

40 jaar vogelonderzoek in het Lauwersmeergebied

Over aantallen, exploitatie, draagkracht, regulatie en selectie

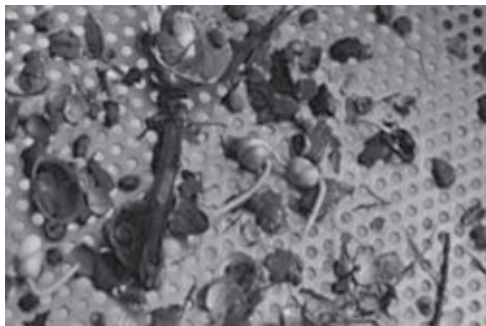
J.M. Tinbergen (RUG)

Als NJN'er gingen wij vroeger, soms zelfs op zaterdagmiddag, vanuit Groningen (verzamelpunt Hereplein) op excursie naar de Wilhelmnatrap, de overgang over de dijk ten westen van Zoutkamp. Het was een kwelder met landaanwinningsvakken, slikkig wad en veel spartina naar ik me herinner. Wij waren tegen de inpoldering van de Lauwerszee. Maar eenmaal een feit bleken er allerlei interessante successie-effecten op te treden die duidelijk ook hun weerslag hadden in de aantalsontwikkeling in het vogelleven. Rudi Drent was rond die tijd in Groningen als dierecoloog komen werken en zijn interesse in de draagkracht van gebieden kon hij prachtig uitleven op Schiermonnikoog, maar ook in het Lauwersmeergebied, waar Bart Ebbinge en Kees Canters aan de Brandgans werkten. De plantenecologen (Wouter Joenje) hadden daar een pied à terre op de Schildhoek en Jouke Prop en Mennobart van Eerden profiteerden daarvan met hun eendenwerk. Doel van het werk was om een verklaring voor de aantalsopbouw in ruimte en tijd te vinden, om erachter te komen hoe

belangrijk voedselaanbod in de bepaling van de aantallen was. Om daarachter te komen waren een aantal metingen nodig, en de kracht van Drent in die tijd was ons erop te wijzen welke aspecten dat waren. Veel energie is gestoken in het bepalen van de aantallen, het meten van tijdsbudgetten, het schatten van de opname en het meten van het voedselaanbod. Dat laatste was altijd een soort stiefkindje geweest omdat we liever naar de vogels keken. Maar dankzij Rudi's invloed hebben we wel degelijk veel aandacht aan het aanbod besteed. En door die aandacht werd ook een mooie reeks gegevens verzameld, bijvoorbeeld over het vervroegde aankomen van de Brandganzen uit hun overwinteringsgebieden, waarschijnlijk als respons op het overvloedige aanbod van zeekraal op de drooggevalen platen.

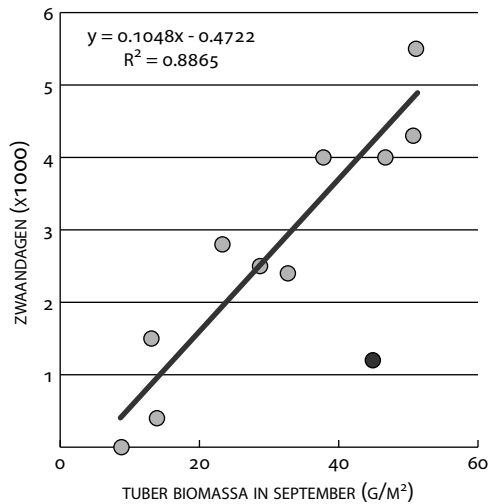
De balans in het meten van die verschillende aspecten kenmerkt het onderzoek tot op de dag van vandaag van veel van onze dierecologen. Om te illustreren dat dergelijk werk nog steeds van groot belang is, heb ik ervoor gekozen om iets te vertellen over het werk van Jan Beekman, Bart Nolet en Marcel Klaassen (NIOO) aan de Kleine Zwanen, waarin alle aspecten van het draagkrachtonderzoek naar voren komen. Zij hebben zo langzamerhand een heel goed beeld van de exploitatie van de knolletjes van fonteinkruid door Kleine Zwanen in de Lauwersmeer. Fonteinkruid vormt knolletjes (figuur 1) in de bodem die voor de zwanen aantrekkelijk voedsel vormen. Met hun lange nek kunnen ze die onder water

Figuur 1. Knolletjes van fonteinkruid in de zeef.



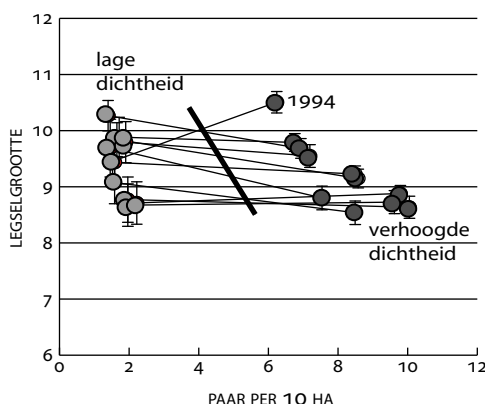
oogsten en door te grondelen kunnen ze nog dieper komen. Door de jaren heen is er een goed beeld van de zwaandagen (het aantal dagen vermenigvuldigd met het aantal zwanen dat aanwezig was) op basis van tellingen verkregen. Maar om erachter te komen hoe dit samenhangt met het voedselaanbod moet er heel wat werk verzet worden. De Babbelaar werd het proefgebied. Voordat de zwanen in oktober kwamen werden nauwgezette metingen aan het aanbod gedaan. Zwaar werk, waarbij monsters onder water uit de bodem werden genomen en dan werden uitgespoeld om de knolletjes te bemachtigen. Door dit op een bekend grid te doen, gemerkt met stokken, kon niet alleen het bezoek van de zwanen aan het aanbod gerelateerd worden, ook kon na afloop (in december) weer een meting gedaan worden van de resterende knolletjes. Op die manier kon er een relatie gelegd worden tussen aanbod, waterdiepte en exploitatie. Voor het studiegebied in de Babbelaar bleek het aantal besteedde Kleine zwaandagen heel goed samen te hangen met het aanbod, behalve als de waterstand meer dan de helft van de tijd te hoog was, hetgeen in één jaar het geval was (figuur 2). En het bleek dat het aanbod bijna werd weggegeten. Kennelijk verlieten de zwanen het terrein wanneer de opname te laag werd door uitputting van de knolletjes. Om de opname van de zwanen werkelijk te schatten, moesten de onderzoekers uitwijken naar een bassin, waarin de knoldichtheid gemanipuleerd kon worden om te kijken wat de opname van een individuele zwaan bij een bepaalde knoldichtheid en grondsoort was (Nolet & Klaassen (2009), Oikos).

De volgende stap was om de gedetailleerde kennis van de Babbelaar op te schalen naar het hele Lauwersmeergebied. Het bleek mogelijk om aan de hand van metingen in de zomer vanuit de lucht het voorkomen van fonteinkruid en daarmee het aanbod van knolletjes in de daaropvolgende herfst voor het hele gebied te schatten. De waterdieptes en de grondsoort waren bekend en daarmee het exploiteerbare deel van de knolletjes.



Figuur 2. Het aantal zwaandagen is keurig gerelateerd aan de biomassa van de fonteinkruidknolletjes voordat de zwanen komen, met als uitzondering een jaar met relatief veel dagen met een hoge waterstand. Nolet et al. (2006), J. Anim. Ecol., aangevuld met nieuwe data.

Op die manier is het mogelijk om een voorspelling te doen van de draagkracht van de Lauwermeer voor de Kleine Zwanen. En op basis van de eerste toetsen van dit model, waarbij de draagkracht van andere stukken dan de Babbelaar voorspeld en vergeleken werden met de werkelijk gemeten Kleine zwaandagen, komen die voorspellingen heel aardig uit! Het zwanenwerk laat zien dat zuiver wetenschappelijk werk gericht op het begrijpen van de exploitatie van voedselbronnen, ook een duidelijke bijdrage levert aan het beheer. Immers de gevolgen van veranderingen in het beheer (zoals waterdiepte), kunnen nu direct vertaald worden in veranderingen van de draagkracht van het gebied voor de Kleine Zwaan. Wat we niet besproken hebben is waar de zwanen heen gaan als het voedsel op is. Daarbij is altijd de vraag wat de alternatieven zijn. Om uiteindelijk het systeem helemaal te begrijpen moeten we zelfs opschalen naar de hele trekweg van de zwanen en dan ook nog de consequenties van bepaalde keuzes leren



Figuur 3. Het verband tussen legselgrootte en broedvogeldichtheid in de lage (lichte punt) en de verhoogde (donkere punt) dichtheidsgebieden. Per jaar zijn de gemiddelde waarden voor beide gebieden weergegeven en door een lijn verbonden. Terwijl de dichtheid over de jaren toenam, werd de legselgrootte zoals verwacht kleiner (dikke lijn voor jaargemiddelden). Maar de dichtheidsverschillen binnen jaren (vergelijk lichte met donkere punten verbonden met een lijn) hebben nauwelijks effect op de legselgrootte. Voor verdere uitleg, zie de tekst. Vrij naar Nicolaus et al. (2009), *J. Anim. Ecol.* 78 (4).

kennen. Welke dieren hebben veel en welke hebben weinig nakomelingen en hoe werkt dat terug op de aantallen?

De consequentie van een beperkte draagkracht van een gebied is dat daardoor aantalsregulatie kan optreden. Bij soorten als de Kleine Zwaan vertrekken de dieren naar alternatieve gebieden om voedsel te zoeken, plekken buiten de Lauwersmeer of verderop langs de trekweg. Bij dieren die honkvaster zijn is het mogelijk makkelijker te onderzoeken wat de effecten van een beperkte draagkracht zijn. Hoe koppelen aantallen terug op voortplanting en overleving, en wat is het effect op de populatie? Dat is een aspect waarnaar we bij ons onderzoek aan Koolmezen in de Lauwersmeer hebben gekeken.

Toen ik de nestkastencontrole van Gerrit Haaïma (SBB) in 1993 overnam, viel het

me op dat de legsels in de Lauwersmeer groot waren, maar dat ook de dichtheid aan Koolmezen daar laag was. Veel van onze kennis over aantalsregulatie is gebaseerd op verschillen tussen jaren. Jaren met veel Koolmezen worden vaak gekenmerkt door een klein gemiddeld legsel (weinig eieren) en het idee is dat dit samenhangt met een beperkte voedselvoorraad gedurende het broedseizoen, vooral als de jongen in het nest zitten. Meer concurrenten, minder voedsel. Een simpel idee dat nauw gerelateerd is aan het draagkrachtidee bij de zwanen. Om dit nader te onderzoeken leek het me interessant om in een deel van de bosjes waar de kasten hingen kasten bij te hangen, zodat de broedpopulatie zou toenemen en daarmee de concurrentie om voer. De verwachting was dat de legselgrootte na verhoging van de dichtheid kleiner zou worden, en ik wilde dat effect vergelijken met het tussen-jaareffect, om te zien of we met één en hetzelfde mechanisme te maken hadden. De opstelling hebben we gedurende vele jaren (1994-2004) gehandhaafd.

We ontdekten dat in de loop van de jaren de broeddichtheid aan Koolmezen in onze nestkasten toenam, en ook nam, zoals verwacht, de legselgrootte af. Maar geheel tegen onze verwachting in was de legselgrootte in de hoge dichtheidplots maar een heel klein beetje kleiner dan in de lage dichtheidplots (figuur 3). Kennelijk speelt tussen jaren een heel ander effect dan binnen jaren! Concurrentie om voedsel in de jongentijd is kennelijk niet bepalend voor de legselgrootte die de ouders produceren. We hebben nu twee hypothesen om het gevonden patroon te verklaren. De ene is dat de afname van de legselgrootte geen dichtheidseffect was, maar veeleer door een verandering in de omgeving veroorzaakt is. De bossen worden ouder, de verzoeting wordt sterker, en zo zijn er heel wat veranderingen te bedenken. De andere, en theoretisch interessantere, hypothese is dat de afname in legselgrootte wel degelijk door de toename van de dichtheid veroorzaakt was, maar dat de concurrentie zich niet binnen



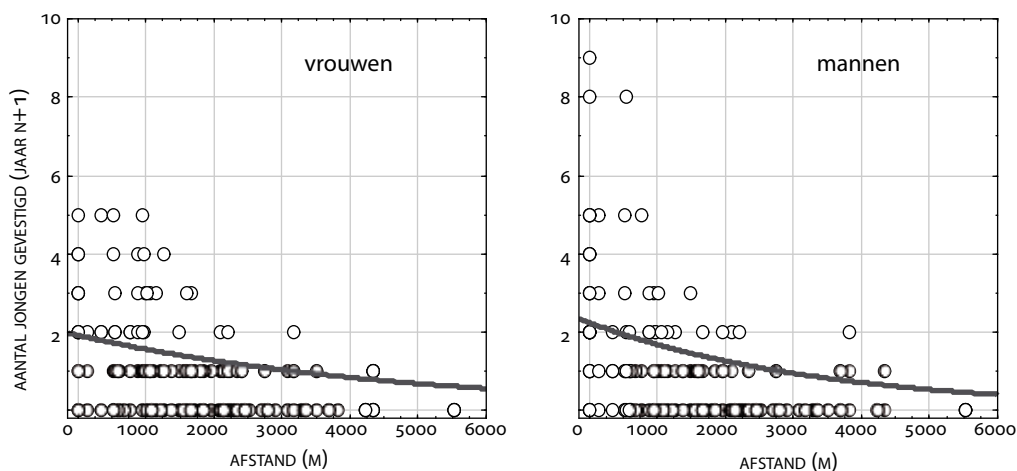
Figuur 4. Kaart van het Lauwersmeergebied met daarop de nestkastgebieden (plotjes) donkerder aangegeven.

de bosjes afspeelde maar op een veel grotere schaal. Mogelijk concurreren de ouders in het vroege voorjaar om voedsel over een veel groter terrein dan alleen bij de nestkast. Of misschien is de hoeveelheid broedgelegenheid wel beperkend voor de jongen en koppelt dat terug op de legselgrootte die de ouders produceren. We moeten een veel beter idee krijgen wanneer en waarom onze mezen concurreren en daarbij de effecten die we tussen jaren meten niet klakkeloos gebruiken om te voorspellen wat er binnen jaren gebeurt en omgekeerd.

Om dit te bereiken zijn we in een nieuwe serie experimenten verder gegaan met het beïnvloeden van de concurrentiesituatie door het manipuleren van het aantal en de sekse van de concurrenten (in plaats van het aantal nestkasten, zoals we eerder deden). Om een nettere aanpak te bereiken hebben we twaalf nieuwe nestkastplots gemaakt, ieder van 50 nestkasten met 50 meter tussen de kasten. Tussen de plots is een niemandsland zonder kasten, of zelfs zonder bomen

(figuur 4). Het hele met bomen begroeide bos wordt buiten het broedseizoen goed door de mezen gebruikt, maar verreweg de meeste broedgevallen vinden plaats binnen de plots omdat daar de meeste nestholtes zijn. Wel broeden er ook mezen in het dorp Lauwersoog en in Suyderoogh waar we, jammer genoeg, weinig grip op hebben. We zijn wel begonnen met het meten van het gebruik van voerplaatsen in het dorp door middel van onze gekleurde mezen.

Omdat we al onze dieren als nestjongen ringen, en later ook de ouders als de jongen zeven dagen oud zijn bij de jongen vangen (en indien nodig ringen), hebben we een hele burgerlijke stand van onze mezen. Elke Koolmees krijgt een kleurringcombinatie van vier ringen: aan elke poot twee, waarvan de aluminiumring er een van is. Van de jongen en de ouders nemen we een klein bloedmonster om de sekse (voor de jongen op dag 2) en het ouderschap te bepalen. Op die manier weten we dat ongeveer tien procent van de jongen buitenechtelijk is en



Figuur 5. Het aantal vestigingen van eerstejaars vogels per plot in relatie tot de afstand tussen het geboorteplot en het plot van vestiging (Nicolaus et al. MS 2009).

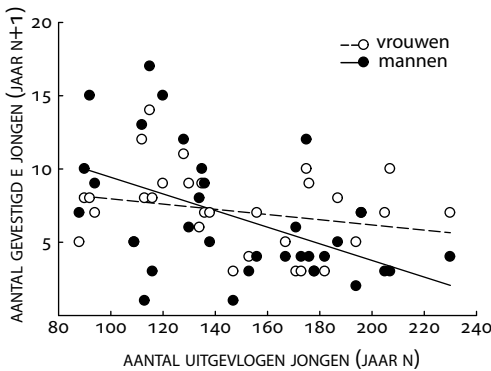
dat dat bijna altijd andere dan de sociale vaders betreft. Het komt heel zelden voor dat Koolmezen eieren in nesten van andere vrouwtjes leggen.

Centrale vraag is nu hoe concurrentie de fitness (het aandeel van hun genen in de volgende generatie) van de ouders via hun jongen, de jonge mannelijke en vrouwelijke mezen, beïnvloedt. We willen daarachter komen door concurrentie op plotniveau (plot = 'bosje' met 50 kasten) te manipuleren. Dat doen we door jongen van bekende sekse naar andere nesten te verplaatsen. Op die manier creëerden we plots met veel en plots met weinig jongen maar ook plots met vooral vrouwelijke jongen (75%) en plots met vooral mannelijke jongen (ook 75%). We hadden in totaal zes typen plots bestaande uit combinaties van hoge en lage dichtheid voor elk van drie typen plots: veel mannen, controle en veel vrouwen. Per jaar waren er twee replica's, en tussen de drie meetjaren (2005, 2006 en 2007) wisselenden we de behandeling van de plots.

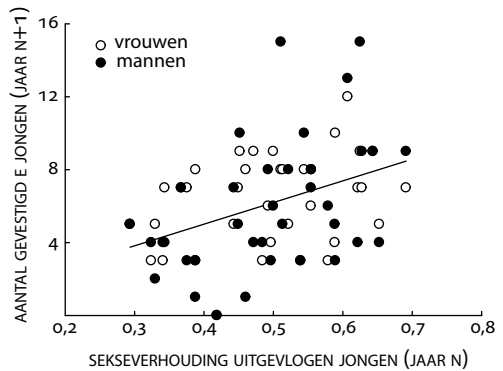
We zijn nu geïnteresseerd in het effect van de manipulaties op de dispersie en de overleving van de jongen. Omdat alle jongen

geringd zijn, kunnen we aan de hand van terugvangsten in het volgende jaar zowel een schatting van de overleving als een schatting van de dispersie krijgen. En we kunnen dan kijken in hoeverre die met de behandeling samenhangen. De promotie-onderzoeken van M. Nicolaus en S.P.M. Michler gaan hierover.

De lokale overleving (dieren die in het volgende broedjaar als broedvogel in het terrein aangetroffen worden) bleek nauwelijks beïnvloed door de plotmanipulatie. Maar er is wel een heel spannend effect dat vrouwen in vrouwenplots en mannen in mannenplots net iets beter overleven. Kennelijk helpen ze elkaar of zijn confrontaties tussen de seksen invloedrijker dan confrontaties binnen de seksen. Om te bekijken of de vestiging van de jongen afhangt van de behandeling van de plots, moesten we corrigeren voor de afstand tussen de plots. Jonge vrouwen gaan door de bank genomen verder weg dan jonge mannen, maar beide zie je meer terug in of dicht bij hun geboorteplot (figuur 5). Gecorrigeerd voor dit afstandseffect vonden we dat jonge mezen zich minder graag vestigen op plekken waar het jaar daarvoor meer mezen uitvlogen



Figuur 6. Het aantal vestigingen van eerstejaars vogels per plot in jaar n+1 in relatie tot de dichtheid van uitgevlogen jongen in jaar n. Dichte punten: mannen, open punten: vrouwen. Er vestigen zich vooral meer mannen in plots waar vorig jaar minder jongen uitvlogen, een negatief effect van concurrentie (Nicolaus et al. MS 2009).



Figuur 7. Het aantal vestigingen van eerstejaars vogels per plot in jaar n+1 in relatie tot de sekseverhouding van de uitgevlogen jongen in jaar n. Dichte punten: mannen, open punten: vrouwen. Jonge mezen vestigen zich graag op plaatsen waar vorig jaar meer mannen waren! Mogelijk gebruiken jongen de heersende sekseverhouding in een plot als indicatie voor de geschiktheid van een terrein. Meer mannen is beter (Nicolaus et al. MS 2009).

(figuur 6), en dat effect was sterker voor de mannen dan voor de vrouwen. Dit is in lijn met onze verwachting omdat we weten dat mannen om territoria moeten concurreren terwijl de vrouwen dan weer tussen de mannen kunnen kiezen.

Maar het blijkt ook dat zowel mannen als vrouwen zich graag vestigen op plaatsen waar relatief meer jonge mannen waren (figuur 7)! Dat was tegen onze verwachting van negatieve effecten van concurrentie op vestiging in omdat we het idee hadden dat mannen de concurrentie met vrouwen konden winnen omdat ze iets groter zijn. Hoewel, helemaal onverwacht was het niet. Want als jongen moeten kiezen waar ze zich vestigen, moeten ze natuurlijk informatie hebben op basis waarvan zij dat doen. Het lijkt erop dat Koolmezen gebieden waar relatief veel mannen zijn in de maanden na het uitvliegen als goede gebieden inschatten en zich daarom daar graag vestigen. We moeten de patronen van de gebiedskeuze

van de mezen dus zien als een balans tussen de negatieve en de positieve effecten van dichtheid en sekseverhouding. Een gebied waar de anderen ook zitten is misschien aantrekkelijk omdat dat een bewijs is dat zij het goed hebben, maar hetzelfde gebied is onaantrekkelijk omdat de verwachte concurrentie groter is! Daar waar veel mannen zitten is het misschien extra aantrekkelijk, juist omdat mannen territoria moeten vestigen die ze hun leven lang zullen gebruiken.

Maar hoe pakken al deze effecten nu uit in termen van fitnessverschillen tussen de ouders? Het voert wat ver om dat hier voor de sekseverhouding in het nest te doen, maar ik zal wel een tip van de sluier van het legselgrootteprobleem oplichten. We zijn dit verhaal immers begonnen met het laten zien dat de legselgrootte door de jaren heen afnam met de dichtheid. Kunnen we nu in de nieuwe experimenten laten zien dat concurrentie een effect had op de legselgrootte dat de fitness maximaliseert? Met andere

woorden: zou het voordeliger zijn geweest voor de ouders om in een hoge lokale dichtheid minder en in een lage lokale dichtheid meer eieren te produceren? Het antwoord is nee, dat kunnen we niet aantonen. En dat is consistent met het eerdere resultaat dat ouders die in lokaal verhoogde dichtheid broedden nauwelijks minder eieren legden dan de controleplots met lage dichtheid (zie figuur 3).

Spectaculair is wel dat we vonden dat de sociale omstandigheden in termen van de sekseverhouding van de jongen in de plots effect had op de overleving van de ouders. In mannenplots overleefden de ouders met kleine broedsels beter terwijl in vrouwenplots de ouders met grote broedsels beter overleefden. Voor ons is dat erg interessant omdat dat betekent dat de selectiedruk op broedselgrootte afhangt van de sociale situatie. Dat was nog niet eerder experimenteel aangetoond!

Terugblikkend op het hele verhaal heb ik aan de hand van het zwanenvoorbeeld verteld hoe voedsel de draagkracht van een gebied kan bepalen en hoe voedsel ook een directe voorspelling voor het terreingebruik kan opleveren. Kennis van de details van het voedselzoekgedrag is essentieel om de schattingen rond te krijgen. Maar wat zijn de uiteindelijke consequenties als het voedsel op is? Hoe beïnvloedt dat de voortplanting en de overleving? Ik heb geprobeerd dat te illustreren aan de hand van het mezenonderzoek. Die vogels blijven in de Lauwersmeer als ze daar eenmaal gebroed hebben, waardoor de voortplanting en de overleving gevolgd konden worden. Door de jaren heen is het aantal mezen toegenomen en met die toename is de jaarlijkse legselgrootte afgenomen. Dat werkt aantalsregulerend omdat de productie over de jaren afneemt met een toenemende dichtheid. Maar of de dichtheid werkelijk de oorzaak was van deze afname in legselgrootte weten we niet. Wel dat binnen jaren geen aanwijzing gevonden werd dat er concurrentie om voer in de jongenfase was. Om dit verder te

onderzoeken hebben we een grootschalige manipulatie van concurrentie uitgevoerd om te kijken hoe overleving en dispersie van de jonge vogels met concurrentie samenhangt. Dit leverde een aantal spectaculaire effecten op. Naast de verwachte negatieve effecten van dichtheid vonden we positieve effecten van de experimenteel beïnvloede sekseverhouding in de plotjes op de kans op vestiging van jonge dieren. Jongen vestigen zich liever in plotjes waar vorig jaar veel mannen uitgevlogen zijn! En ook bleek het effect van broedselgrootte op de sterfte van de ouders (de kosten van reproductie) van de sociale omstandigheden af te hangen: in mannenplots overleefden de ouders met verkleinde broedsels beter, terwijl in vrouwenplots de ouders met vergrootte broedsels beter overleefden! Kennelijk grijpt de verandering van de concurrentie of de sociale omstandigheden diepgaand in in het leven van de mezen. Maar we weten eigenlijk niet eens goed waarom de mezen concurreren en dat verschilt waarschijnlijk ook nog per periode. Kandidaten zijn nestkasten en voedsel, met name in de winter. Hoewel onze leermeester Rudi Drent ons leerde om zowel naar de vogels te kijken als naar hun voedsel, moet ik toegeven dat de winst die we boekten in het schatten van de consequenties van competitie voor voortplanting en overleving, kosten in termen van het niet meten van het voedselaanbod heeft meegebracht. Hoog tijd om daar meer werk van te maken!

In het koolmeesproject speelt Richard Ubels een zeer belangrijke, organiserende en uitvoerende rol. Verder waren Christiaan Both, Jan Komdeur en Niels Dingemanse allen intensief bij het project betrokken. Ook deden enkele generaties studenten mee, waarvan ik speciaal Kirsten Jalvingh wil noemen. Ik wil ook Defensie en Staatsbosbeheer hartelijk danken voor hun toestemming ons in hun terreinen te laten werken en voor hun hulp bij diverse aspecten van het werk.

