

Themadag 'Evolutie van Sociaal Gedrag'

Samenvattingen van themadag gehouden op zaterdag 16 september 2000 te Haren.

Twee legsels in één nest: de evolutie van gezamenlijk nestelen bij vogels

Dik Heg

Al sinds begin vorige eeuw verschijnen er regelmatig berichten in de ornithologische literatuur over vondsten van zeer grote legsels in één nest. Met de ontwikkeling van DNA fingerprint technieken sinds 1985 is het mogelijk om het ouderschap te bepalen van deze legsels. Een deel van de vergrote legsels bleek afkomstig van vrouwtjes die eieren 'dumpen' in de nesten van andere broedpaartjes. Een ander deel bleek te behoren tot gezamenlijk nestelende vrouwtjes. Gezamenlijk nestelen blijkt regelmatig voor te komen bij minimaal 35 vogelsoorten (verdeeld over 15 families) en blijkt uiteen te vallen in vijf algemene typen. Drie typen komen voor bij coöperatief broedende soorten: 1) meerdere paartjes in hetzelfde territorium ('plural breeding'); 2) broedpaar met helpervrouw(tje)s; 3) mannetje met meerdere vrouwtjes, waarbij het mannetje het grootste deel van de incubatie op zich neemt. Twee typen komen voor bij soorten die normaal gesproken niet coöperatief broeden: 4) coöperatieve polygynie (man met twee vrouwen); 5) vrouwtje-vrouwtje broedparen. Het voorkomen van gezamenlijk nestelen roept allerlei gedragsecologische vragen op. Kunnen we deze vorm van nestelen daadwerkelijk coöperatief noemen? Wat zijn de reproductieve consequenties? Hoe lossen de soorten het probleem op van vergrote legsels en het maximaal aantal eieren wat effectief kan worden bebroed? Wanneer en hoe kunnen we binnen-groep conflicten verwachten? Hierop is ingegaan aan de hand van twee voorbeelden, één waarbij gezamenlijk nestelen waarschijnlijk een recent en/of relatief onbelangrijk evolutionair fenomeen is (de Scholekster *Haematopus ostralegus*), en één waarbij gezamenlijk nestelen de regel is (vaak door twee of meer zusters), maar desalniettemin leidt tot grote binnen-groep conflicten, dominantierangordes en destructie van elkaars eieren (de Eikelspecht *Melanerpes formicivorus*).

Gevolgen van dominantie op korte termijn en door de jaren heen: rangorde en voortplantingssucces bij Brand- en Rotganzen

Julia Stahl, Bart Ebginge, Barbara Ganter, Maarten Loonen, Peter Tolsma & Rudi Drent.

Onderzoek naar het functioneren van grote verzamelingen van vogels als foerageereenheden (b.v. ganzen, steltlopers of kraaiachtigen) is vaak gericht op de optimalisatie van de groeps grootte ten opzichte van de voedselopname. Bij Brand- en Rotganzen *Branta leucopsis* en *B. bernicla* maakt de herkenbaarheid van individuen binnen de groep, door middel van gekleurde potringen die op grote afstand kunnen worden afgelezen, onderzoek naar individuele foerageerstrategieën binnen groepen mogelijk.

In groepen Brandganzen die op poldergras overwinteren, kunnen de posities 'voor/rand', 'centrum' en 'achter' worden onderscheiden. Bij herhaalde waarnemingen in de loop van de winter bleek dat individuen in meer dan 60% van de observaties in dezelfde groepspositie worden gezien. Dichtheden zijn het hoogst aan de randen van de groep, waar ook de meeste interacties plaatsvinden. Alleen hier hebben dieren toegang tot onbegraasde stukken van het weiland, wat ze echter met een grotere inspanning voor waakzaamheid moeten bekopen. Niettemin hebben de individuen die in de winter vaak aan de randen van groepen worden gezien in de zomer een grotere kans op broedsucces. Hun dominantie wordt vertaald naar betere toegang tot voedsel en grotere vetreserves bij vertrek naar de broedgebieden. Subdominante (ongepaarde) dieren wisselen vaker dan andere sociale groepen van foerageergroep, en maken bij een verhuizing goede kans op een (favoriete) randplek in de nieuwe groep terecht te komen.

Kwelders – een belangrijk opvehabitat voor Rotganzen in het voorjaar – bestaan uit een kleinschalig mozaïek van plekken met een duidelijk verschillend voedselaanbod voor herbivoren. Op Schiermonnikoog worden de meest dominante dieren bijna dagelijks op favoriete foerageerplekken – met veel Zeeweegbree *Plantago maritima* en Kweldergras *Puccinellia maritima* – gezien, terwijl individuen die vaak interacties met groepsgenoten verliezen naar minder aantrekkelijke gebieden uitwijken. Nieuwkomers uit andere overwinteringsge-

bieden (b.v. andere waddeneilanden) blijven in het eerste jaar ondergeschikt aan de 'oudgedienden'. Lokale dominantie en plaatsrouw zijn bij de Rotgans duidelijk gekoppeld aan toekomstig broedsucces in de arctische broedgebieden.

Uit een experiment met kunstmatig verrijkte grasplekken in het broedgebied van de Brandgans op Spitsbergen blijkt dat subdominante individuen de rol van verkenner spelen en vaak de eersten zijn die de favoriete, rijke plekken vinden. Ze worden echter binnen korte tijd door dominante individuen uit hun groep van deze 'hot-spots' verjaagd, waar de dominante dieren 75% van de buit binnenhalen. Naast lichaamsgrootte bleek vooral leeftijd een belangrijke verklarende factor voor dominante te zijn. Dominantie lijkt dus aan ervaring gekoppeld, en subdominante dieren zullen dan ook in de loop van de jaren in de rangorde kunnen klimmen, als ze trouw blijven aan de groep. Het verwerven van dominantie binnen de groep vergt waarschijnlijk een jarenlange investering.

Eidiscriminatie door de Australische Rietzanger

Justin Welbergen, Mathew Berg, Romke Kats & Jan Komdeur

Tijdens een co-evolutionaire wapenwedloop tussen broedparasiet en gastheersoort ontwikkelen beide partijen aanpassingen en tegenaanpassingen, zoals bijvoorbeeld eimimicry en eidiscriminatie. Hier wordt onze studie naar eidiscriminatie bij de Australische Rietzanger *Acrocephalus australis* besproken, en de bevindingen in het bredere kader van broedparasiet-gastheer co-evolutie geplaatst.

Uit experimenten is gebleken dat de Australische Rietzanger in staat is om zowel namaak-eieren als die van soortgenoten te herkennen en uit het nest te werpen, hoewel er bij de verwerping van eieren soms fouten worden gemaakt. De resultaten zijn in overeenstemming met de hypothese dat de Australische Rietzanger zijn verwerpingsgedrag aanpast om de kosten van verwerping en parasitisme te minimaliseren. Als een ei van de gastheer in het nest wordt vervangen door een ei van de eigen soort wordt dit conspecifieke ei vaker uit het nest gewerkt en wordt het nest minder vaak verlaten dan wanneer een conspecifiek ei alleen maar wordt toegevoegd. Daarnaast wordt het vaker verworpen tijdens de legperiode dan daarna.

De Australische Rietzanger wordt op dit moment slechts sporadisch geparasiteerd door drie van de

zeven Australische koekoeksoorten waarvoor hij een geschikte gastheer is. Er is geen enkel bewijs voor intraspecifiek broedparasitisme. Onze bevindingen wijzen er op dat deze soort in een intensieve co-evolutionaire wapenwedloop verwickeld is geweest met een broedparasiet met een hoge mate van eimimicry. De evolutie van eidiscriminatie tegen eieren met een hoge mate van mimicry is een mogelijke oorzaak voor het feit dat broedparasitisme op dit moment zo zeldzaam is bij deze soort.

Unravelling the complicated sex life of the Seychelles warbler

D. S. Richardson, F. L. Jury, K. Blaakmeer, J. Komdeur & T. Burke

The cooperatively breeding Seychelles Warbler *Acrocephalus sechellensis* is a rare endemic of the Seychelles islands. By 1959, human disturbance had pushed this species to the verge of extinction and only 26 individuals remained confined to the island of Cousin. As a result of long-term management the population has since recovered and has been the focus of study since 1985. Accurate parentage analysis is now required to address questions relating to the genetic benefits of mate choice, inbreeding avoidance and the evolution of cooperative breeding. In 1999 at least 97% of the individuals (N = 293 adults, 104 territories) were marked and monitored on Cousin Island. We developed a series of polymorphic microsatellite markers so that we could assign parentage to the 1-2 (or rarely 3) eggs produced in each nesting attempt. We confirmed the maternity of an adult female in a sample of 45 territories. The primary female was the mother for 84% of offspring, a helper female of 16%, and mixed maternity was detected in three out of five occasions in which it could have occurred (nests with multiple offspring and multiple attendant females). Helper females therefore gain both direct benefits by co-breeding and indirect fitness benefits by helping to raise siblings. We also found that 36% of 55 chicks resulted from extra-group paternity. We were able to assign all these chicks to extra-pair males, which were always breeding males, normally from a neighbouring territory. The high rate of extra-group paternity contrasts with the previously consistent rarity of extra-pair paternity in populations of passerine birds on islands. In a preliminary analysis, we found that extra-pair paternity was more likely when the territorial male was related to the breeding female, which can arise when an offspring remains as a

helper and subsequently inherits a territory. Extra-pair mating may therefore be an adaptive strategy to avoid inbreeding in this cooperative system.

Sociale dominantie en broedsucces bij de Kauw

Martijn Salomons, Cor Dijkstra & Simon Verhulst

Kauwen *Corvus monedula* brengen het grootste deel van het jaar door in groepsverband. Ze overwinteren en foerageren in grote groepen en Kauwen broeden ook vaak in kolonies. Binnen deze groepen geldt een strikte hiërarchie, met dominante en ondergeschikte vogels. Een hoge rang wordt meestal geacht voordelen met zich mee te brengen, doordat gevechten over voedsel en goede nestplaatsen per definitie uitvallen in het voordeel van de meest dominante vogel. Dat dit echter niet altijd een hoger voortplantingssucces oplevert, blijkt uit een studie aan de kauwenkolonie bij het Zoölogisch Laboratorium in Haren, waar werd gevonden dat de meest dominante Kauwen juist weinig uitgevlogen jongen produceerden (Röell 1978, *Behaviour* 64: 1-124). Ons onderzoek was er op gericht om uit te vinden of deze vondst reproduceerbaar is. Dit is mede interessant omdat ondertussen in een Engelse kolonie werd vastgesteld dat de meest dominante Kauwen de meeste jongen produceerden (Henderson & Hart 1995, *Journal of Avian Biology* 26: 217-224). Daarnaast werd onderzocht of de geslachtsverhouding van de nakomelingen samenhangt met de dominantie van de vader. Dit laatste is spannend omdat in toenemende mate duidelijk wordt dat vogels de geslachtsverhouding in hun legsel kunnen beïnvloeden.

In 1998 en 2000 werden in maart en de eerste helft van april observaties uitgevoerd om de hiërarchie binnen de kolonie te bepalen. Dit gebeurde door de uitkomst van conflicten over door ons aangeboden voedsel te scoren. Vervolgens werden de nestkasten regelmatig gecontroleerd, om gegevens te verzamelen over legdatum, legselgrootte en groei en overleving van de jongen. De gegevens uit deze twee jaren ondersteunen de bevindingen van Röell: dominante vogels produceren een lager aantal uitgevlogen jongen dan subdominante. Daarbij zijn de jongen die ze produceren ook nog eens lichter en kleiner, waardoor de verwachte overlevingskansen lager zijn.

Gegevens uit 1998 tonen een spectaculair verband tussen de rang van een Kauw en het geslacht van zijn nakomelingen (gegevens van 2000

zijn nog niet beschikbaar). Het aandeel mannelijke nakomelingen in een legsel is groter bij dominante dan bij subdominante paren. Vooral bij het eerste ei van de legfels is dit effect erg sterk.

Vervolg vragen zijn: Waarom produceren vrouwen met dominante mannen meer zonen? Waarvoor hebben dominante mannen een laag broedsucces? Een oorzaak hiervan zou kunnen liggen in een slechte start: de vrouwtjes die gepaard zijn met een dominante man blijken namelijk kleinere eieren te leggen. Observaties van de broedzorg tonen voorlopig geen verschillen tussen Kauwen met een hoge of een lage rang. Een raadsel blijft waarom de Kauwen investeren in een hoge sociale rang, terwijl ze daarvoor gestraft worden met een laag broedsucces.

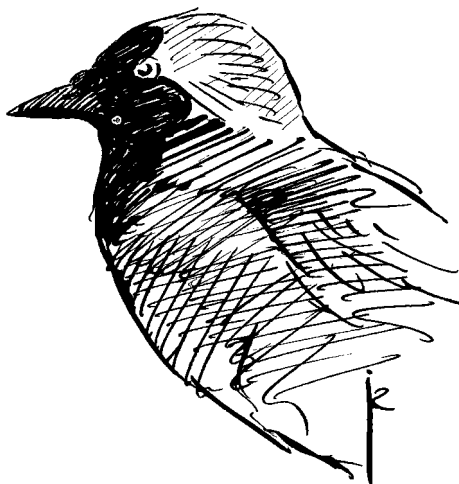
Dik Heg, Universität Bern, Behavioral Zoology Department, Wohlensstrasse 50a, CH-3032 Hinterkapelen, Bern, Zwitserland

Julia Stahl, Bart Ebbinge, Barbara Ganter, Maarten Loonen, Peter Tolsma & Rudi Drent. Zoölogisch Laboratorium, Biologisch Centrum, Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren

Justin Welbergen, Mathew Berg, Romke Kats & Jan Komdeur, Department of Zoology, University of Melbourne, Parkville, Victoria 3052, Australia.

D.S. Richardson, F.L. Jury, K. Blaakmeer, J. Komdeur & T. Burke, Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, S10 2TN, Sheffield, England

Martijn Salomons, Cor Dijkstra & Simon Verhulst, Zoölogisch Laboratorium, Biologisch Centrum, Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren



European Bird Populations. Estimates and trends. Heath M., Borggreve C. & Peet N. (m.m.v. W. Hagemeijer) 2000. BirdLife Conservation Series No. 10. BirdLife International, Cambridge, 160 p. Prijs £ 19,-

Eén van de kwaliteiten van het in 1994 bij BirdLife verschenen *Birds in Europe, their conservation status* is dat van 278 broedvogelsoorten waarvan de positie in Europa zorgelijk is, het boek per land inzicht geeft in populatie en aantalsverloop. Drie jaar later verscheen de *EBCC Atlas of European Breeding Birds*, welke per soort en per land eveneens tot een populatieschatting kwam en tevens de verspreiding verder uitwerkte. De hier besproken uitgave valt te beschouwen als een aanvulling op beide. Het geeft naast de omvang van de broedpopulatie ook de trendontwikkeling van zowel status als verspreiding van alle regelmatig in Europa voorkomende soorten. Op de landen van het vroegere Joegoslavië na, zonden alle Europese landen informatie in, ook 'jonge' staten als Moldavië, Wit-Rusland en de Oekraïne.

Ten opzichte van de twee eerder genoemde publicaties, die hun bronnen voornamelijk hadden in de periode 1985-95, geeft *European Bird Populations* aan dat c. 30% van de gegevens kon worden geactualiseerd. Dat percentage zal voor informatie uit Nederland echter niet opgaan. Vergeleken met de meeste Europese staten liep Nederland met zijn eerste broedvogelatlas voorop. De inventarisaties voor deze in 1979 uitgekomen atlas hadden plaats halverwege de jaren zeventig. Voor veel broedvogelsoorten waarin Nederland een woordje kan meespreken, refereren de samenstellers aan die eerste atlas, zodat wij nu vaak als hekkensluiter uit de bus komen. Een positie die aangeeft hoe nodig de komst van de thans in de steigers staande tweede nationale broedvogelatlas is. Want het komt vreemd over te lezen dat Nederland 0-4 paren Ooievaars binnen de grenzen heeft en 90 paren Zwartkopmeeuwen. Ook al omdat de kans groot is dat deze studie op bureaus van (Brusselse) beleidsmakers zal gaan circuleren (of zulks in ieder geval behoort te gaan doen), doet Sovon er goed aan BirdLife op de mailinglijst van haar jaarlijkse uitgave *Kolonievogels en zeldzame broedvogels* te zetten. En mocht die uitgave nu al naar Cambridge gaan, dan blijkt dat een briefje met aanbeveling die uitgave ook te raadplegen geen kwaad kan. In een enkel geval, zoals bij de Kwar-

telkoning (1998 met 50-550 paren) refereren de samenstellers wel aan recentere informatie.

Afgezien van gedateerde Nederlandse informatie presenteert *European Bird Populations* een schat van interessante en nuttige informatie. Een overheersende conclusie is dat in Europa nog veel monitoringwerk ligt te wachten. Want dat Russische onderzoekers voor reeksen soorten hun broedpopulatie voorlopig in een parkeerbaan van tussen de 1000 000 en 10 000 000 paren plaatsen, kan men zich voorstellen. Maar dat Frankrijk voor een soort als de Bruine Kiekendief niet verder komt dan een status liggend tussen de 1000 en 5000 paren, geeft aan dat ook in West-Europese landen nog veel te doen valt.

Alle behandelde soorten kregen een kleine zwartwitafbeelding mee, waarvoor ook landgenoot Jos Zwarts werk leverde. - Gerard L. Ouweneel

Where to watch birds in Europe & Russia.

Wheatley N. 2000. Christopher Helm, London. ISBN 0-7136-4870-8. 416 p. Prijs f 65,- (€ 29,50).

In de serie *Where to watch birds* verscheen onlangs een aflevering over Europa en Rusland. Zo'n 250 vogelkijkgebieden in Europa en Rusland passeren de revue op alfabetische volgorde per land. De opzet is herkenbaar van vergelijkbare gidsen, met een algemene introductie en een overzichtskaartje per land. Het boekje is geïllustreerd met 50 zwart-wit tekeningen die de belangrijkste soorten van het gebied op fraaie wijze laten zien. Spanje en Engeland worden het meest uitvoerig besproken. Liechtenstein moet het doen met één pagina. Aan de Europese equivalent van Eilat, het Griekse eiland Lesbos, wordt slechts een aantal regels besteed. Nederland wordt beschreven in acht pagina's, waarbij vogelrijke gebieden als Ameland en Schiermonnikoog buiten beschouwing zijn gelaten, evenals goede gebieden als de Ezumakeeg in de Lauwersmeer. Ook Zeeland wordt slechts zijdelings genoemd. Vooral Flevoland krijgt veel aandacht. Misschien omdat het goed bereikbaar is en niet ver van Schiphol ligt? Maar de vraag rijst of Flevoland tegenwoordig nog wel de beste plekken heeft om vogels te kijken. Wheatley beweert voorts dat Zwarte Spechten vaste bewoners van Flevoland zijn. Vogelaars weten wel beter.

Het boek kan een eerste oriëntatie zijn voor een mooie vogelreis, maar het is te verwachten dat de