

SAMENVATTING THEMADAG 'MEZENWERK'

Inleiding

Joost Tinbergen

(Rijksuniversiteit Groningen)

Op 27 maart 2010 hield de NOU haar voorjaarssymposium onder de titel 'Mezenwerk' in de Geertekerk te Utrecht. In dit symposium stond niet de mees centraal maar de problemen die op het moment door jonge onderzoekers aan mezen worden onderzocht. Mezen, vooral Koolmezen, zijn voor veldonderzoek erg handige soorten omdat ze algemeen zijn, graag in nestkasten broeden en zich makkelijk laten vangen. Daarom zijn in Nederland al vanaf 1913 door Wolda systematische gegevens verzameld over aantallen broedende Koolmezen in verschillende typen bos. Inmiddels is de Koolmees een van de modelsoorten voor ornithologisch onderzoek geworden. Onze traditie in het mezenonderzoek is gevestigd door H.N. Kluijver, die, gepromoveerd op een veelomvattend werk aan spreeuwen, het populatiedynamische onderzoek aan de Koolmees als een speerpunt koos. Het is naar zijn voorbeeld dat in Engeland David Lack besloot ook een langdurig populatieonderzoek aan mezen te beginnen. Beide onderzoeken lopen tot vandaag de dag door.

De NOU is nauw verweven met dit onderzoek omdat de betrokken onderzoekers actieve leden van de NOU waren en ook regelmatig in Ardea schreven. In 1951 publiceerde Kluijver zijn artikel over "The population ecology of the great tit" waarin hij onder meer sekseverhoudingen, dichtheidsafhan-

De Nederlandse Ornithologische Unie organiseert jaarlijks een aantal themadagen. In dit katern zijn de verslagen van die themadagen opgenomen en zijn aankondigingen en ander verenigingsnieuws te vinden.

Voor actuele data en informatie zie www.nou.nu

kelijkheid, territorialiteit, dispersie, legselgrootte en legdatum besprak. Hij verdiepte zich in allerlei vragen zoals de effecten van temperatuur op legdatum, de rol van gedrag en individuele variatie, maar hij was toch vooral geïnteresseerd in regulatie van de aantallen. En hij pakte dat experimenteel aan! Hoe komt het dat aantallen over lange termijn tamelijk stabiel zijn? Welke mechanismen spelen daarbij een rol? Daarover was een controverse ontstaan met Lack. Kluijver dacht dat de aantalsregulatie bij de Koolmees vooral via territorialiteit in het najaar verliep terwijl Lack vooral een directe rol van het voedsel propageerde. Deze tegenstelling genereerde zowel in Oxford (Edward Grey Institute) als in Arnhem (Instituut voor Oecologisch Onderzoek), maar ook in Gent (Universiteit) en op andere plaatsen veel onderzoek naar aantalsfluctuaties en territorialiteit.

De hier volgende samenvattingen van de op de themadag gehouden voordrachten geven een beeld van wat jonge onderzoekers vandaag de

dag aan Koolmezen doen. Traditionele onderwerpen zoals welke factoren de legdatum bepalen en dichtheidsafhankelijkheid worden met hernieuwde interesse en experimentele mogelijkheden aangepakt. Consequenties van verschillen in gedragstypen en geslachtsverhouding worden in groot detail onderzocht. Ook is er nadrukkelijk aandacht voor veranderingen in de wereld. Sinds Wolda in 1913 met zijn koolmeesonderzoek begon is de wereld onder andere opgewarmd en is veel lawaaiiger geworden. Beide veranderingen hebben consequenties gehad voor de mezen, en ook daarover leest u hieronder meer.

Timing van de voortplanting in een veranderende wereld

Sonja Schaper (Nederlands Instituut voor Ecologie, Heteren)

Koolmezen broeden in een omgeving met seizoenen en moeten hun voortplanting zo plannen dat de omstandig-



Het broeden in nestkasten maakt de Koolmezen tot een geliefde modelsoort voor populatie-ecologisch onderzoek.

Sonja Schaper



Sonja Schaper

Koolmezenpaar in een experimentele volière waar het verloop van de voorjaarsstemperatuur geregeld kan worden.

heden het hen mogelijk maken hun jongen te voeren. Omdat de rupsen die ze daarvoor nodig hebben verse eikenblaadjes eten en slechts gedurende een heel korte periode in het voorjaar beschikbaar zijn, moeten de mezen hun eileg afstemmen op het ontwikkelingsproces van de eiken. In koude jaren zijn de eiken en rupsen later en moeten de mezen dus ook later broeden. De mezen moeten echter al weken voordat de eikenknoppen zichtbaar zwellen hun geslachtsorganen ontwikkelen, een nest bouwen, eieren leggen en deze uitbroeden. Dat betekent dat ze uit de condities in het vroege voorjaar het toekomstige verloop ervan moeten voorspellen. Als ze te vroeg of te laat broeden zullen de jongen onder suboptimale omstandigheden opgroeien en zullen er minder uitvliegen. Nu de voorjaren warmer worden zien we dat veel mezen te laat leggen om de jongen in het nest te hebben tijdens de piek in voedselaanbod. Vogels die later leggen beginnen echter ook later in het seizoen met de rui. Ze moeten dus sneller ruïen, met als mogelijk gevolg veren van een slechtere kwaliteit. Daardoor kunnen ze mogelijkwijze in het vol-

gende broedseizoen weer moeilijker voldoende voedsel bemachtigen om vroeg te beginnen.

In ons onderzoek volgen we twee benaderingen om te begrijpen waarom er individuele variatie is in de timing van het broeden en waarom het de vogels niet lukt om het veranderende klimaat bij te houden. Voor de eerste benadering gebruiken we onze in nestkasten broedende mezenpopulatie op de Hoge Veluwe, die we al meer dan 50 jaar bestuderen. Op zoek naar dat wat sommige koolmezenvrouwtjes ervan weerhoudt vroeg te leggen concentreren we ons op de rol van voedselaanbod en bestuderen de energiehuishouding van individuele vrouwtjes in het vroege voorjaar. In het veld meten we ook hoeveel jongen vroeg en laat leggende mezen grootbrengen.

In de tweede benadering concentreren we ons op de mechanismen van de timing en kijken we in meer detail naar de omgevingssignalen die vrouwtjes kunnen gebruiken om de beste legdatum te voorspellen. De veldstudies tonen duidelijk dat het broedbegin nauw samenhangt met de voorjaarsstemperatuur, maar is de temperatuur zelf de

sleutel of de ontwikkeling van vegetatie en prooidieren die de temperatuurstijging veroorzaakt? Om die vraag te beantwoorden voeren we experimenten uit met koolmezenparen die broeden in volières met een gecontroleerd klimaat. Geïsoleerd van andere omgevingssignalen en met voedsel in overvloed kunnen we nagaan of de vogels inderdaad hun timing aanpassen onder verschillende temperatuurscenario's. We volgen in detail de fysiologische veranderingen die de mezen doormaken, zoals de toename in hormoonspiegels, groei van de gonaden en de rui in de nazomer. We willen weten of de voortplanting direct wordt beïnvloed door de temperatuur, in welke periode de vogels daarvoor gevoelig zijn, en welke aspecten van een complex temperatuurprofiel belangrijk zijn. En ook of er genetische bepaalde individuele verschillen zijn in temperatuurgevoeligheid. Doordat de experimentele mezenparen afkomstig zijn uit onze lang bestudeerde populatie en hun afstamming bekend is, kunnen we nakomelingen van vroeg of laat broedende moeders selecteren voor de experimenten. Onze resultaten tot dusver laten zien

dat onder gecontroleerde omstandigheden de nakomelingen van vroeg broedende moeders inderdaad ook vroeger broeden. Het lijkt er echter op dat vooral vrouwtjes uit laat leggende families gevoelig zijn voor temperatuurveranderingen. Hogere voorjaars temperaturen leiden daarnaast tot een vroegere regressie van de testes bij mannetjes en een vroegere start van de rui. Het verschil tussen individuele vrouwtjes in temperatuurgevoeligheid kan een mechanisme zijn waarop natuurlijke selectie kan aangrijpen om de synchronisatie tussen het broeden en de rupsenpiek te herstellen.

Dichtheidsafhankelijke effecten bij Koolmezen: negatief of positief?

Marion Nicolaus (Max Planck Instituut voor Ornithologie, Seewiesen, Duitsland, en Universiteit Groningen)

Om hun fitness te maximaliseren moeten dieren beslissingen over hun voortplanting niet alleen afstemmen op omgevingsfactoren zoals voedsel en veiligheid, maar ook op sociale factoren. De plaatselijke populatiedichtheid (bijvoorbeeld van broedparen of juveniele dieren) kan van grote betekenis zijn voor het gedrag omdat deze zowel direct als via het aantal en type concurrenten de kwaliteit van de habitat beïnvloedt. Wanneer hulpbronnen zoals voedsel of nestplaatsen beperkend zijn valt te verwachten dat een hoge vogeldichtheid leidt tot een toename in 'interferentiecompetitie' (door directe interacties met concurrenten) en/of 'depletiecompetitie' (door uitputting van de hulpbronnen), met een slechtere habitatkwaliteit en een geringere voortplantingssucces als gevolg (negatieve dichtheidsafhankelijkheid). Minder bekend is dat onder andere omstandigheden dezelfde sociale factoren ook positieve 'publieke' informatie over de habitatkwaliteit kunnen overbrengen. Een hoge dichtheid wijst op een goed voortplantingssucces van

de lokale dieren en dus op gunstige omstandigheden. In dit geval kan variatie in dichtheid dus een selectie van gunstige habitats mogelijk maken.

Aan de hand van koolmezenpopulatie in de Lauwersmeer bespreek ik voorbeelden van positieve en negatieve dichtheidsafhankelijkheid. In deze nog jonge populatie nam in de loop van de tijd de natuurlijke broeddichtheid toe terwijl de legselgrootte afnam, wijzend op negatieve dichtheidsafhankelijkheid van de voortplanting. In hetzelfde jaar produceerden vogels uit deelgebieden met een hoge mezen-dichtheid echter even veel eieren als vogels uit plots met lage dichtheid. Dit resultaat suggereert dat concurrentie werkt op een verschillende ruimtelijke schaal of in een ander stadium in de levenscyclus (bijvoorbeeld voor of na het neststadium). In het tweede voorbeeld laat ik zien dat juveniele mezen zich meer vestigden in bosjes met een overschot aan mannen. Omdat mannetjes een grotere geboortepaats trouw vertonen dan vrouwtjes kennen zulke bosjes hogere dichtheden van juveniele vogels in de periode na het uitvliegen. Ze kunnen dus aantrekkelijk zijn geweest als vestigingsplaats omdat de hoge dichtheid is opgevat als een aanwijzing voor een hoog broedsucces.

Past de Koolmees zijn zang aan verkeerslawaaï aan, en wat levert dat op? *Wouter Halfwerk (Universiteit Leiden)*

De wereld verstedelijkt in een rap tempo en één van de gevolgen daarvan is dat zij steeds lawaaiër wordt. De resterende natuurlijke gebieden krijgen ook meer en meer te maken met lawaai, afkomstig van het verkeer dat gebruik maakt van de (snel)wegen die de groeiende steden verbinden. Dit geeft problemen voor de meeste zangvogels aangezien zij moeten zingen om een potentiële partner te lokken of rivaliserende buren buiten hun territorium te houden. Zangvogels zullen er

dus voor moeten zorgen dat hun lied gehoord blijft worden om succesvol tot broeden te komen.

De vraag is dus hoe vogels hun zang aan verkeerslawaaï aanpassen en of dit voldoende is om verlies van voortplantingssucces te voorkomen. De Koolmees staat binnen dit onderzoek centraal aangezien we weten dat deze soort hoger zingt in lawaaiige territoria en zo uitkomt boven het verkeerslawaaï dat vooral laag in frequentie is. Het is echter niet duidelijk of we hier te maken hebben met een causaal verband omdat bijvoorbeeld op lawaaiige plekken ook vaak lantarenpalen staan en we weten dat licht van grote invloed kan zijn op het zanggedrag van vogels.

Door middel van experimenten toon ik aan dat Koolmezen hun zang aanpassen als ze aan verkeerslawaaï worden blootgesteld. Ze lijken daarbij de simpele regel te hanteren om lagere liedjes korter te zingen dan hogere liedjes. Daarnaast laat ik zien dat als je een zingende Koolmees blootstelt aan 'omgekeerd' verkeerslawaaï, dat hoog in frequentie is, ze juist de hogere liedjes minder gebruiken. Dit lijkt een efficiënt mechanisme om te ontsnappen aan het maskerende effect van lawaai, maar de vraag is hoe kostbaar het is om je zang aan te passen. We weten dat bij sommige vogelsoorten de vrouwtjes juist de voorkeur geven aan lage liedjes omdat dit aangeeft hoe competitief een zingende man is.

Zijn Koolmezen voldoende aangepast om nog even veel nakomelingen krijgen op een lawaaiige plek? Het kan zijn dat hoger zingen minder aantrekkelijk is. Het kan ook zijn dat Koolmezen nog niet hoog genoeg zingen of door andere oorzaken alsnog hinder ondervinden van het lawaai. Tijdens een studie in een nestkastpopulatie langs een snelweg, waar we het lawaainiveau hebben gerelateerd aan het broedsucces, vonden we dat Koolmezen op lawaaiige plekken gemiddeld minder eieren leggen. Daarnaast heb ik een grootschalig experiment uitgevoerd

waarbij broedende Koolmezen gedurende de eilegfase werden blootgesteld aan lawaai in de nestkast. In deze fase verblijven vrouwtjes een groot deel van de tijd in de kast, van waaruit zij veelvuldig met hun man communiceren. De resultaten zijn niet eenduidig. De lawaai-blootstelling lijkt weinig effect te hebben op het broedgedrag van vrouwen, maar tegelijkertijd zien we dat de mannen dichterbij gaan zitten zingen om het verlies als gevolg van lawaaimaskingering te compenseren.

Persoonlijkheden en ruimtelijk gedrag bij de Koolmees

Thijs van Overveld

(Antwerpen Universiteit, België)

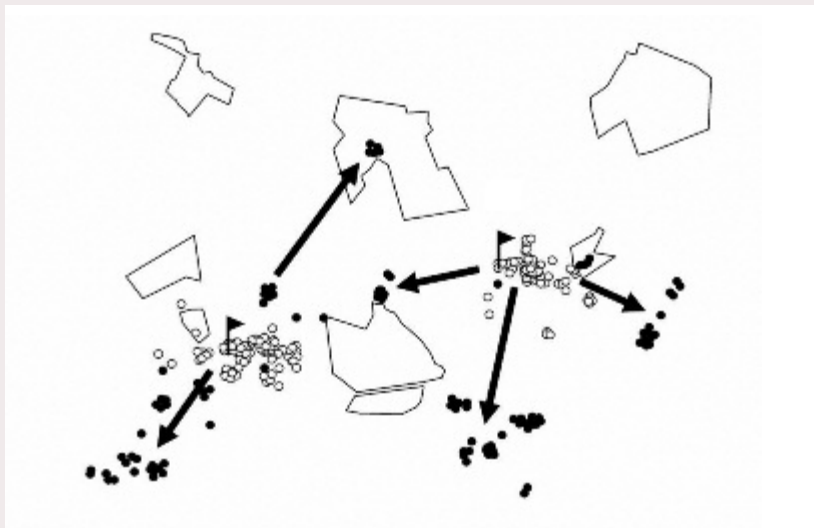
Een van de belangrijkste processen binnen de populatie-ecologie is natale dispersie (geboortedispersie), waarbij jonge individuen een plek zoeken om voor het eerst te reproduceren. Het is een dynamisch proces met grote variatie in verplaatsingen tussen individuen. Terwijl sommige vogels in de buurt blijven van de plek waar ze zijn geboren, vestigen andere zich op grotere af-

stand of verlaten zelfs de lokale populatie. Deze verplaatsingen zijn van grote invloed op de sociale en genetische samenstelling (genenuitwisseling) van populaties, en daarmee mogelijk van belang voor hun voortbestaan.

Geboortedispersie is echter een complex proces, waarbij verschillende mechanismen de beslissingen van individuen om de ouderlijk omgeving te verlaten kunnen beïnvloeden. De meest bekende mechanismen zijn dichtheidsafhankelijkheid en/of competitie om lokale voedselbronnen. Recente studies aan onder meer de Koolmees suggereren echter dat bepaalde typen individuen meer geneigd zijn de geboorteomgeving te verlaten dan andere en dat dit samenhangt met individuele verschillen in 'persoonlijkheid' of 'temperament'. Persoonlijkheden zijn een soort gedragspakketten: combinaties van gedragingen die samen een zogenaamde strategie vormen. In het spectrum van persoonlijkheidsvariatie onderscheiden we twee extreme types met een 'actieve', respectievelijk een 'passieve' strategie. 'Actieve' individuen verkennen een nieuwe omgeving op een oppervlak-

kige manier, zijn routineus, agressief en nemen meer risico. 'Passieve' individuen zijn zorgvuldige verkenners, weinig agressief en meer flexibel bij veranderende omstandigheden. Welke mechanismen een rol spelen bij de relatie tussen persoonlijkheid en geboortedispersie is nog grotendeels onbekend. Het kan zijn dat bepaalde typen individuen van nature meer geneigd zijn om te vertrekken uit hun broedomgeving of dat ze anders reageren op omgevingsfactoren zoals dichtheid, sociale structuur of voedselaanbod.

De algemene doelstelling van deze studie is om te onderzoeken hoe verschillen in persoonlijkheid, bij nakomelingen zowel als ouders, leiden tot variatie in dispersie in natuurlijke populaties. We gebruiken de Koolmees als modelsoort en betrekken dispersiegegevens uit een lopende populatiestudie in verschillende kleine bosfragmenten in Antwerpen (België). Met behulp van radiotelemetrie, mistnetvangsten en *Passive Integrated Transponder* (PIT)-tags gaan we na hoe, in verschillende fasen in de periode tussen uitvliegen en de herfst, diverse aspecten van ruimtelijk gedrag (familieverplaatsingen, home ranges, dispersie) gecorreleerd zijn met elkaar en met persoonlijkheidsvariatie. Voorlopige resultaten indiceren dat familieuitstapjes (van soms meer dan 1 km) in de ouderzorgperiode gerelateerd zijn aan de leeftijd en persoonlijkheid van de moeder en plaatsen aandoen waar zij zelf verbleef als juveniel. In de zomer, nadat ze onafhankelijk zijn geworden, blijken juveniele mezen van verschillende persoonlijkheidstypen na het weghalen van voedsel op voedertafels te verschillen in hun ruimtelijke respons. Jonge mezen met een hoge exploratiescore (*fast explorers*, FE) vlogen verder weg van de voedertafel naar plaatsen die ze vermoedelijk reeds kenden, terwijl mezen met een lage exploratiescore (*slow explorers*, SE) in de omgeving bleven (figuur 1). Dit resultaat



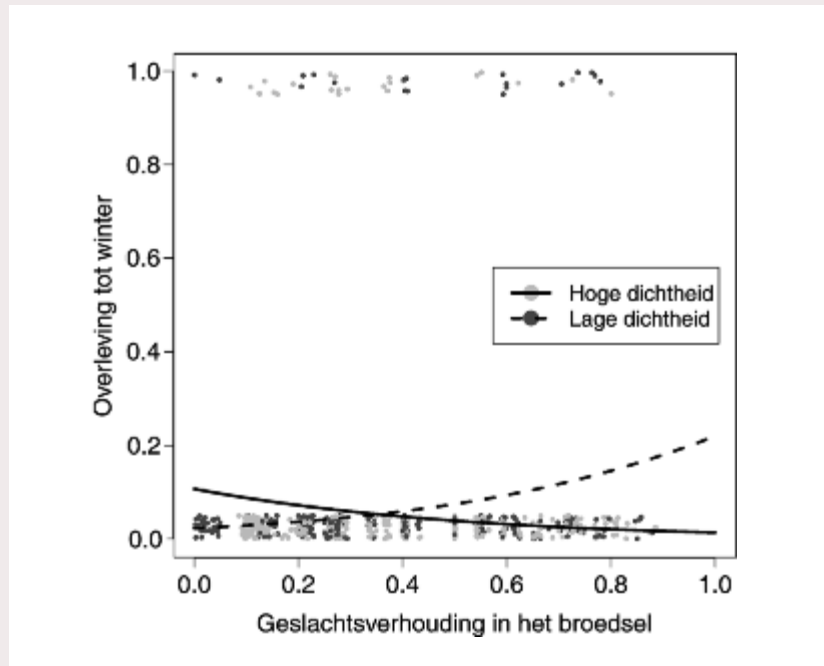
Figuur 1. Ruimtelijke respons van juveniele mezen na het weghalen van voedsel op voedertafels in de zomer. De vlaggetjes tonen de plaats van de voedertafels. Juveniele *fast explorers* (zwarte stippen) vlogen verder weg van de voedertafel na het weghalen voedsel dan *slow explorers* (witte stippen) die in de buurt bleven foerageren.

suggereert dat FE en SE verschillen in het verzamelen en gebruiken van informatie uit de omgeving en dat dit zich uit in verschillen in ruimtegebruik. Dergelijke verschillen zijn eerder gevonden in laboratoriumexperimenten met muizen en mezen, maar nog niet onder veldomstandigheden.

Kiezen voor meer zonen of meer dochters?

Reinder Radersma
(Groningen Universiteit)

In veel dierpopulaties zijn er ongeveer evenveel mannen als vrouwen. Omdat bij vogels en zoogdieren het geslacht wordt bepaald door chromosomen (het Z- en W- of het X- en Y-chromosoom) lijkt het mechanisme van geslachtbepaling de logische oorzaak van deze gelijke geslachtsverhouding. Dit mechanisme kan echter ook het gevolg van evolutie zijn en dus niet de oorzaak. De evolutionaire verklaring voor gelijke geslachtsverhoudingen is voor het eerst duidelijk omschreven door R.A. Fisher (1930). Deze verklaring komt er op neer dat natuurlijke selectie er voor zorgt dat er ongeveer evenveel mannen als vrouwen worden geboren omdat dit uiteindelijk het meeste nageslacht oplevert. De natuur zou echter de natuur niet zijn als er niet allerlei uitzonderingen zouden zijn op een gelijke geslachtsverhouding. Deze gaan echter niet in tegen de ideeën van Fisher omdat ze geen genetische grondslag hebben. De ouders passen de sekse van hun nageslacht aan als reactie op een bepaalde situatie (facultatieve geslachtsallocatie). Ze doen dit bijvoorbeeld om er voor te zorgen dat hun nageslacht zo min mogelijk competitie ondervindt in hun latere leven. Bij de meeste vogelsoorten (eenden en ganzen uitgezonderd) trekken dochters verder van de geboorteplek weg dan zonen om zich te vestigen en voort te planten. Daarom zou het voordelig kunnen zijn meer dochters te produce-



Figuur 2. Overleving van vrouwelijke koolmeesjongen van uitvliegen tot aan de eerste winter uitgezet tegen de geslachtsverhouding in het broedsel waar zij uitvlogen. De ononderbroken lijn geeft de overlevingskans weer voor dochters uit een gebied met een experimentele hoge dichtheid uitgevlogen jongen; de onderbroken lijn voor dochters uit een gebied met een experimentele lage dichtheid uitgevlogen jongen.

ren als er veel concurrentie is op de geboorteplek, om bijvoorbeeld broedgelegenheid of voedsel. Als de competitie zwak is kunnen beter zonen worden geproduceerd, omdat zij kunnen profiteren van de lokale ruimte. In de koolmeespopulatie van de Lauwersmeer hebben we geslachtsallocatie waargenomen als reactie op de dichtheid van uitgevlogen jongen in het jaar ervoor: Moeders produceerden meer dochters bij hoge en meer zonen bij lage dichtheid.

Om te kijken of geslachtsallocatie meer toekomstig nageslacht oplevert hebben we in 2009 een experiment uitgevoerd waarbij we zowel de dichtheden van uitgevlogen jongen als de geslachtsverhouding in het broedsel hebben gemanipuleerd. We kunnen nu zien welke geslachtsverhoudingen in broedsels de meeste kleinkinderen opleveren en of dit afhangt van de dichtheid van uitgevlogen jongen. Hiervoor hebben we echter wel de broedgege-

vens van 2010 nodig, daarom kunnen we vooralsnog alleen kijken naar de overleving tot de winter van de zonen en dochters geboren in 2009. We vonden géén effect van alleen de dichtheid van uitgevlogen jongen op de overleving. Verrassend genoeg werd bij dochters de overleving wel beïnvloed door een interactie tussen dichtheid en de geslachtsverhouding in het broedsel. In gebieden met veel uitgevlogen jongen overleefden dochters met veel zussen beter dan dochters met veel broers, terwijl in gebieden met weinig uitgevlogen jongen dochters met veel zussen slechter overleefden dan dochters met veel broers (figuur 2). Dit geeft aan dat geslachtsallocatie als reactie op de dichtheid van uitgevlogen jongen het reproductieve succes van de ouders niet alleen beïnvloedt via de vestigingsplaats van de jongen, maar mogelijk ook via hun overleving. Na het broedseizoen van 2010 weten we of dit werkelijk zo is.