

University of Groningen

The commuting parent

Mullers, Ralf Hubertus Elisabeth

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2009

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Mullers, R. H. E. (2009). *The commuting parent: Energetic constraints in a long distance forager, the Cape gannet*. s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Dutch summary

Het doel van dit onderzoek was het verkrijgen van inzichten in de gedragsmechanismen die geassocieerd zijn met de populatie veranderingen van Kaapse Jan-van-genten (*Morus capensis*) (**Hoofdstuk één**). De Kaapse Jan-van-gent broedt in het Benguela ecosysteem in zuidelijk Afrika (zie box 1). Wereldwijd zijn er slechts zes broedkolonies; drie in Namibië (de eilanden Mercury, Ichaboe en Possession) en drie in Zuid-Afrika (Lambert's Baai en de eilanden Malgas en Bird). Sinds de jaren zestig nemen de aantallen broedende paren in alle drie de kolonies in Namibië af. De laatste tien jaar gebeurt dit ook in de twee broedkolonies aan de westkust van Zuid-Afrika. Alleen de kolonie in de Nelson Mandela Baai (Bird) neemt toe en is momenteel de grootste Jan-van-genten kolonie ter wereld (ongeveer 98.000 broedparen in 2005). De afname in de andere kolonies is te wijten aan een verminderd voedselaanbod.

Ansjovis (*Engraulis encrasicolus*) en sardines (*Sardinops sagax*) zijn belangrijke prooi-soorten voor verscheidene endemische zeevogelsoorten, waaronder de Kaapse Jan-van-gent. In Namibië zijn ansjovis en sardines in de jaren zestig sterk overbevist en daardoor niet meer beschikbaar voor de lokaal broedende zeevogels. In Zuid-Afrika werden de sardines omstreeks dezelfde periode ook overbevist, maar ansjovis waren een alternatief voor broedende Jan-van-genten en de kolonies namen toe in aantallen broedparen tot ongeveer 1997. Vanaf toen namen ook de aantallen in de twee kolonies aan de Zuid-Afrikaans westkust af. Dit hing samen met een zuidoostelijke verschuiving in de distributie van zowel ansjovis als ook sardines.

De gevolgen van dit verminderd voedselaanbod hebben we in dit onderzoek bestudeerd door variatie in individueel gedrag te extrapoleren naar populatie niveau en dit te associëren met populatie veranderingen. Voor een volledige demografische studie zijn gegevens nodig over nataliteit, mortaliteit en migratie tussen kolonies gebaseerd op langdurige ringprogramma's. Deze demografische analyses vallen echter buiten de omvang van dit proefschrift. In plaats daarvan richten wij ons op de gedragsmechanismen die geassocieerd zijn met kuikengroei en overleving tot het uitvliegen van Kaapse Jan-van-genten, die mogelijk gedeeltelijk de populatie veranderingen verklaren. Een mechanistische aanpak kan relevante inzichten geven in hoe populatiegroei wordt beïnvloed door veranderingen in de omgeving. Het doel van dit onderzoek was om inzicht te krijgen in de relatie tussen de produktiviteit in het Benguela ecosysteem en het reproductief gedrag en de demografie van Kaapse Jan-van-genten volgens de zogenaamde 'mechanistische benadering'.

VOEDSELKwaliteit EN KUIKENGROEI

In hoofdstuk twee hebben we de relatie tussen de kwaliteit van het voedsel en de groei van Kaapse Jan-van-genten kuikens op het eiland Malgas in Zuid-Afrika onderzocht. In het Benguela ecosysteem zijn ansjovis en sardines belangrijke prooi-soorten

(met een hoog energie-, en vetgehalte) voor een groot aantal roofvissen, mariene zoogdieren en zeevogels. Door een verandering in de verspreiding is de beschikbaarheid van deze vissoorten aan de Zuid-Afrikaanse westkust vanaf 1997 afgenomen. Deze verschuiving is gessocieerd met een verhoogde foerageerinspanning van Kaapse Jan-van-genten en een afname in hun antallen broedparen. Visafval (voornamelijk stokvis *Merluccius capensis* en *M. paradoxus*) kan als alternatieve voedselbron dienen, maar heeft een laag energie-, en vetgehalte. Wij hebben de groei van kuikens gemeten tussen 1986/87 en 1988/89, toen ansjovis en sardines een goede beschikbaarheid hadden, en tussen 2003/04 en 2006/07, toen die beschikbaarheid sterk was afgenomen. We waren geïnteresseerd of het dieet verschilde tussen de twee periodes, hoe de kuikengroei in de kolonie samenhangt met voedselkwaliteit en of visafval een alternatief was voor levende prooi-soorten. Gedurende het broedseizoen varieerde de proportie ansjovis en sardines in het dieet van 66% tot 84% tussen 1986/87 en 1988/89, daalde tot 59% in 2003/04 en daalde verder naar 17-36% tussen 2004/05 en 2006/07. Eind jaren tachtig groeiden de kuikens sneller dan na 2003. Met de gegevens uit alle zeven broedseizoenen toonden we aan dat de gemiddelde maandelijks kuikengroei positief gecorreleerd was met de proportie ansjovis en sardines in het dieet. Tussen 2004/05 en 2006/07 bestond het dieet voor een belangrijk deel uit visafval (21-46%) in de eerste maanden van het broedseizoen. Wij vonden geen relatie tussen de proportie visafval in het dieet en de groei van de kuikens, wat suggereert dat ouders meer visafval naar het kuiken brachten, maar niet genoeg om te compenseren voor de lagere kwaliteit van het visafval. Vanaf januari vervangt de makreelgeep (*Scomberesox saurus*) de ansjovis, sardines en het visafval in het dieet van de Jan-van-genten op Malgas. Wij concludeerden dat de kuikens goed groeiden in jaren met voldoende beschikbaarheid van ansjovis en sardines aan het begin van het broedseizoen. Later in het broedseizoen neemt het gehalte van de lagere kwaliteit makreelgeep in het dieet toe en dat was gerelateerd aan een langzamere groei van de kuikens. In jaren met een lage beschikbaarheid van ansjovis en sardines aan het begin van het broedseizoen hebben Kaapse Jan-van-genten geen ander alternatief dan het zoeken van visafval achter vissersboten. Het verschijnen van de kwalitatief betere makreelgeep in het dieet (nu in vergelijking met visafval) zorgt er voor dat de kuikens sneller kunnen groeien. Bovendien was het broedsucces hoger in 2003/04 dan in 2004/05, wat gecorreleerd was met een hoger gehalte ansjovis en sardines in het dieet (respectievelijk 59% en 24%). Ondanks de grote variatie in foerageergedrag en de flexibele dieetkeuze van Kaapse Jan-van-genten is de beschikbaarheid van ansjovis en sardines van essentieel belang voor hun broedsucces.

OUDERLIJKE BROEDZORG EN KUIKENGROEI EN OVERLEVING

De aantallen Kaapse Jan-van-genten nemen in alle broedkolonies aan de westkust van zuidelijk Afrika af, waarschijnlijk als gevolg van een verminderde voedselbeschikbaarheid. De aanpassing in individueel gedrag aan wisselende omstandigheden kan inzicht geven in de mechanismen achter populatie veranderingen. In **hoofdstuk drie** hebben wij de relatie tussen ouderlijke broedzorg en het broedsucces van Kaapse Jan-van-genten van Ichaboe (Namibië) gedurende twee jaar met verschillend broedsucces bestudeerd. Het doel was de relatie tussen deze broedzorg en de individuele verschillen in groei en overleving tussen kuikens te bestuderen. Het idee dat de voedselbeschikbaarheid gelimiteerd, werd bevestigd door onze observatie dat in 2006/07 de ouders later begonnen met broeden en langere foerageertochten maakten. Ook stelden de Kaapse aalscholvers (*Phalacrocorax capensis*) in dat broedseizoen tot twee keer toe het begin van hun broeden uit, wat ons vermoeden bevestigde dat voedselbeschikbaarheid rond Ichaboe minder was in 2006/07. Binnen de jaren waren de individuele verschillen in broedzorg, maar niet in lichaamsconditie, geassocieerd met kuikengroei en overleving. Moeders die langer wegbleven, en waarvan de partner dus langer op het nest moest blijven om voor het jong te zorgen, hadden jongen die minder snel groeiden en een lagere overleving hadden. Individuele verschillen tussen jaren, binnen jaren, maar ook binnen perioden beïnvloeden dus het broedsucces. Predatie, en niet verhongering, was de voornaamste reden voor de sterfte van de kuikens. In perioden van voedselschaarste waren foerageertochten langer en lieten de Jan-van-genten ouders hun kuiken vaker alleen, wat resulteerde in een verhoogd risico op predatie van de kuikens door kelpmeeuwen (*Larus dominicanus*). Als langlevende soort zullen Jan-van-genten niet hun reproductieve inspanning vergroten als dit ten koste gaat van hun overleving en toekomstige reproductie. Onze interpretatie is dat voedselschaarste het gemiddelde broedsucces reduceert, en dat schaarste een grotere invloed op sommige ouders heeft dan op anderen. Dergelijke verschillen kunnen belangrijke selectiekrachten zijn, die in geval van veranderende omstandigheden bepaalde phenotypen bevoordelen (en indien er genetische verschillen spelen ook microevolutie kan veroorzaken). Meer kennis omtrent de origine van deze variatie tussen individuen is noodzakelijk om te voorspellen hoe veranderingen in de voedselbeschikbaarheid van invloed zijn op de populatie grootte en samenstelling en kan ons daardoor helpen deze vogels te beschermen.

REPRODUKTIEVE INSPANNING

In een experiment dat we beschrijven in **hoofdstuk vier** bestudeerden we de mogelijkheid van Kaapse Jan-van-genten om hun reproductieve inspanning te vergroten.

Langlevende soorten moeten een afweging maken tussen de baten van het verhogen van hun huidige reproductieve inspanning (om hun jong succesvol groot te brengen) en de kosten die dit met zich mee brengt voor hun overleving en toekomstige reproductie. Deze afweging moet worden gebalanceerd tegen diezelfde afweging bij de partner, aangezien beide Jan-van-genten ouders zorgen voor het jong. Wij hebben de vliegcapaciteiten bij één van de ouders in een koppel verminderd door de twee buitenste vliegveren van elke vleugel samen te plakken. Hierdoor had de gehandicapte ouder meer moeite met vliegen en zou waarschijnlijk minder voedsel naar het jong brengen. Wij waren voornamelijk geïnteresseerd of de ongemanipuleerde partner hiervoor zou kunnen compenseren. Gedurende 31 dagen hebben wij op Ichaboe het gedrag van de gehandicapte vogels en hun partner bestudeerd. Waarnemingen van broedzorg toonden aan dat gehandicapte vogels de duur van hun foerageertochten bijna verdubbelden in vergelijking met controle vogels. Gehandicapte vogels verloren 10% van hun lichaamsgewicht tijdens de observatie periode wat een gevolg kon zijn van een verhoogde inspanning of een adaptieve aanpassing aan de verhoogde draagkracht door de handicap. De partners reageerden door de broedzorg op het nest te verhogen als hun kuiken jonger dan 30 dagen was. Als het kuiken ouder werd dan verhoogden zij de frequentie nestbezoeken vergeleken met controle vogels. Dit compensatie gedrag leidde niet tot een verlaging in lichaamsconditie van de partners van gehandicapte vogels. Kuikens uit gemanipuleerde nesten werden voor het eerst alleen gelaten toen ze gemiddeld vijf dagen jonger waren dan controle kuikens, wat het predatie risico verhoogde. Ondanks de compensatie van de partners van gehandicapte vogels kregen kuikens uit gemanipuleerde nesten minder broedzorg en nestbezoeken. Dit had als gevolg dat deze kuikens minder snel groeiden en een lagere overleving hadden in vergelijking met controle kuikens. De lichaamsconditie van volwassen Jan-van-genten is belangrijk in de regulatie van hun foerageerinspanning. De ouders van kuikens die niet overleefden had gemiddeld een lagere lichaamsconditie aan het begin van het experiment dan ouders van overlevende jongen. Ook waren de kuikens die stierven allemaal jonger dan 31 dagen oud. Dit was vermoedelijk een gevolg van de afweging van de ouders tussen de reeds geleverde reproductieve inspanning en de nog te moeten leveren inspanning. Dit experiment toont aan dat de gereduceerde ouderlijke zorg van één ouder gedeeltelijk kan worden gecompenseerd door de andere ouder, maar dat dit afhangt van de lichaamsconditie. Onvolledige compensatie manifesteerde zich in een mindere groei en lagere overleving van het kuiken. Na het verwijderen van de handicap zetten de ouders het broeden voort en wisten zij hun kuiken succesvol groot te brengen.

FOERAGEER GEDRAG OP ZEE

In hoofdstuk vijf hebben we het gedrag van Kaapse Jan-van-genten op zee met behulp van GPS loggers bestudeerd. Gedurende vier broedseizoenen hebben we op de eilanden Malgas (Zuid-Afrika) en Ichaboe (Namibië) 646 Jan-van-genten uitgerust met GPS loggers. Met deze gegevens hebben we de variatie in foerageergedrag tussen en binnen jaren en de relatie met dieet en kuikengroei geanalyseerd. Verder hebben we ook getest of gedragsparameters kunnen dienen als schatters voor de status van een kolonie en of ze konden worden geassocieerd met populatie veranderingen. Jan-van-genten van Malgas verlengden hun foerageertochten gedurende vier jaar van 423 km tot 487 km en toonden een grote variatie in foerageergedrag binnen jaren. Op Ichaboe waren de Jan-van-genten constant in hun gedrag, zowel tussen als binnen jaren, maar maakten langere foerageertochten dan op Malgas. In het algemeen maakten Jan-van-genten die zochten naar visafval achter vissersboten kortere tochten dan Jan-van-genten die jaagden op levende prooisorten. Het zoeken naar visafval rond Ichaboe kostte echter bijna net zo veel vliegtijd als het jagen op levende prooi rond Malgas. Ondanks de langere foerageertochten van ouders op Ichaboe groeiden de kuikens gedurende drie jaar sneller dan die van Malgas. We vonden geen directe correlatie tussen de foerageerparameters (zoals bijvoorbeeld afgelegde afstand, aantal duiken, tijd gevlogen tijdens foerageertochten, *etc.*) en kuikengroei. In een model dat corrigeerde voor eiland en datum vonden we wel een positieve correlatie tussen vliegtijd en kuikengroei. Deze relatie werd mogelijk veroorzaakt door het dieet; Jan-van-genten die langer vlogen gedurende hun foerageertocht hadden een grotere kans om terug te komen met levende prooisorten, die van betere kwaliteit waren. Voedsel leek minder beschikbaar rond Ichaboe (langere foerageertochten), maar voorspelbaarder (constante duur foerageertochten en snellere kuikengroei). Echter, in 2006/07 verslechterde de voedselsituatie en verminderde de overleving van kuikens, wat suggereerde dat de Jan-van-genten aan hun limiet aan het foerageren waren. We toonden ook aan dat foerageerparameters alléén niet toereikend zijn als indicatoren voor de status van een kolonie.

DE ENERGETISCHE KOSTEN VAN FOERAGEREN

In hoofdstuk zes hebben we de energetische kosten van het foerageergedrag van Kaapse Jan-van-genten bestudeerd. Vliegen is energetisch duur gedrag en in het bijzonder voor zeevogels die indrukwekkende afstanden afleggen tussen hun nest op land en hun foerageergebieden op zee. Om de foerageerkosten te minimaliseren hebben zich aanpassingen in gedrag en morfologie in zeevogels ontwikkeld. De smalle vleugels met grote spanwijdte zijn bijvoorbeeld een aanpassing om optimaal

gebruik te maken van de wind door grote afstanden te zweven zonder energie te gebruiken voor het slaan met de vleugels. Op Malgas en Ichaboe hebben we gedurende twee broedseizoenen Kaapse Jan-van-genten uitgerust met GPS loggers en tegelijkertijd hebben we ze geïnjecteerd met dubbel gemerkt water om hun dagelijkse energiebesteding (DEE) te schatten. De wind rondom Ichaboe was sterker en variabeleler dan rond Malgas en kwam ook uit zuidwestelijke richting, terwijl de wind rond Malgas vanuit een zuid-zuidwestelijke richting waaide. De totale duur van foerageertochten verschilde niet tussen beide eilanden, maar de tijdsbudgetten wel; Jan-van-genten van Ichaboe jaagden meer gedurende hun foerageertochten, terwijl Jan-van-genten van Malgas meer tijd op zee dreven. Jan-van-genten van Malgas doken meer tijdens het foerageren dan vogels van Ichaboe (42 vs. 72). Het aantal duiken nam toe met sterkere winden, waarschijnlijk omdat een sterkere wind het zee-oppervlak in beroering brengt en daardoor het foerageren moeilijker maakt en de prooivangst minder succesvol. De DEE was gemiddeld 4203 kJ d^{-1} (± 693 , $n = 27$), ongeveer 5,5 keer het basaal metabolisme, wat resulteerde in vliegkosten van ongeveer 84,7 Watt. We toonden aan dat de DEE hoger was voor Jan-van-genten van Malgas in vergelijking met die van Ichaboe onder dezelfde omstandigheden, en toenam met toenemende windkracht en met de fractie vliegen gedurende foerageertochten. De hogere DEE op Malgas werd waarschijnlijk veroorzaakt door het hoge aantal duiken in een minder gunstige wind; het opstijgen vanaf het zee-oppervlak na elke duik zal energetisch meer kosten in een zwakke wind. Desalniettemin was de gemiddelde DEE niet verschillend tussen de eilanden wat erop kan duiden dat de Jan-van-genten in beide kolonies aan hun energetische limiet aan het foerageren waren. We stelden voor dat de Kaapse Jan-van-genten van Malgas compenseerden voor hun kostbaar gedrag door meer tijd uit te rusten op het zee-oppervlak, terwijl rond Ichaboe de betere en voorspelbaardere voedselsituatie de energiebesteding betaalbaar hield.

EEN VERGELIJKING TUSSEN DE TWEE KOLONIES

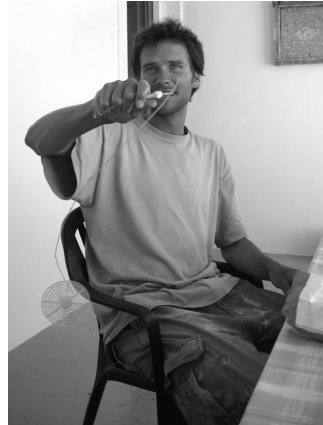
In het laatste hoofdstuk (**hoofdstuk zeven**) heb ik het gedrag van Kaapse Jan-van-genten van Malgas en Ichaboe met elkaar vergeleken in relatie tot verschillen in voedselbeschikbaarheid tussen de eilanden. Ik bespreek hoe deze verschillen het foerageergedrag, dieet, energiebesteding en de groei en overleving van de kuikens beïnvloeden door de hoofdstukken 2 tot en met 6 te integreren. Ansjovis en sardines hadden een grotere beschikbaarheid rondom Malgas, gezien de grotere opbrengsten van de Zuid-Afrikaanse visserij en hun grotere proportie in het dieet van de Jan-van-genten in vergelijking met Ichaboe. Ouders van beide kolonies voerden hun jongen ook met visafval, wat duidt op een lage beschikbaarheid van pelargische vissoorten rondom de kolonies. Jan-van-genten van Malgas waren vooral aan het begin van het

broedseizoenen afhankelijk van visafval als voedselbron. Vogels van Ichaboe hadden een grotere en constantere fractie pelargische vis in hun dieet gedurende het hele broedseizoen. Gemiddeld maakten Jan-van-genten van Ichaboe langere foerageer-tochten, gedurende welke zij meer tijd besteedden aan jagen, maar minder duiken maakten dan Jan-van-genten van Malgas. Jan-van-genten van Malgas zaten langer op het zee-oppervlak. Deze verschillen in gedrag en dieet resulteerden niet in een verschil in energiebesteding. Gedurende drie opeenvolgende broedseizoenen groeiden de jongen op Ichaboe sneller dan op Malgas en hadden zij een hogere overleving. Dit is mogelijk gerelateerd aan een marginaal grotere hoeveelheid voedsel dat de ouders op Ichaboe aan hun kuikens voeren.

Met deze resultaten heb ik vervolgens geprobeerd verklaringen te vinden voor de afname in aantallen broedparen in beide kolonies. Predatie, en niet verhongering lijkt de voornaamste oorzaak van mortaliteit op Malgas; kelpmeeuwen, witte pelikanen (*Pelecanus onocrotalus*) en Zuid-Afrikaanse pelsrobber (*Arctocephalus pusillus pusillus*) predeerden zo veel Jan-van-genten kuikens dat er uiteindelijk slechts 0,17 jongen per ouderpaar uitvlogen. Dit is lager dan het geschatte aantal van 0,32 jongen dat nodig is om de populatie op dezelfde grootte te houden en verklaart mogelijk de recentelijke populatie afname op Malgas. Op Ichaboe hebben we geen indicaties kunnen vinden dat processen gedurende het broedseizoen, zoals predatie of verhongering, de populatie afname verklaren. Waarschijnlijk spelen hier processen buiten het broedseizoen een belangrijke rol bij de populatie afname. Gedrags gegevens omtrent de broedzorg zijn belangrijk om de mechanismen achter populatie veranderingen te begrijpen, maar demografische gegevens zijn nodig om volledig te begrijpen waarom de populaties Kaapse Jan-van-genten in het Benguela ecosysteem afnemen.



Fleur Hermanides tijdens het observeren van bedelgedrag.



Allert Bijveld op vliegenjacht.
Een bezigheid waar we uren mee
zoet waren.



Jildou van der Woude met haar innovatieve
'yolk-sampling-tas'.



Martijn Perk, alias Dr. Livingstone,
verlaat Ichaboe op de !Anichab.



René Navarro and 'Fluffy', two cute downies.

Acknowledgements



Ik help Tony Delpont met het ringen van Ralf the penguin, die genezen is verklaard en uit de rehab mag. (foto: Allert Bijleveld)



In het huis op Malgas.



Schipper Hugo op de 'Lappop' onderweg naar Malgas.



The Reelers