

Travels in a changing world: flexibility and constraints in migration and breeding of the Barnacle goose

Samenvatting

Management van tijd en energie

Alle levensprocessen vereisen energie en voedingstoffen (in de tekst verder ook 'resources' of 'bronnen' genoemd). De efficiëntie waarmee organismen deze fundamentele bronnen kunnen benutten heeft directe consequenties voor hun 'fitness' (dus op de overleving en het voortplantingssucces van het individu). De mate waarin een individu deze bronnen nodig heeft, varieert gedurende de jaarlijkse cyclus. Het voortplantingsseizoen neemt hierbij een belangrijke plaats in, omdat in deze periode volwassen dieren niet alleen voedsel moeten vinden voor zichzelf, maar ook voor hun jongen. Beschikbaarheid van deze bronnen is gedurende het seizoen in de meeste gebieden aan grote schommelingen onderhevig. Er is dus een sterke selectiedruk om de snel wisselende vraag naar bronnen precies af te stemmen op de beschikbaarheid van deze bronnen. Kortom, het maximeren van de fitness betekent vooral een zo optimaal mogelijke management van tijd en energie.

Voor- en nadelen van vogeltrek

De mogelijkheid tot vliegen geeft vogels de mogelijkheid om voedselbronnen verspreid over een groot gebied te benutten. Vogels die trekken kunnen gebruik maken van een verschuivende piek in voedselaanbod langs een klimatologische gradiënt. Zo kunnen in de Arctis broedende ganzen tijdens hun voorjaarstrek profiteren van een soort 'groene golf' van plantengroei waarbij ze op opeenvolgende pleisterplaatsen langs de trekroute gebruik kunnen maken van voedsel met steeds een hoge kwaliteit (mals, goed verteerbaar gras in de voorjaarsgroei). Goede voedselomstandigheden zijn belangrijk voor een snelle opbouw van lichaamsreserves. Door voedingsstoffen op te slaan (met name vetten en eiwitten) en mee te nemen naar de broedgebieden, kunnen ze uiteindelijk de golf van voedselpieken voorblijven. Dit maakt hen minder afhankelijk van de voedselsituatie ter plekke waardoor ze vroeg in het seizoen kunnen beginnen met broeden wanneer nog weinig voedsel beschikbaar is. Vroeg beginnen met broeden is een voorwaarde om de kuikenfase te kunnen afstemmen op de periode wanneer het voedselaanbod maximaal is.

Echter, elk voordeel heeft zijn nadeel. De periode van trek vergt extra tijd en energie, waarmee het juiste management van deze bronnen nog belangrijker wordt. Door mogelijke gevaren en onheil tijdens de trek (uitputting, predatie, slechte weersomstandigheden), zou de trek een hoge tol kunnen eisen in vergelijking met andere fasen van de jaarlijkse cyclus. En tenslotte, veel trekvogels zijn afhankelijk van vele en zeer specifieke pleisterplaatsen ('stop over sites') om bij te tanken. Hierdoor zijn ze ook kwetsbaarder voor een verslechterde situatie of voor verstoring op deze cruciale pleisterplaatsen.

Flexibiliteit en beperkingen in de trek- en broedbiologie van de brandgans

Dit proefschrift onderzoekt de aspecten van de tijdsplanning en het verkrijgen en benutten van voedselbronnen in de brandgans *Branta leucopsis* tijdens de voorjaarstrek en tijdens het broedseizoen. De bestudeerde brandganspopulatie overwintert in het Waddenzeegebied, en trekt traditioneel via pleisterplaatsen langs de Oostzee (Gotland, Öland, Estland) en de Witte Zee naar Arctisch-Russische broedgebieden aan de Barentszee (Nova Zembla, Vajgatsj, Petsjora Delta). Deze populatie heeft de afgelopen decennia enige opmerkelijke ontwikkelingen doorgemaakt.

Ten eerste, nadat de populatie tot een dieptepunt van 20000 vogels in de jaren '50 was gezakt, is de populatie sindsdien exponentieel gegroeid naar meer dan een half miljoen exemplaren heden ten dage. Ten tweede, sinds de vroege jaren '90 vertrekt een steeds groter deel van de populatie steeds later uit de wintergebieden in de Waddenzee. In de laatste jaren wordt het vertrek zelfs met vier weken uitgesteld. Ten derde, de soort werd lange tijd beschouwd als een typische Arctische broedvogel, maar de afgelopen drie decennia koloniseert de soort met succes een grote diversiteit van gebieden in de gematigde zone. Daarmee hebben deze vogels de afstand tot de broedgebieden (voorheen ca. 3500 km) flink ingekort, en sommige ganzenpopulaties vertonen nu helemaal geen trek meer. De uitbreiding van het verspreidingsgebied lijkt in tegenspraak met de noordwaartse verschuiving die men zou kunnen verwachten als gevolg van de klimaatsverandering. Deze opmerkelijke veranderingen werpen vragen op betreffende de flexibiliteit van trekschema's en broedcycli. Wat zijn de kosten en baten van verschillende trekstrategieën? Tot op welke hoogte zijn de dieren in staat zich aan te passen aan nieuwe (broed-) omgevingen?

Hoewel men tegenwoordig beseft dat migratie en reproductie nauw met elkaar verweven zijn, wordt het volgen van individuen tijdens de vogeltrek over lange afstanden nog nauwelijks gekoppeld aan gegevens over de broedbiologie. Dit proefschrift probeert deze lacune in kennis op te vullen voor de brandganspopulatie die in het Arctische gebied van Rusland broedt. Het andere centrale thema in dit proefschrift is de vergelijking binnen de soort van belangrijke kenmerken van levensgeschiedenis ("life-history traits"; zoals overleving en legselgrootte) van broedpopulaties langs een grote ecologische gradiënt van de Arctis (Barentszee) tot gematigde zones (Oost- en Noordzee). We verwachten dat elk gebied door verschillen in ecologische parameters een andere selectiedruk uitoefent op de broedpopulatie.

Zoals in de meeste studies, ligt de nadruk op de geslachtsrijpe volwassen brandganzenvrouwtjes. Ten eerste, omdat zij de belangrijkste rol spelen in het tijd- en resourcemanagement (vooral van lichaamsreserves) voor reproductie. Ten tweede, omdat het bij ganzen gebruikelijk is dat vooral de vrouwtjes de uiteindelijke broedplekken uitzoeken.

Naast een inleidend hoofdstuk (hoofdstuk 1), is dit proefschrift opgedeeld in drie delen en wordt het afgesloten met algemene discussie van de onderzoeksresultaten en perspectieven voor verder onderzoek (hoofdstuk 8).

Deel 1: Onderzoeksmateriaal en –technieken

Dit deel beschrijft de belangrijkste technieken die we gebruikten enerzijds om individuele ganzen te volgen in tijd en ruimte, en anderzijds na te gaan hoe ganzen hun

lichaamsreserves opbouwen en gebruiken. **Box A** gaat over twee technieken die we gebruikten om de individuele trekbewegingen van brandganzen in kaart te brengen. Deze technieken zijn: satelliettelemetrie door middel van geïmplanteerde zenders en Global Location Sensing (GLS) (positiebepaling op basis van tijd- en lichtmetingen) met op de pootringen aangebrachte dataloggers. Tijdens de duur van de studie (2 tot 3 jaar vanaf het moment dat de instrumenten waren aangebracht) vonden we geen nadelige effecten van de zenders en dataloggers op de overleving van de ganzen. Verder bleek het tijdsverloop van de trek en het broeden van vogels met en zonder deze instrumenten zeer vergelijkbaar (hoofdstuk 3 en 4). Daarom hebben we een groot vertrouwen dat de verzamelde gegevens representatief zijn voor de ganzen van onze studiegebieden. Naast 'remote tracking' technieken, werd er ook een groot ringprogramma opgezet, dat alle drie de studiepopulaties (Barentsz-, Oost-, en Noordzee) betrof. Daarmee waren visuele waarnemingen van deze geringde dieren in de broed- en overwinteringgebieden mogelijk die ons belangrijke informatie gaven over bijvoorbeeld overlevingskansen (hoofdstuk 6).

In **Hoofdstuk 2** kalibreren en evalueren we een isotopen-verdunnings-methode (met een karkasanalyse als standaard) om bij brandganzen in het veld op niet-destructieve wijze de lichaamssamenstelling te bepalen (hoofdstuk 7 en Box D). Daarvoor wordt een oplossing van met isotopen gemarkeerde watermoleculen (deuterium in dit geval) geïnjecteerd in het dier. Na enige tijd, wanneer deze oplossing voldoende gemengd is met het lichaamsvocht, wordt een bloedmonster genomen en wordt het gehalte aan gemarkeerde moleculen in het bloed bepaald. Met dit gehalte kan de hoeveelheid lichaamswater worden berekend. Met een bekend gehalte aan lichaamswater, het watergehalte in vetvrij lichaamsgewicht en het lichaamsgewicht kan dan een schatting van vet en vetvrij lichaamsgewicht worden gemaakt. Vervolgens verschaft **Box B** aanvullende gegevens over de samenstelling (vet- en watergehaltes) van het karkas op orgaaniveau. Het watergehalte dat gemeten werd in vetvrij spierweefsel, kwam later van pas bij het omrekenen van eiwitreserves tussen vers- en drooggewicht (hoofdstuk 7, Box D).

Deel II: Trekken om te broeden

In 2004 hebben we de eerste gegevens omtrent de trekbewegingen van vrouwtjes van de Russische broedkolonie verkregen met behulp van GLS dataloggers. Deze gegevens zijn beschreven in **hoofdstuk 3**. De meeste van onze vogels bleken een nieuwe strategie te volgen: zij stelden hun vertrek uit de wintergebieden aanzienlijk uit (tot wel 4 weken) in tegenstelling tot het massale vertrek in vroegere tijden. Door het late vertrek uit de Waddenzee, was de tijd die zij in de Baltische staten doorbrachten ingekort of sloegen zij de pleisterplaatsen in de Oostzee, die in het verleden normaal gesproken door de gehele populatie aangedaan werd, vrijwel geheel over. Het vertrek uit de Oostzee was min of meer gelijktijdig aan het massale vertrek in vroegere jaren. Ongeacht of er wel gebruik gemaakt werd van de Baltische pleisterplaatsen (traditionele strategie) of niet (nieuwe strategie), bleken alle vogels een min of meer vergelijkbare tijdsperiode van ongeveer drie weken op de Arctische pleisterplaatsen (vooral aan de Dvina rivier en op schiereiland Kanin) door te brengen.

In **hoofdstuk 4** onderzoeken we de veranderingen in trekbewegingen meer in detail, waarbij we gebruik maken van lange-termijn gegevens van de voorjaarstrek op drie

locaties langs de route (Waddenzee, Zweden en Finland) evenals populatietellingen en temperatuurgegevens. De gegevens van de GLS-dataloggers en satellietzenders van twee jaren (2004-05) maakten het mogelijk de variabiliteit tussen en binnen individuen te bepalen van voorjaarstrekbewegingen in verschillende jaren. Bovendien konden we onderzoeken of een verschil in trekstrategie een verschil in de planning van het broedseizoen veroorzaakt. Wij vinden een enorme flexibiliteit in de planning van de ganzentrek. Het tijdstip van vertrek uit de wintergebieden blijkt wel acht weken uit elkaar te kunnen liggen voor individuen uit dezelfde Arctische broedkolonie. Eén individu wisselde zelfs van de traditionele naar de nieuwe strategie (minder tijd werd doorgebracht op de pleisterplaats in de Oostzee ten gunste van een langer verblijf in de Waddenzee), waarbij het in het tweede jaar 45 dagen later bleek te vertrekken dan het jaar tevoren. Wij veronderstellen dat de nieuwe trekstrategie ontstaan is als gevolg van toenemende competitie voor voedsel op de pleisterplaatsen in de Oostzee. Volgens een analytisch rekenmodel gebaseerd op de optimale migratie theorie kan worden verwacht dat de ganzen de nieuwe strategie zullen overnemen zodra de ‘opvetsnelheid’ (‘fuel deposition rate’) in de Oostzee in vergelijking met de Waddenzee onder 88% daalt. We hebben tot dusverre nog geen nadelige effecten kunnen aantonen op voortplantingskansen bij ganzen met de nieuwe strategie. Het tijdstip van eileg (een parameter met veel invloed op het broedsucces) was onafhankelijk van de datum van vertrek uit de Waddenzee. Daarnaast neemt het aandeel ganzen dat laat vertrekt uit de Waddenzee over de laatste 15 jaar alleen maar toe, terwijl de Russische brandganspopulatie een ononderbroken geometrische groei laat zien. Klaarblijkelijk zijn ganzen in staat zich door aanpassingen in habitat- en voedselgebruik optimaal te verdelen over alle voedselbronnen in het gehele Oost-Noordzeegebied. Op deze wijze ontlopen ze mogelijk het probleem dat door de toegenomen voedselcompetitie op de pleisterplaatsen in het Oostzeegebied het voedselaanbod ontoereikend zou zijn.

Hoofdstuk 5 geeft een overzicht hoe belangrijk de lente pleisterplaatsen zijn voor het broedsucces van de ganzen die in het Arctische gebied broeden. Wij benadrukken de noodzaak van voldoende lichaamsreserves voor incubatie, die de (extra) behoefte die nodig is om alleen maar eieren te maken ver overstijgt. Aan deze totale behoefte kan niet worden voldaan als alleen maar op de broedgebieden gefoerageerd wordt en deze moet voor een belangrijk deel aangevuld worden door lichaamsreserves die opgebouwd zijn op de pleisterplaatsen die bezocht worden vóór het broedseizoen.

Deel III: Waarom zou je trekken om te broeden: een noord-zuid vergelijking

In dit deel vergelijken we drie brandgans broedpopulaties langs de Russische-Baltische trekbaan; één Arctische populatie (Barentszee), en twee populaties van de gematigde zone (Oostzee en Noordzee). In **hoofdstuk 6** richten we ons met name op de vergelijking van de timing van broeden en het voortplantingssucces. De brandgansen in de Noord- en Oostzee beginnen 6 tot 7 weken eerder met het broeden dan hun soortgenoten aan de Barentszee. We laten zien hoe het tijdstip van broeden in de Arctische populatie samenvalt met de periode waarin het maximale aantal jongen grootgebracht wordt, terwijl juist de populaties in gematigde streken te laat leggen om een maximaal voortplantingssucces te halen. De zuidelijke broedvogels lijken aan hun nieuwe omgeving nog niet volledig aangepast te zijn of lopen tegen grenzen aan die een optimale

aanpassing onmogelijk maken. Echter, de overlevingskans van de jongen tot het tijdstip dat ze de wintergebieden bereiken is veel lager voor de Arctische populatie, wat wijst op de risico's van de trek.

De tijd dat de eieren uitgebroed worden is een periode van grote voedselstress voor het vrouwtje. Ze kan weliswaar op haar lichaamsreserves interen, maar om nog enigszins aan haar energiebehoefte te voldoen, moet ze fourageren tijdens korte perioden dat ze van het nest afgaat. In **Box C** onderzoeken we bij een Nederlandse broedkolonie de lengte en frequentie van perioden dat het vrouwtje niet broedt ('incubatie reces'). We laten zien dat de Nederlandse vrouwtjes, ondanks een milder klimaat, minder tijd van het nest afgaan dan vrouwtjes van de Barentszee. In **hoofdstuk 7** kijken we hoe voedselbronnen worden gebruikt tijdens het broedseizoen. Brandganzen van gematigde gebieden blijken een hoger lichaamsgewicht bij het begin van de incubatieperiode en een hoger gewichtsverlies tijdens het broeden te hebben dan de Arctische soortgenoten. Daarnaast laten we zien dat een groter gewichtsverlies bij ganzen van gematigde gebieden bepaald wordt doordat de eiwitvoorraden in het lichaam sneller opraken, terwijl het vetverbruik gelijk is aan dat van de brandganzen die in de Arctis broeden. Ook laten we zien dat de legselgrootte toeneemt van noord naar zuid terwijl de grootte van het ei afneemt. Waarschijnlijk profiteren de ganzen in het zuiden van lagere transportkosten (Arctische broedvogels moeten lichaamsreserves 'meezeulen' naar de broedgebieden) en een groter voedselaanbod in het begin van het broedseizoen dat hen in staat stelt meer eieren te leggen.

Men veronderstelt dat voedselplanten van cultuurgraslanden, ondanks het feit dat ganzen deze gebieden zeer aantrekkelijkheid blijken te vinden, een minder gunstige samenstelling van nutriënten hebben dan voedselplanten van de kwelder (hun natuurlijke voedselhabitat). Dit ongunstige dieet voor ganzen zou vervolgens negatieve gevolgen voor de opbouw en de samenstelling van hun lichaamsreserves en uiteindelijk ook voor hun broedsucces hebben. **Box D** laat echter zien dat de samenstelling van lichaamsreserves in het voorjaar hetzelfde is voor dieren die 'opvetten' in cultuurgrasland als voor dieren die gebruik maken van de kwelder. De opbouw van eiwitten (spierweefsel) bleek een belangrijk deel uit te maken van het toegenomen lichaamsgewicht (24-33% op basis van versgewicht).

In **hoofdstuk 8** breng ik de resultaten van voorgaande hoofdstukken samen en geef aanvullende informatie. Het 'opvetten' van ganzen, d.w.z. het verkrijgen van lichaamsreserves, verdient extra aandacht. Een vergelijking van historische en recente gegevens over het lichaamsgewicht van brandganzen versterkt het vermoeden dat mogelijkheden om in het Waddenzeegebied in het voorjaar op te 'vetten' aanzienlijk zijn verbeterd gedurende de afgelopen decennia. Het is nog onduidelijk hoe het verschil in stikstofretentie bij brandganzen is te verklaren als ze foerageren in cultuurgrasland in vergelijking met kweldergebieden. Om stikstofbalansen correct naar eiwitbalansen te kunnen vertalen is meer inzicht nodig over de herkomst van de in het voedsel gemeten stikstof. Hoe dan ook, het idee van een verschil in de samenstelling aan aminozuren van de voedselplanten blijkt niet van toepassing te zijn.

Brandganzen, met hun recente kolonisatie van broedgebieden langs een grote ecologische gradiënt, lijken een zeer geschikt model systeem om mechanismen te onderzoeken wanneer organismen zich moeten aanpassen aan nieuwe leefgebieden. Meer inzicht hierin is hard nodig om te kunnen inschatten hoe dieren al dan niet met de uitdagingen kunnen omgaan die de huidige 'global change' met zich meebrengt.