

“Nieuwe rondes, nieuwe kansen?”

Carry-over effecten van topprestaties in de jaarcyclus van vogels”

Samenvattingen van de NOU-themadag op 30-11-2013 tijdens de landelijke dag te Ede.

Carry-over effects as fitness drivers in birds: other currencies and susceptibility.

Prof. Stuart Bearhop (S.Bearhop@exeter.ac.uk), University of Exeter, United Kingdom

Carry over effects (COEs) are potentially important drivers of fitness in a range of animal species. Much of the work to date has assumed that energy is the major currency underpinning COEs, however there are other additional candidates that could also be important. There is evidence from studies of blue tits that antioxidants may be important in explaining enhanced breeding success in birds with access to vitamin E supplements during winter months. Similarly, migratory species have been a major focus of COE studies to date, but there is no reason to expect that their influence is limited to this group. There is evidence that dominance, variation in chronology and the manner in which reproduction is fuelled (e.g. capital v income breeding), none of which are limited to migratory animals, can all increase susceptibility to COEs.

Therefore it seems very possible that any nutrient or resource that varies spatiotemporally and can be stored for future use could be a currency and although COEs are likely to be more pronounced in migrants there are a number of ecological phenomena that may precipitate them.

New Zealand Bar-tailed Godwits: no carry-over effects where we expect them most?

Jesse Conklin (conklin.jesse@gmail.com)

Massey University, New Zealand en Rijksuniversiteit Groningen

Due to their demanding routines, migratory birds appear particularly prone to carry-over effects across the annual cycle, which may reveal temporal and energetic bottlenecks or inter-individual differences in ‘quality’. Alaska-breeding Bar-tailed Godwits (*Limosa lapponica baueri*) undertake the longest recorded non-stop flights, accumulate prodigious fuel loads, conduct a complex molt, and breed during brief high-latitude summers. However, I found no evidence that godwits wintering in New Zealand approached the limits of their capabilities. Specifically, (1) most inter-individual differences in plumage and timing were linked with geographic variation; (2) intra-individual variation in performance was low and unaffected by COEs; (3) annual survival was high and individuals did not skip migrations; and (4) godwits did not appear to minimize the distance of their tremendous flights. I believe two key factors explain these observations: (1) a counter-intuitively conservative and low-risk annual strategy provides ample opportunity to dissipate COEs; and (2) the unforgiving nature of their migrations implies that selection is absolute; i.e., poor-condition individuals are removed immediately from the population, reducing measurable COEs and inter-individual quality differences. These aspects encourage us to re-evaluate the nature of expected COEs in extreme long-distance migrants and the view that individuals operate close to their physiological limits.

Hudsonian Godwits are Too Cool for Carry-Over Effects: Absolute Selection and Extreme Migrants.

Nathan R. Senner (nathan.senner@gmail.com), Rijksuniversiteit Groningen

While many migratory species have been shown to commonly display carry-over effects, few studies have examined a full annual cycle to determine when those carry-over effects arise and how long they persist within and across years. Understanding this process is critical to identifying those parts of the annual cycle that constrain individuals and thus may be points in time when natural selection is acting upon most strongly. These stressful periods may also be when conservation measures may have the most utility, making their identification critical to the preservation of at-risk species. Using three consecutive years of migration tracks and four consecutive years of breeding success data, I tested whether carry-over effects accumulate across the annual cycle for a long-distance migratory bird, the Hudsonian Godwit, *Limosa haemastica*. I, however, found no evidence of carry-over effects and individual godwits were able to migrate later than population mean over their entire southbound migration without ultimately arriving late to their breeding grounds or incurring any reduction in reproductive success or interannual survival. The existence of buffer events — periods of time during which resources are in sufficient excess to allow individuals to alleviate the accumulation of physiological stresses — likely make it possible for godwits to migrate extreme distances in long

nonstop flights without suffering from carry-over effects. Maintaining the quality of those sites at which buffer events occur is therefore absolutely essential to the maintenance of extreme long-distance migratory birds.

Vertragingen in de reisschema's van Grauwe Kiekendieven; het belang van het jarenlang volgen van dezelfde individuen

Ben Koks¹, Raymond Klaassen^{1,2}, Almut Schlaich^{1,2} (raymond.klaassen2@gmail.com)

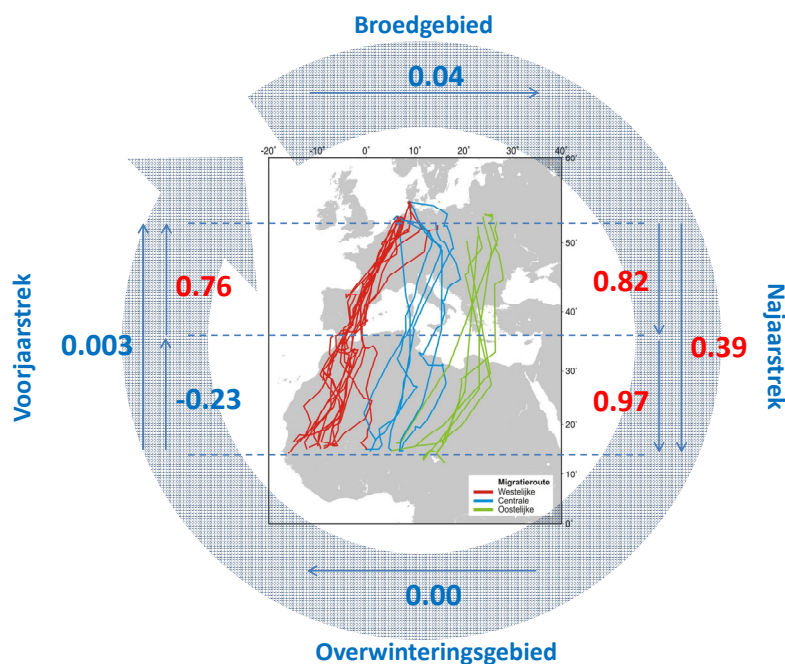
¹Werkgroep Grauwe kiekendief, ²Rijksuniversiteit Groningen

Tussen 2005 en 2011 werden 34 adulte Grauwe Kiekendieven *Circus pygargus* uitgerust met satellietzenders om trekwegen en overwinteringsgebieden van Europese broedvogels in kaart te brengen. 12 individuen werden meerdere jaren gevolgd, één mannetje zelfs gedurende vijf najaars- en vijf voorjaarsreizen. Op basis van dit materiaal stelde we ons de vraag of dat er carry-over effecten bestaan bij Grauwe Kiekendieven; heeft bijvoorbeeld een late start vanuit het overwinteringsgebied een late aankomst in het broedgebied tot gevolg? Ten tweede vroegen we ons af of de sterkte van carry-over effecten zou verschillen tussen seizoenen. We verwachtte dat carry-over effecten sterker zijn voor trek- dan stationaire periodes, omdat gedurende de langere (stationaire) periodes meer mogelijkheid bestaat om te compenseren voor een opgelopen vertraging.

Voor verschillende momenten in het jaar werd de relatieve timing bepaald. Dit is de hoeveel dagen dat de vogel eerder of later was ten opzichte van normaal (gemiddelde voor dat individu). Om carry-over effecten te kwantificeren analyseerden we vervolgens of de relatieve timing op een bepaald moment correleerde met de relatieve timing op een ander moment.

Er werden alleen duidelijke carry-over effecten gevonden voor de najaarstrek (zie figuur); de relatieve timing van het vertrek uit het broedgebied correleerde met de relatieve timing van de passage van de Middellandse Zee en de relatieve timing van de aankomst in het overwinteringsgebied. Zoals verwacht werden er geen carry-over effecten gevonden voor de (lange) stationaire periodes. Het meest verrassende resultaat was dat we geen duidelijke carry-over effecten vonden voor de voorjaarstrek, de relatieve timing van het vertrek uit het overwinteringsgebied correleerde niet met de relatieve timing van de passage van de Middellandse Zee, of de relatieve timing van de aankomst in het broedgebied. Een mogelijke verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat condities in Noord Afrika, waar de Grauwe Kiekendieven in het voorjaar een stopover maken, in het voorjaar dusdanig goed zijn dat het gebied als een buffer werkt waarmee vertragingen kunnen worden opgevangen.

Onze analyses ondersteunt het idee dat de sterkte van carry-over effecten varieert tussen seizoenen, waarbij gebieden met goede voedselomstandigheden mogelijk als buffers voor vertragingen werken.



Figuur 1. Correlatiecoëfficiënten tussen de relatieve timing van belangrijke momenten in het jaar, te weten vertrek uit broedgebied, passage Middellandse Zee najaar, aankomst in overwinteringsgebied, vertrek uit overwinteringsgebied, passage Middellandse Zee voorjaar, en aankomst in broedgebied. Rood gekleurde coëfficiënten betreft significante correlaties ($P < 0.05$). Bijvoorbeeld de coëfficiënt van 0.39 betreft de correlatie tussen de relatieve timing van vertrek uit het broedgebied en de relatieve timing van de aankomst in het overwinteringsgebied. De weergegeven trekroutes van individuele Grauwe Kiekendieven in het najaar geeft een indruk van het migratiesysteem van deze soort.

Going 'round full circle: annual cycle regulation and modification in migratory birds

Barbara Helm (Barbara.Helm@glasgow.ac.uk)

Institute of Biodiversity, University of Glasgow, United Kingdom

Carry-over effects, by definition, affect the ways animals transition between the seasons. Their expression is thus contingent on and linked to the annual cycles which organisms undergo to cope with earth's seasonality. The mechanisms that underlie these cycles in birds involve both internal time-keeping and responsiveness to environmental factors. The actual date on which a bird shows a seasonal behaviour, for example, migratory departure, is usually a compromise between different internal and external factors. Avian species differ in the extent to which seasonal behaviours like migration are driven by programmed timing versus direct responses to the environment. So-called calendar birds, as one extreme, rely mainly on circannual rhythms and daylength and thereby achieve highly punctual timing. In contrast, so-called weather birds as the other extreme differ in timing between years and are highly responsive to current environmental factors. These differences are likely to affect the types of carry-over effects that we would expect to occur in a given species. Common currencies of carry-over effects are time and state. I suggest that based on their relatively rigid timing programs, calendar birds try to avoid time costs and instead, might press on at the risk of compromising their state (eg, departing from the winter grounds on time with low fuel loads). Conversely, weather birds may show carry-over effects as time costs while keeping state relatively constant (eg, fuelling and then departing late). In natural environments, these two options may represent extremes along a continuum of mixed strategies for handling carry-over.

Zwaan kleef aan: kost verlengde ouderzorg een succesvol volgend broedseizoen?

Bart A. Nolet (B.Nolet@nioo.knaw.nl), *Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW)*

In Brouwer & Tinbergen (1939) kunnen we lezen dat kleine zwanen (*Cygnus columbianus bewickii*) zich "in Nederland buiten de Zuiderzee nergens lang en geregeld" ophielden. Pas in de jaren 1970, toen de waterplanten massaal verdwenen, maakten de zwanen gedurende de winter een gedwongen overstap naar akkers. Sinds die tijd nam de familie grootte van kleine zwanen af en Poorter (1991) maakte zich zorgen dat hier sprake was van een overdraagbaar effect (de vogels die op akkers overwinterden zouden met een geringe conditie de winter uitkomen en daardoor een verlaagd broedsucces hebben).

Uit een vergelijking van energiebudgetten blijkt dat foerageren op water aanvankelijk energetisch profijtelijker is dan foerageren op akkers, hetgeen vooral is terug te voeren op de langere foerageertijd (op het water foerageren de vogels ook 's nachts) (Nolet et al. 2002; Nolet & Klaassen 2005). Uit tellingen en isotopenstudies blijkt dat vooral families minder aquatisch foerageren (Hoye et al. 2012). Dit is op het eerste gezicht vreemd, omdat families dominant zijn. Desondanks blijken zij eerder in het seizoen de overstap naar akkers te maken. Experimenteel onderzoek wijst uit dat dit verklaard kan worden door de lage opnamesnelheid die juvenielen op water halen. Daardoor schakelen families over bij voedseldichtheden die voor volwassen vogels energetisch gezien nog gunstig zijn (Nolet et al. 2014). Desondanks zien we geen duidelijke overdraagbare effecten: 46% van de broedparen die in een gegeven jaar succesvol waren, zijn het volgende jaar opnieuw succesvol, tegen slechts 20% in de populatie als geheel. De sterke groei van de populatie tussen 1975 en 1995 suggereert dat de winteroverleving van juvenielen door de overstap naar akkers is gestegen.

- Brouwer G. A. & Tinbergen L. 1939. *Limosa* 12:1-18 (reprinted in *Limosa* 75:2-12).

- Hoye B. J., Hahn S., Nolet B. A. & Klaassen M. 2012. *Journal of Animal Ecology* 81:657-666

- Nolet B.A., Bevan R.M., Klaassen M., Langevoord O. & Van der Heijden Y.G.J.T. 2002. *Journal of Animal Ecology* 71:979-993.

- Nolet B. A., Gyimesi A. & van Lith B. 2014. *Ibis*:in press.

- Nolet B. A. & Klaassen M. 2005. *Oikos* 111:302-310.

- Poorter E. P. R. 1991. Rijkswaterstaat, Directie Flevoland, Lelystad.

Een zorgeloze winter in Afrika? De inzet van geologen, veldwerk & isotopen bij het ontrafelen van carry-over effecten in Bonte vliegenvangers.

Janne Ouweland (janneouweland@gmail.com), *Rijksuniversiteit Groningen*

Klimaatverandering heeft geleid tot toegenomen voorjaarstemperaturen en vervroeging van de rupsenpiek in eikenbossen in West-Europa. Deze rupsen kunnen van groot belang zijn voor het kroost van Bonte vliegenvangers. Door eerder aan te komen op het broedgebied kunnen de vogels de synchronie tussen de rupsen- en broedfenologie handhaven. Of vogels ze de aankomst kunnen

vervroegen hangt af van de factoren die het trekprogramma en treksnelheid bepalen. Ik bestudeerde of omstandigheden in de Afrikaanse wintergebieden van invloed zijn op de aankomstdatum en fitness (prestaties in voortplanting en overleving) van Bonte vliegenvangers in het daaropvolgende broedseizoen. Ik gebruikte veren van broedende individuen op de Hoge Veluwe (2003-2004), welke in de voorafgaande winter werden geruid (tertials). Middels stabiele isotopen analyse van deze veren beschreef ik indirect de winteromstandigheden van individuen waarvan we ook het succes wisten in het daaropvolgende broedseizoen. Hoe noordelijker je in het wintergebied komt, hoe veelvuldiger open, grassige savannes voorkomen, en hoe langer en intenser de droge tijd in de winter is. Tegen onze verwachting in, wijzen de resultaten erop dat vogels die overwinterden in vochtige savannebossen, niet eerder arriveerden op het broedgebied dan overwinteraars uit open grassige savannes. Overwinteraars van drogere, grassige savannes produceerde meer succesvolle nakomelingen en overleefde beter in het daaropvolgende jaar dan de vogels uit vochtige savannebossen. Dit is verassend, omdat onderzoek (in Ghana en Ivoorkust) laat zien dat de vogeldichtheid en terugkeerkans op een winterplek (kwaliteitsindicatoren) juist lager is in open, droge savannes. Deze schijnbare tegenstelling roept de vraag op of onze resultaten een toevalligheid zijn of dat drogere savannes een positief carry-over effect teweegbrengen op succes. Het is gezien de winterplaatstrouw in deze soort niet zo evident dat het hier een oorzakelijk verband betreft: zijn habitatverschillen in de winter de oorzaak òf het gevolg van verschillen in het succes van Bonte vliegenvangers? Kunnen vertragingen als gevolg van kou tijdens de voorjaarstrek door Europa, zoals geologgers in 2013 suggereerde, soms carry-over effecten op aankomstdatum verdoezelen? Het is van groot belang om antwoord te vinden op bovengenoemde vragen, gezien de enorme veranderingen waarmee deze vogels worden geconfronteerd, zowel qua landgebruik in West-Afrika als klimaatverandering op het broedgebied.