

ANDERMANS VEREN

In deze rubriek wordt in elk nummer van Limosa een kleine bloemlezing gegeven uit opmerkelijke artikelen verschenen in de internationale literatuur. We beperken ons daarbij tot artikelen die een verbinding met Nederland hebben, bijvoorbeeld doordat de betreffende soorten ook bij ons voorkomen of doordat de studies zijn gedaan door Nederlandse onderzoekers.

In deze aflevering bijdragen van Ingrid Tulp en Romke Kleefstra

- Kanoeten en kokkelcompetitie
- Hoe verder de vlucht, hoe langer de vleugel
- Zorgvuldig hamsterende krakers
- Nestvlieders en nestblijvers ten voeten uit

KANOETEN EN KOKKELCOMPETITIE

De interacties tussen predatoren en hun prooi worden al lange tijd bestudeerd. Predatoren kunnen door selectief te zijn grote invloed uitoefenen op onder meer de verspreiding, dichtheid, lichaamsbouw en reproductie van hun prooien. De prooi past zich aan op de selectieve predatiedruk, waar een predator vervolgens weer op moet inspelen. Een spel van kat en muis; het overleven van de best aangepaste. Hierbij kan de selectieve predatie ook de concurrentie tussen de prooien onderling veranderen. Dit soort processen van selectie en concurrentie worden maar zelden tegelijkertijd onderzocht. Ook veldstudies van het effect van door predatoren gestuurde selectiedruk op prooiopopulaties op de korte termijn zijn schaars. Onderzoekers van het NIOZ bemonsterden drie vergelijkbare proefvlakken op het wad op kanoetenprooien (Kokkels), vóór en ná predatie door een kokkelpredator (Kanoeten), waarbij één proefvlak niet werd bezocht door de Kanoet en als referentieproefvlak diende. Ze onderzochten de dichtheid, verspreiding, vorm en samenstelling (verhouding schelp/vlees) van de Kokkels.

Voordat Kanoeten in de proefvlakken kwamen, waren Kokkels heterogeen verspreid; er waren in ieder proefvlak plekken met Kokkels op een kluitje en plekken waar ze wijder uiteen lagen. Hoe hoger de dichtheid, hoe lager de hoeveelheid vlees en schelp per Kokkel, wat wijst op een dichtheidsafhankelijke groei: hoe dichter op elkaar hoe groter de concurrentie om voedsel. Nadat Kanoeten de proefvlakken bezochten was de dichtheid aan Kokkels maar liefst 78% lager, geen 232 maar 50 Kokkels per m². Bovendien waren de Kokkels na het kanoetenbezoek veel homogener verspreid. In het referentieproefvlak veranderde amper iets aan de kokkeldichtheid en bleef de verspreiding heterogeen.

De Kanoeten namen vooral jonge Kokkels te grazen met een gemiddelde lengte van 7 mm. Dit zijn Kokkels met relatief weinig schelp en veel vlees, waarmee de Kanoeten in kort tijdsbestek veel energie kunnen opnemen. Door deze selectieve predatie veroorzaakten de Kanoeten dat de Kokkels snel 22% dikkere schelpen produceerden en relatief weinig vlees. De Kokkels veranderden zo van lekkere hapjes voor Kanoeten in gepantserde en veel minder goed eetbare

schelpen. In het referentieproefvlak veranderde niets aan de hoeveelheid schelp van de Kokkels, maar nam hun vleesmassa toe met 13%.

Bij aanwezigheid van de Kanoet investeerden de Kokkels dus in hun schelp, terwijl ze bij afwezigheid van hun predator investeerden in vleesmassa. Kokkels met relatief veel vlees kunnen meer investeren in hun voortplanting en krijgen dus meer nakomelingen. Daarmee zou de selectieve druk op de lange termijn tot een ongunstig prooiaanbod voor de Kanoet kunnen leiden (minder Kokkels met minder vlees en dikkere schelpen), ware het niet dat predatiedruk door Kanoeten in ruimte en tijd varieert. Daardoor veroorzaakt de predator slechts tijdelijke en ruimtelijke schommelingen in de natuurlijke selectie op zijn prooi-soort.

Bijleveld A.I., S. Twietmeyer, J. Piechocki, J.A. van Gils & T. Piersma 2015. Natural selection by pulsed predation: survival of the thickest. *Ecology* 96: 1943–1956.



HOE VERDER DE VLUCHT, HOE LANGER DE VLEUGEL

De vorm van de vleugel bepaalt in belangrijke mate hoe efficiënt de vlucht van een vogel is in termen van energieverbruik. Veel studies hebben al een verband aangetoond tussen lengte en spitsheid van de vleugel en de trekafstand van vogels, met name binnen een soort en tussen ondersoorten. Toch is zo'n relatie bij verschillende soorten uit gelijksoortige families lang zo helder niet, en niet altijd even hard gemaakt. In het algemeen hebben trekvogels langere en spitsere vleugels die hen in staat stellen sneller en efficiënter te vliegen dan standvogels, die vaak wat kortere, rondere vleugels hebben.

Enkele Poolse onderzoekers spitten de literatuur door, in het bijzonder de Helm gids over *Reed and Bush Warblers* (Kennerly & Pearson 2010), waarbij ze analyseerden hoe lichaamsbouw, trekafstand, taxonomie en het broeden op eilanden versus continenten van invloed zijn op de lengte van de vleugel bij 72 soorten rietzangerachtigen

van de families *Acrocephalidae* en *Locustellidae* in Europa, Azië en Afrika. De geanalyseerde soorten komen qua lichaamsbouw, foerageer- en broedhabitat, voedsel en broedecologie vrij sterk overeen, maar hun trekgedrag loopt uiteen van standvogel (b.v. Hawaiikarekiet en Indische Karekiet) tot lange afstandstrek (b.v. Grote Karekiet en Bosrietzanger).

De gemiddelde vleugellengte bleek sterk gecorreleerd te zijn met lichaamsgewicht, trekafstand en de familie waartoe de soort behoort. Vleugels waren gemiddeld 23% langer voor iedere verdubbeling in lichaamsgewicht en 2.7% langer voor iedere 1000 km aan extra trekafstand. Vleugels van *Acrocephalidae* soorten waren gemiddeld 12% langer dan die van *Locustellidae*, terwijl lichaamsgewicht en trekafstand overeen kwamen. In beide families was de relatie tussen trekafstand en vleugellengte hetzelfde. Natuurlijk verschillen soorten uit verschillende families tot op zekere hoogte in hun leefwijze en habitat, wat ongetwijfeld van invloed kan zijn op verschillen in lichaamsbouw. Zulke verschillen wa-

ren echter binnen de families vaak nog groter dan ertussen. Ook wanneer de onderzoekers de invloed van habitat en gedrag statistisch deels corrigeerden, bleek duidelijk dat het verschil in trekafstand tussen soorten de lengte van de vleugel bepaalt. De standvogel Christmas-Islandkarekiet (endemische 'grote karekiet' uit de Republiek van Kiribati) van ca. 25 gram heeft een gemiddelde vleugellengte van 73.9 mm, terwijl "onze" even zo zware lange afstandstrekker Grote Karekiet een gemiddelde vleugellengte van 94.6 mm heeft. Blijft natuurlijk de vraag: hebben lange afstandtrekkers zulke lange vleugels omdat ze zo ver vliegen of vliegen lange afstandtrekkers zo ver omdat ze zulke lange vleugels hebben?

Nowakowski J.K., J. Szulc & M. Remisiewicz 2014. The further the flight, the longer the wing: relationship between wing length and migratory distance in Old World reed and bush Warblers (*Acrocephalidae* and *Locustellidae*). *Ornis Fennica* 91: 178-186.

ZORGVULDIG HAMSTERENDE KRAKERS

Veel dieren hamsteren voedsel voor later gebruik. De plekken waar ze dat opslaan worden niet zomaar willekeurig gekozen en moeten vaak voldoen aan specifieke eisen. Het voorkomen van diefstal door andere dieren is daarbij belangrijk. Daarnaast moet het voedsel natuurlijk zo worden opgeslagen dat het ook na verloop van tijd nog eetbaar is.

Neem nu Notenkrakers. Deze kraaiachtigen uit de Alpen leven vrijwel uitsluitend van de zaden van de Alpenden *Pinus cembra*. Niet alleen de volwassen vogels eten er jaarrond van, ook hun nestjongen voeden ze ermee. De zaden van Alpendennen rijpen echter in de nazomer en dus moeten de Notenkrakers dan een voorraad aanleggen waar ze minstens een jaar van kunnen leven. Minstens, want er zijn ook jaren waarin de dennen weinig zaden produceren en dan moeten de Notenkrakers langer teren op hun voorraad.

Notenkrakers hamsteren de zaden in het najaar en ze begraven deze op verschillende plaatsen in hun territoria. In de Zwitserse Alpen observeerden onderzoekers de Notenkrakers om te zien waar zij dat deden. Ze wilden erachter komen in hoeverre de bederfelijkheid en mogelijke diefstal van de zaden de plaatskeuze van de zaadopslag bepaalde. Met zaaiproeven gingen ze na op welk soort plekken de dennenzaden goed ontkiemden en waar juist niet. Eenmaal ontkiemd zijn de zaden namelijk ongeschikt als notenkrakervoedsel. Daarnaast werden de omgevingsomstandigheden onderzocht (zoals de openheid/zichtbaarheid van de plek en vochtigheid van de bodem) op plekken waar zaad werd opgeslagen, ontkiemde of werd gestolen.

Notenkrakers bleken voortreffelijke hamsteraars. Maar liefst 80% van de begraven zaden werd in een later stadium opgehaald. De opslagplaatsen werden zorgvuldig geselecteerd. Ze lagen in de schaduw op droge plekken, waar zaden niet tot ontkieming komen. Dat doen ze juist op open plekken die bovendien wat vochtig zijn. Zaden op open plekken werden echter niet vaker gestolen dan zaden op beschutte plaatsen. Notenkrakers kozen dus vooral voor plekken waar zaden lang houdbaar zijn.

De Notenkraker is de enige soort die de zaden uit kegels van de Alpenden weet te krijgen en zo verspreidt, waarmee de den dus grotendeels afhankelijk van de Notenkraker is voor zijn voortbestaan. Dat lijkt zowaar een contradictie, want de Notenkraker stopt de zaden juist weg op plekken waar de kans op ontkieming minimaal is. Alpendennen gaan echter lang mee, en produceren in hun bestaan een grote hoeveelheid zaden, waarvan er altijd wel een paar ontkiemen en de populatie in stand houden.

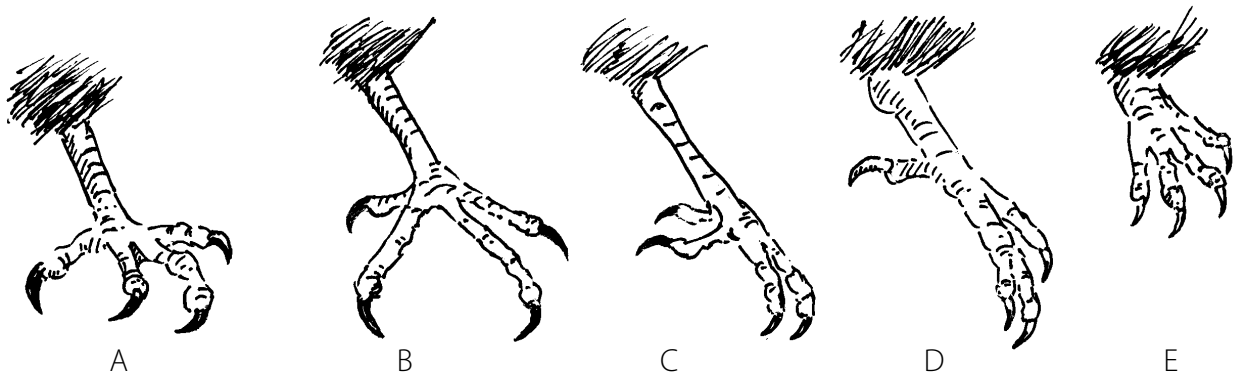
NESTVLIEDERS EN NESTBLIJVERS TEN VOETEN UIT

Afgezien van vliegen kunnen vogels zich op allerlei manieren voortbewegen. Zo zijn er klimmers, boven in de boomzitters, onder-, maar ook bovenwaterzwemmers, hard-, slijk- en overwaterplantenlopers. Daarvoor hebben ze speciaal aangepaste poten, die hen in staat stellen ieder hun eigen niche in te vullen. Pootvormen variëren vooral in de positie van de tenen ten opzichte van elkaar. In type A staan alle tenen

naar voren, behalve de eerste teen, die naar achteren wijst. Uit deze vorm zijn vier andere vormen ontstaan: bij type B wijzen de tweede en derde teen naar voren en teen 1 en 4 naar achteren, bij type C wijzen er ook twee naar voren en twee naar achteren, maar zijn dit respectievelijk tenen 3-4 en 1-2. Er kunnen ook één of meer tenen aan elkaar zijn vastgegroeid (type D), of alle vier de tenen kunnen naar voren wijzen (E). Die verschillende pootvormen zijn in de loop van de evolutie in verschillende vogelgroepen meerdere malen



Neuschulz E.L., T. Mueller, K. Bollmann, F. Gugerli & K. Böhning-Gaese 2015. Seed perishability determines the caching behaviour of a food-hoarding bird. *Journal of Animal Ecology* 84: 71-78. Doi: 10.1111/1365-2656.12283.



onafhankelijk van elkaar ontstaan. Vogelsoorten worden daarnaast ook vaak ingedeeld op basis van hun ontwikkelingsstadium op het moment dat ze uit het ei komen en de ouderlijke zorg. Nestblijvers worden vaak kaal en met de ogen dicht geboren, kunnen niet lopen en worden nog een tijd door de ouders in het nest gevoerd, terwijl nestvlinders met dons en open ogen geboren worden en meteen kunnen lopen en zelf voedsel zoeken.

Je zou verwachten dat die verschillende pootvormen en wijzen van ontwikkeling zijn ontstaan als aanpassing aan bepaalde levensomstandigheden. Ondanks diverse speurpogingen is daar echter geen eenduidig bewijs voor gevonden. Zo hebben sommige soorten die in bomen zitten poottype A en andere type B, en niet alle typen

zwaluwen hebben poten met vier tenen naar voren (type E). Het enige consistente verschil in pootvorm is dat tussen water- en landvogels. In plaats van op zoek te gaan naar de vraag *om welke reden* (in evolutionaire termen de *ultieme reden*) de verschillende pootvormen ontstaan zijn, heeft een groep Chileense onderzoekers daarom onderzocht *hoe het kan* (in evolutionaire termen de *proximate reden*) dat die verschillende pootvormen zijn ontstaan. Daarbij hebben ze de samenhang tussen de pootvorm en de wijze van ontwikkeling bekeken. Alle afwijkingen van de oerpootvorm A blijken alleen voor te komen bij nestblijvers, en niet bij nestvlinders. De auteurs suggereren dat door de langzamere ontwikkeling bij nestblijvers en de daarmee gepaard gaande langzamere ontwikkeling van

het skelet, de plasticiteit van het skelet langer aanhoudt. Op het moment van het uitkomen van de eieren bestaat bij nestvlinders het skelet vrijwel helemaal uit been, terwijl bij nestblijvers een groot deel van het skelet nog uit kraakbeen bestaat. De onderzoekers illustreerden dit aan de hand van het voorbeeld van een Japanse Kwartel en een Parkiet, waarbij ze de verbening van het skelet en de spierontwikkeling in verschillende fasen laten zien. De zich ontwikkelende spieren hebben bij nestblijvers langer de kans om de stand van de pootbotjes te beïnvloeden.

Botelho, J.F., D. Smith-Paredes, A.O. Vargas.
2015. Altriciality and the evolution of toe orientation in birds. *Evolutionary Biology* 42: 502–510.