiding) met hun nieuwe partner meer geneigd zijn terug te keren dan mannetjes in een vergelijkbare situatie.

De rol van predatoren

Hoewel de conditie waarin de Rotganzen in mei het Waddengebied verlaten een aantoonbaar effect op het broedsucces heeft (Ebbinge & Spaans 1995), kunnen de extreem slechte broedresultaten in sommige jaren hierdoor niet worden verklaard. Tot nu toe is 1983 het enige jaar waarin het gewicht bij vertrek uit de Waddenzee een dramatisch slecht broedsucces heeft kunnen verklaren (Ebbinge 1989). De veelal onderschatte rol die predatoren spelen, lijkt extreem slechte broedjaren veel beter te kunnen verklaren. Rotganzen blijken uitermate 'vindingrijk' in het uitspelen van de ene predator

tegen de andere. In lemmingpiekjaren kunnen ze in territoria van Sneeuwuilen gaan broeden, die hen dan onbedoeld 'beschermen' tegen Poolvossen. Rotganskuikens staan echter wel op het menu van de Sneeuwuil. In jaren dat Sneeuwuilen niet tot broeden komen, omdat er te weinig lemmingen zijn, blijken ze zelfs in staat volwassen broedende Rotganzen op het nest te slaan. Door in meeuwenkolonies te broeden hebben volwassen Rotganzen nauwelijks gevaar van Sneeuwuilen te duchten, omdat de meeuwen massaal opvliegen zodra er een Sneeuwuil in de buurt komt. De meeuwen eisen echter weer hun tol onder de pas uitgekomen rotganskuikens, hoewel de ouders dat proberen te voorkomen door al in de eerste week na het uitkomen met hun kuikens naar het vasteland te zwemmen. Daar is bovendien meer voedsel, hoewel grote aantallen ruiende volwassen Rotganzen ook op de meeuweneilanden zelf voldoende voedsel weten te vinden.

De verrassend geringe plaatstrouw van Rotganzen aan voorspelbare broedplaatsen zoals meeuwenkolonies geeft aan dat elk jaar gezocht wordt naar geschikte broedplekken, en dat er elk jaar in slechts enkele dagen tijd beslissingen moeten worden genomen over de geschiktheid van een mogelijke broedplek. Op verschillende broedplaatsen blijkt de broedtijd niet meer dan een week te verschillen. Zo kwam in 1991 in de meeuwenkolonies in de Lidia-baai in West-Taimyr het eerste Rotganzennest op 13 juli uit (Spaans 1992), en bij de Sneeuwuilbroeders in Oost-Taimyr op 18 juli (Summers *et al.* 1994). De meeste nesten komen binnen een week na het eerste uitgekomen nest uit.

Discussie

Door de fluctuaties in aantallen predatoren in afhankelijkheid van de lemmingcyclus is er doorgaans elke drie jaar een zomer waarin heel

goed gebroed kan worden, maar de laatste tien jaar lijkt dat te veranderen. De echte topjaren komen niet meer voor (figuur 2) en het gemiddelde broedsucces van 10 % ligt nu onder de gemiddelde sterfte van 15 % (Ebbinge *et al.* 2002). Hierdoor is de sterke afname van de populatie te verklaren. De eigenlijke oorzaak van dit proces blijft voorsnog een raadsel. Is door klimaatverandering de lemmingcyclus veranderd? Komen echte piekjaren bij lemmingen niet meer voor (net als in Scandinavië)? Is de predatordruk hierdoor van jaar op jaar constanter, maar nooit meer erg laag zodat niet langer topbroedjaren mogelijk zijn? Is er tijdens de voorjaars trek misschien sprake van voedselconcurrentie met de sterk in aantal toegenomen Brandganzen *Branta leucopsis*? Vooral op het laatste traject tussen de Witte Zee en Taimyr blijken Rotganzen korte tussenstops te maken (Green *et al.* 2002), en de foerageermogelijkheden tijdens de voorjaars trek voor Rotganzen in deze gebieden (o.a. Pechora delta) zijn misschien ernstig beperkt door de daar sterk toegenomen aantallen (broedende) Brandganzen. We weten het niet. Meer dan genoeg reden om opnieuw uitgebreid onderzoek te gaan doen in de hoognoordelijke toendra's, waar 'onze' steltlopers en ganzen van afhankelijk zijn.

Literatuur

- Bangjord G., R. Korshavn & V.V. Nikiforov 1994. Fauna at Troynoy and Influence of Polar Stations on Nature Reserve. Report No. 10 of the Joint Norwegian-Russian Commission on Environmental Cooperation, The Seabird Expert Group and report 3 of the Norsk Ornitologisk Forening (NOF), Klæbu.
- Béty J., G. Gauthier, J.F. Giroux & E. Korpimäki 2001. Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos* 93: 1-13.
- Blomqvist S., N. Holmgren, S. Åkesson, A. Hedenström & J. Pettersson 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia* 133: 146-158.
- Clausen P. 1997. Dark-bellied Brent Geese *Branta b. bernicla* use of the White Sea. A progress report. In: J. van Nugteren 1997. Flyway Management Plan Dark-bellied Brent Goose. National Reference Centre for Nature Management, Wageningen, Netherlands Nr. C-17.
- Ebbinge B.S. 1987. In hoeverre bepalen lemmingen het broedresultaat van Rotganzen *Branta bernicla*? *Limosa* 60: 147-149.
- Ebbinge B.S. 1989. A multifactorial explanation for variation in breeding performance of Brent Geese. *Ibis* 131: 196-204.
- Ebbinge B.S. 1991. Brent Goose research in Taimyr in 1990. IWRB Goose Research Group Bulletin 1: 8-10.
- Ebbinge B.S. & B. Spaans 1995. The importance of body reserves accumulated in spring staging areas in the temperate zone for breeding in Dark-bellied Brent Geese *Branta b. bernicla* in the high Arctic. *Journal of Avian Biology* 26: 105-113.
- Ebbinge B.S. & B. Spaans 2002. How do Brent Geese (*Branta b. bernicla*) cope with evil? Complex relationships between predators and prey. *Journal für Ornithologie* 143: 33-42.
- Ebbinge B.S., J.A.P. Heesterbeek, B. Ens & P.W. Goedhart 2002. Density dependent population limitation in Dark-bellied Brent Geese *Branta b. bernicla*. *Avian Science* 2: 63-75.
- Ebbinge B. 2003. De relatie tussen Rotganzen en lemmingen. *Mens en Vogel* 41: 38-49.
- Green M., T. Alerstam, P. Clausen, R. Drent & B.S. Ebbinge 2002. Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla*, as recorded by satellite telemetry, do not minimise flight distance during spring migration. *Ibis* 144: 106-121.
- Greenwood J.J.D. (1987). Three-year cycles of lemmings and Arctic geese explained. *Nature* 328: 577.
- Roselaar C.S. 1979. Fluctuaties in aantallen Krombekstrandlopers *Calidris ferruginea*. *Watervogels* 4: 202-210.
- Salomonsen F. 1958. The present status of the Brent Goose (*Branta bernicla*) in western Europe. *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.* 120: 43-80.
- Spaans B. 1992. Reisverslag en overzicht van het onderzoek verricht door de Nederlandse deelnemers aan de internationale expeditie naar het broedgebied van de Rotgans in Noordwest Taimyr in 1991. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- Spaans B., M. Stock, A. St. Joseph, H.-H. Bergmann & B.S. Ebbinge 1993. Breeding biology of Dark-bellied Brent Geese *Branta b. bernicla* in Taimyr in 1990 in the absence of arctic foxes and under favourable weather conditions. *Polar Research* 12: 117-130.
- Spaans B., H. Blijleven, I. Popov, M.E. Rykhlikova & B.S. Ebbinge 1998. Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla* forego breeding when Arctic foxes *Alopex lagopus* are present during nest initiation. *Ardea* 86: 11-20.
- Summers R.W. 1986. Breeding production of Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla* in relation to lemming cycles. *Bird Study* 33: 105-108.
- Summers R.W. & L.G. Underhill 1987. Factors related to breeding production of Brent Geese *Branta b. bernicla* and waders (*Charadrii*) on the Taimyr Peninsula. *Bird Study* 34: 161-171.
- Summers R.W., L.G. Underhill, E.E. Syroechkovski Jr., H.G. Lappo, R.P. Prys Jones & V. Karpov 1994. The breeding biology of Dark-bellied Brent Geese *Branta b. bernicla* and King Eiders *Somateria spectabilis* on the northeastern Taimyr Peninsula, especially in relation to Snowy Owl *Nyctea scandiaca* nests. *Wildfowl* 45: 110-118.
- Tinbergen N. 1971. Spieden en speuren in de vrije natuur van Nederland, Groenland, Engeland, Zuid-Afrika, Canada en de Pacific-kust. 2e druk. Ploegsma, Amsterdam.

Eindnoot: het schatten van de terugkeerkans

Om de kans te schatten dat een Rotgans naar dezelfde broedplaats terugkeerde (tabel 2) werd $Y_{ij} = 1$ gesteld in het geval gans i terugkeerde naar de broedplaats in jaar j en $Y_{ij} = 0$ als dit niet het geval was. Bij dit laatste werd als voorwaarde gesteld dat de vogel in het overwinteringsgebied was afgelezen of in een later jaar terugkeerde naar de broedplaats, zodat duidelijk was dat hij nog in leven was. Gevallen die hieraan niet voldeden werden als ontbrekende waarnemingen beschouwd. Voor de analyse werd een *Probit-Normaal* model gebruikt, waarvan de parameters werden geschat volgens de *maximum likelihood* methode. In dit model is Y_{ij} binomiaal verdeeld met kans op terugkeer naar

de broedplaats P_{ij} . Deze kans wordt beïnvloed door jaar- en ringplaats-effecten. Verder werd een normaal verdeelde gansspecifieke toevalsfactor E_i toegevoegd, die de aanname weergeeft dat sommige vogels nomadisch waren (lage waarde voor E_i en dus een lage terugkeerkans) en andere plaatstrouw (hoge waarde voor E_i):

$$\begin{aligned} Y_{ij} &\sim \text{Binomiaal}(1, P_{ij}) && \text{voor gans } i \text{ in jaar } j \\ \text{Probit}(P_{ij}) &= \mu_{ij} + E_i; && E_i \sim \text{Normaal}(0, \sigma^2) \\ \mu_{ij} &= \mu + \text{jaar}_i + \text{ringplaats}_{k(i)} \end{aligned}$$

Bart Ebbinge, Centrum voor Ecosystemen, Alterra, Postbus 47, 6700 AA Wageningen, bart.ebbinge@wur.nl

Unraveling the breeding success of Dark-bellied Brent Geese *Branta b. bernicla*

Dark-bellied Brent Geese often nest on small islands in association with Taimyr Gulls *Larus heuglini*, but can also nest successfully on the mainland tundra within territories of nesting Snowy Owls *Nyctea scandiaca*, or even more or less scattered without any apparent association with other bird species. Because of year-to-year variations in predator pressure the latter two types of nesting habitat are not available every year. Snowy Owls tend to breed only in lemming peak years (once every three years on the Taimyr peninsula), and the same Snowy Owl territories are not occupied on a regular basis. This means that in order to use these types of nesting opportunities Brent Geese have to adopt a nomadic strategy and have to search for suitable nesting sites immediately after arrival in the breeding area. Year-to-year comparisons of sites where Brent Geese nested within Snowy Owl territories show that Brent Geese did not even attempt to nest in such areas in years when Snowy Owls did not nest there. Within gull colonies, which are predictable from year to year, individual Brent Geese can be very site-faithful, but one would expect a lower rate of return to these gull colonies when more nesting opportunities occur in lemming

peak years, when Snowy Owls do nest. Individually marked Brent Geese nesting on islands within Taimyr Gull colonies were studied during two complete lemming cycles from 1990-1995 in the Lidia Bay, Pyasina delta, western Taimyr. Additional information from the wintering grounds allowed us to determine whether individuals were still alive and thus to exclude the possibility of death as a confounding reason not to return. Indeed, more geese returned in the predator peak year 1995 than in the lemming peak year 1994. In the other predator peak year, 1992, Arctic Foxes *Alopex lagopus* frequently visited the islands by walking across the ice, and the geese abandoned the breeding sites before most rings could be read.

It is postulated that at the high Brent Goose population levels in the early 1990s, gull colonies were fully saturated as a Brent Goose nesting habitat, and an increased proportion of the population may have had to adopt a nomadic breeding strategy. The recent decrease from 314 000 to 200 000 birds during the last decade is due to a reduction in breeding success, as indicated by the proportion of first-winter birds on the wintering grounds. However, the cause for this reduced breeding success is far from understood. This is reason to resume scientific studies in the Russian high arctic.