

University of Groningen

Sex-specific foraging

Duijns, Sjoerd

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:

2014

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

Citation for published version (APA):

Duijns, S. (2014). *Sex-specific foraging: The distributional ecology of a polychaete-eating shorebird*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. [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.

Summary
Samenvatting

Most organisms on Earth live in seasonal environments with respect to climate and food, and these organisms need to cope with these changes. Some individuals stay put in one place, whereas others migrate towards more favorable environments for some time of the year. A group of animals that exemplify this latter phenomenon are migratory shorebirds. The bar-tailed godwit *Limosa lapponica* is an example of a migratory species that follows a leap-frog migration system (i.e. populations breeding in northerly areas migrate to wintering areas south of populations from more southerly breeding ranges). This offers an excellent study system to investigate the constraints and choices acting on different migratory strategies within one species under changing environmental conditions.

Two populations of bar-tailed godwits occur along the East-Atlantic Flyway: the European population *L. l. lapponica*, with a stable population size of 120,000 individuals, breeds and winters in Europe, while the Afro-Siberian population *L. l. taymyrensis*, with an decreasing population size of 600,000 individuals, breeds in north-central Siberia and spends the non-breeding season along the west coast of Africa. Bar-tailed godwits show high intra- and intersexual differences in size and breeding plumage and the sexes could almost be considered different species.

As population trends mirror the quality of a site, population trends need to be evaluated. Although total population estimates of bar-tailed godwits suggests that they still occur in high numbers, analyses of long-term trends are needed. Fortunately, waterbirds have been counted in the Dutch Wadden Sea on a regular basis from 1975 onwards. Analyses of these waterbird numbers clumped according to their diet, showed a vast increase of worm-feeding birds over the last two decades, whereas bivalve-feeding waterbirds declined during the same period. The red knot *Calidris canutus*, a small bivalve-eating migratory shorebird, is one of these species that declined due to a loss of food abundance. The bar-tailed godwit, categorised as a polychaete feeding shorebird, is one of these species that has shown a vast increase in the Dutch Wadden Sea. In this thesis I addressed the mirror question: what caused the increase of bar-tailed godwits in the Dutch Wadden Sea? Could the observed increase be driven by an increase of food abundance, or are there other factors involved? To start with such an ambitious question, it is imperative to know where, when and why bar-tailed godwits occur at sites they occur.

Based on morphology measurements from museum specimens, it was suggested that both bar-tailed godwit populations that occur along the East Atlantic Flyway would show a considerable overlap in occurrence in their wintering and breeding areas. To investigate this, the existing data set of ring recoveries and sightings of colour-ringed birds were analysed (**Chapter 2**). Based on the analysis it was shown that nearly all marked individuals behaved according to the previously suggested leap-frog migration pattern, and that only a small fraction (0.8%) interchanged wintering sites. These exceptions are still doubtful as they could represent incorrect sightings.

Following this result, the next approach was to understand their spatial occurrence on a population-wide scale. As sex-specific winter distribution had been reported within the wintering range in north-western Europe, the European population was studied in more detail. During the non-breeding season in the more northerly and colder sites, relatively more females were present, while in milder climates relatively more males had been observed. On this basis it was hypothesised that these differences could be driven by the relative smaller cost for females wintering in the northern and colder sites, while benefiting from a shorter migration distance to their arctic breeding grounds. By visiting and sampling six important non-breeding sites throughout their wintering range, this hypothesis was rejected. In fact, males and females appeared to distribute themselves according to prey availability (i.e. prey burying depth), rather than choosing a wintering site based on costs (**Chapter 3**).

Given that both populations are spatially distinct in their wintering sites, they were studied when they occur simultaneously in the Dutch Wadden Sea (i.e. during spring migration). The previously assigned time-minimizing strategy for the Afro-Siberian (*taymyrensis*) population was confirmed, as well as the energy-minimizing strategy for the European population (*lapponica*). The Afro-Siberian population foraged closer to cover, thereby accepting a higher predation danger, but encountering a higher food abundance. Additionally, they foraged for a larger proportion of the time than birds belonging to the European population (67% vs. 33%), and were also found foraging on inland coastal meadows. These findings are to be expected from their migration strategy, as they need to fuel up for their (longer) migration in a shorter time period than the European population (**Chapter 4**).

To understand the presence and absence of bar-tailed godwits, more detailed knowledge on their diet was required (**Chapter 5**). This diet composition was generated by the identification of undigested prey remains in droppings. The rationale for quantifying the contributions of jawed and non-jawed polychaetes were also provided. By analysing droppings that were collected at five main wintering sites in north-western Europe, it was shown that despite differences per site, their main prey were indeed polychaete worms. Eighteen different prey species were identified in the diet of wintering bar-tailed godwits, with a high preference for ragworms *Hediste diversicolor*.

With these ingredients (e.g. spatial and temporal occurrence and diet composition), and in order to be able to predict the use of potential foraging areas on the basis of food abundance, the next step was to study the functional response (**Chapter 6, 7 and 8**). The functional response is defined as the relationship between the intake rate of a forager and the density of food and was initially studied in the field. These results revealed interference competition to be present, but only for females. As these larger females mainly forage on mobile and deep burying large prey, their foraging behaviour (probing into the sediment) could induce prey depression (prey becoming temporarily unavailable). Labo-

ratory and field experiments using lugworms *Arenicola marina* showed that they indeed retract themselves, which hinders the females in successfully capturing this prey. Therefore the reduction in intake rate as a function of predator density was mostly due to prey depression.

As field studies limit the parameterization of functional response equations, we designed an experimental set-up, where the functional response could be studied in more detail. These limitations of field studies are that individuals avoid low and high food density areas. The low food density areas are usually avoided, while the high food density areas are scarce. Besides, high food density areas attract many foragers, which will induce interference effects. The experimental set-up confirmed that this species follows a type II functional response, as they obeyed both assumptions of the Holling's disc equation (i.e. handling and searching efficiency was independent of prey density). Bar-tailed godwits apparently are confronted with a digestive constraint, and therefore have an equal intake rate over a range of food densities. In the face of a digestive bottleneck, they either have to take a break or continue foraging on high-quality food. This conclusion could not be drawn from the field observations, since these and other processes, such as interference, social behaviour, predation and selectivity, influence the intake rate.

Considering the importance of prey burying depth on intake rate, we were fortunate to be able to use a historical data set on lugworm burying depths (collected by Leo Zwarts and co-workers), allowing us to predict monthly intake rates for female bar-tailed godwits. The predicted intake rates matched with the birds' observed diet composition in these months (**Chapter 8**). Furthermore, by using sightings of individually marked bar-tailed godwits with known bill lengths, we demonstrate that phenotype-related seasonal redistributions occurred. In midwinter, when lugworms are burying deeper than in summer, only the longest billed individuals remained in the Dutch Wadden Sea. Thus, bar-tailed godwits present in Western Europe constantly redistribute themselves throughout their wintering range according to prey availability, rather than prey abundance. When phenotype-limited distributions are associated with assortative migration and mating patterns, they could act as precursors of phenotypic evolution.

At the end, the main findings of this project are discussed with reference to the initial question. The increase of bar-tailed godwits in the Dutch Wadden Sea appears to be entirely driven by an increase in numbers in the western part. If sites vary in quality and the population size in good-quality sites show small fluctuations, while simultaneously large changes in poorer sites are observed is known as the buffer effect. The increase of bar-tailed godwits in the western part of the Dutch Wadden Sea is consistent with the idea of a buffer effect. This suggests that the eastern part of the Dutch Wadden Sea represents the good-quality area and the western part a poor-quality area. Based on the mean food abundance, the eastern part has indeed on average a higher food abundance, supporting the idea that this is a higher quality site. However, the quality of a site is more

than food abundance alone. The higher predator density in the eastern part of the Dutch Wadden Sea for example, suggests the western part of the Dutch Wadden Sea to be a higher-quality site, as the density of predators is much lower. Given that the latest population estimates for bar-tailed godwits are stable or even declining, suggests the habitat in Western Europe has deteriorated elsewhere and bar-tailed godwits shifted their wintering distribution. Though, without an integrated study on habitat quality a population wide scale, this remains rather speculative.

By integrating the knowledge of this thesis with the continuous (and previous) effort in sampling the resource landscape (SIBES) *and* monitoring of bird populations on a broader scale (i.e. the entire wintering range) and other habitat quality indicators, the potential drivers for the population increase of polychaete-eating waterbirds in the Dutch Wadden Sea will likely be identified. Given that bar-tailed godwits are relatively easy to catch, easy to observe in the field, large enough to carry long-lasting tracking devices, and even amenable to indoor experiments, makes them a well suited study system for a continuation of this research. The observed “phenotype-limited distributions” as described in chapter 8, seems the logical next step to explore the movements and consequences (i.e. survival) of within species variation.

De meeste organismen op aarde leven in seizoensgebonden omgevingen met betrekking tot klimaat en voedsel, waarbij deze organismen moeten omgaan met deze veranderingen. Sommige individuen blijven in één gebied of habitat, terwijl andere juist migreren naar gunstigere plekken. Migrerende steltlopers zijn hier een goed voorbeeld van. De rosse grutto *Limosa lapponica* is zo'n migrerende soort die een 'leap-frog' migratie systeem volgt. Een 'leap-frog' migratie systeem betekent dat de noordelijkst broedende populatie zuidelijker overwintert dan de populatie die minder noordelijk broedt. Dit migratiesysteem leent zich uitermate goed om onderzoek te doen aan de beperkingen en keuzes die deze soort heeft én hoe ze omgaan met veranderende omgevingsomstandigheden.

In de Nederlandse Waddenzee komen twee rosse grutto populaties voor: *lapponica* en *taymyrensis*. De Europese populatie *L. l. lapponica* met een stabiele populatie van 120,000 vogels, overwintert in het waddengebied en broedt in noord Scandinavië. Deze populatie houdt er in het voorjaar een energie minimalisatie strategie op na, wat inhoudt dat ze een periode van 2 tot 3 maanden gebruiken om op te vetten voor hun migratie naar de Scandinavische broedgebieden en niet de hele dag foerageren. De Afro-Siberische populatie *L. l. taymyrensis* daarentegen volgt een tijd minimalisatie strategie, wat inhoudt dat ze een strak schema hebben. Deze populatie overwintert langs de westkust van Afrika en maakt een tussenstop in de Waddenzee, waar ze in 1 maand tijd moeten opvetten om naar hun broedgebieden in Siberië te vliegen. Deze populatie laat een negatieve populatietrend zien, met een geschatte populatie van 600,000 vogels. De seksen van rosse grutto's zijn daarnaast ook erg verschillend, waardoor ze net zo goed als verschillende soorten gezien zouden kunnen worden.

Deze populatieschattingen suggereren dat er veel rosse grutto's in het Waddengebied zijn, maar exacte aantallen zijn onbekend. Hierdoor rijst de vraag of er ook positieve of negatieve trends in populatie aantallen te ontdekken zijn. Gelukkig worden er vanaf 1975 in de Nederlandse Waddenzee watervogels geteld op een regelmatige basis. Uit een analyse van deze watervogels bleek dat er gedurende de laatste twee decennia een behoorlijke toename in worm-etende watervogels heeft plaatsgevonden, terwijl tegelijkertijd schelpdier-etende watervogels aanzienlijk zijn afgenomen. Een voorbeeld van een schelpdier-etende steltloper waarbij een afname is waargenomen is de kanoetstrandloper *Calidris canutus*. Bij deze soort kon de populatie afname worden toegeschreven aan de afname van het beschikbare voedsel. Of een toename van rosse grutto's in de Nederlandse Waddenzee ook mogelijk toegeschreven kon worden aan het voedselaanbod, staat centraal in dit proefschrift. Of zouden er mogelijk andere factoren een rol spelen? Om zo'n vraag te kunnen beantwoorden is het noodzakelijk om te weten waar en wanneer rosse grutto's voorkomen en waarom.

Op basis van biometrie uit museum collecties werd verondersteld dat beide rosse grutto populaties een aanzienlijke mate van overlap zouden vertonen in hun overwinteringsgebieden en broedgebieden (**hoofdstuk 2**). Dit is onderzocht aan de hand van terug-

meldingen. De mate van overlap in overwinteringsgebieden tussen beide populaties (0.8%) was echter veel kleiner dan aanvankelijk op grond van de biometrie van de vogels werd verwacht. We kunnen niet met 100% zekerheid zeggen dat deze vogels inderdaad in beide overwinteringsgebieden geweest zijn, want mogelijk zitten er fouten in het aflezen van kleurringen, onder andere doordat deze aan verkleuringen onderhevig zijn.

Vervolgens wilden we begrijpen hoe de mannelijke en vrouwelijke rosse grutto's hun overwinteringsgebied kiezen (**hoofdstuk 3**). Er waren reeds aanwijzingen dat de seksen zich waarschijnlijk niet gelijk verdeelden in hun overwinteringsgebieden. Relatief meer vrouwen verblijven in de noordelijke overwinteringsgebieden, terwijl in de gematigde gebieden relatief meer mannen worden waargenomen. Er werd verondersteld dat deze verschillen veroorzaakt zouden kunnen worden door de relatieve lagere stookkosten van de grotere vrouwen in deze noordelijke en koudere gebieden, welke ook dicht bij de Arctische broedgebieden liggen. Hiervoor zijn zes belangrijke overwinteringsgebieden in Noordwest-Europa bezocht en het voedsel bemonsterd. Het relatieve voordeel voor de vrouwen bleek echter mee te vallen. Wel konden we aantonen dat de seksen zich verdelen volgens voedselbeschikbaarheid (op basis van prooidiepte).

Gegeven het feit dat beide populaties verschillende overwinteringsgebieden gebruiken, hebben we er voor gekozen om te onderzoeken welke keuzes en gebieden er gebruikt worden wanneer beide populaties tegelijkertijd in de Nederlandse Waddenzee voorkomen, namelijk gedurende de voorjaars trek in mei. De eerder toegewezen migratie strategieën voor beide populaties kon worden bevestigd. De tijd minimaliserende Afro-Siberische populatie zoekt naar voedsel dicht bij de dijk, waar de voedselbeschikbaarheid hoger was, maar ze moeten hiervoor wel een hoger predatierisico accepteren. Ook foerageren Afro-Siberische rosse grutto's langer dan de energie minimaliserende Europese populatie (67% versus 33%) en foerageren ze ook in de nabijgelegen weilanden. Gezien de noodzaak om in een relatief korte tijd het noodzakelijke vertrekgewicht te bereiken, ligt dit in lijn met hun trekstrategie (**hoofdstuk 4**).

Om iets over de aanwezigheid en afwezigheid van een soort te begrijpen, is kennis over het dieet essentieel (**hoofdstuk 5**). Door het analyseren van rosse grutto poepjes, die werden verzameld op vijf belangrijke overwinteringsgebieden in Noordwest-Europa, kon worden bevestigd dat het belangrijkste voedsel inderdaad uit wormen bestond. Prooi-resten als kaakjes en borstels konden geïdentificeerd en geteld worden, zodat ook het relatieve aandeel van de prooi beschreven kon worden. De zeeduizendpoot *Hediste diversicolor* bleek een belangrijke prooi voor rosse grutto's te zijn.

Met deze ingrediënten (zoals ruimtelijke en temporele verspreiding en de dieetsamenstelling) was de volgende stap om de functionele respons te bestuderen (**hoofdstuk 6, 7 en 8**), om zodoende potentiële foerageergebieden te kunnen voorspellen. De functionele respons is de relatie tussen hoe snel een vogel eet (opnamesnelheid) en de dichtheid van de prooi. De functionele respons hebben we eerst bestudeerd in het veld. Uit deze

gegevens bleek dat er interferentie in het spel was, maar opmerkelijk genoeg werd dit alleen bij de vrouwen gevonden. Tijdens het foerageren hadden de vrouwen dus last van elkaar. De afname in opnamesnelheid als een functie van vogeldichtheid bleek voornamelijk veroorzaakt te worden door het tijdelijk niet beschikbaar zijn van de prooi (prooi depressie). Aangezien de grotere vrouwtjes voornamelijk foerageren op diep ingegraven wadpieren *Arenicola marina*, zorgt hun foeragegedrag (het prikken in de wadbodem) ervoor dat deze wadpieren zich terug trekken. We konden dit aantonen door zowel in het veld als in het lab experimenten met deze prooi uit te voeren. Uit beide experimenten bleek dat wadpieren zich letterlijk terugtrekken, wanneer er in de buurt van hun geprikt wordt. Dit zorgt ervoor dat het voor vrouwtjes rosse grutto's moeilijker wordt om de wadpieren te vinden.

Aangezien het nagenoeg onmogelijk is om in het veld nauwkeurige data te verzamelen welke essentieel zijn om de functionele respons te kunnen voorspellen, is er voor gekozen dit ook experimenteel te onderzoeken. De beperkingen van veldstudies zijn onder meer dat de meeste individuen de lage voedseldichtheden vermijden, terwijl de hoge voedseldichtheden bijna niet voorkomen. Als deze hoge voedseldichtheden al voorkomen, dan zal dit meer individuen aantrekken, wat weer tot interferentie en verhoogde kieskeurigheid kan leiden. De experimentele opzet bevestigde dat rosse grutto's inderdaad een type II functionele respons volgen. Deze conclusie hadden we niet kunnen trekken op basis van de veldgegevens. De vogels in het veld hebben namelijk last van een verteringsbeperking. Als de vogels hun buikje hebben volgegeten en wanneer ze op rijke plekken foerageren, moeten ze even pauzeren of op ander (hoogwaardig voedsel) overgaan om zodoende voldoende energie binnen te krijgen. Naast ander processen zoals predatie, sociaal gedrag en kieskeurigheid zorgt deze verteringsbeperking ervoor dat deze vogels op een scala aan voedseldichtheden een nagenoeg vergelijkbare opname hebben. Veldstudies laten overigens wel een goed beeld zien wat vogels op een bepaalde plek doen, maar ze schieten te kort om algemene voorspellingen te doen.

Gezien het belang van de diepte van een prooi tijdens het foerageren van rosse grutto's, hadden wij het geluk om een dataset te gebruiken (verzameld door Leo Zwarts en collega's), waarbij gedurende 2 jaar de diepte van wadpieren was gemeten. Met behulp van de gegevens uit het experiment konden we de maandelijkse voedselopnames voor de vrouwelijke rosse grutto's voorspellen. Deze voorspellingen bleken goed overeen te komen met wat er in het dieet gevonden werd in diezelfde maanden. Door gebruik te maken van waarnemingen aan individueel gemerkte rosse grutto's met bekende snavellengtes in de Nederlandse Waddenzee, konden we laten zien dat de vogels zich 'aanpassen' aan de voedselbeschikbaarheid in een gebied. In de koude wintermaanden, wanneer wadpieren zich diep ingraven, blijven alleen de vogels met de langste snavel over. Vogels met een kortere snavel kunnen nagenoeg niet meer bij een groot deel van de aanwezige wadpieren en moeten hun dieet aanpassen, of ze moeten zich verplaatsen naar plekken waar het voedsel voor hen nog wel beschikbaar is.

Dit proefschrift eindigt met de belangrijkste bevindingen van het onderzoek, welke besproken worden in een bredere context. De toename van rosse grutto's in de Nederlandse Waddenzee lijkt volledig toegeschreven te kunnen worden aan een populatie-toename in het westelijke deel. Als plaatsen variëren in kwaliteit en de populatiegrootte in gebieden van goede kwaliteit kleine fluctuaties laten zien, terwijl tegelijkertijd grote veranderingen worden waargenomen in gebieden van lagere kwaliteit, dan wordt dit een 'buffer' effect genoemd. De toename van de rosse grutto's in het westelijke deel van de Nederlandse Waddenzee lijkt inderdaad een gevolg te zijn van dit buffer effect. Dit suggereert dat het oostelijke deel van de Nederlandse Waddenzee van goede kwaliteit is, terwijl het habitat in het westelijke deel van mindere kwaliteit is. Gegeven het feit dat Europese populatie nagenoeg stabiel is en de Afro-Siberische populatie zelfs afneemt, veronderstelt dit dat het habitat buiten de Nederlandse Waddenzee is afgenomen in kwaliteit, maar daar is nog te weinig over bekend. Op basis van het voedselaanbod, lijkt het oostelijke deel van de Nederlandse Waddenzee inderdaad een goed habitat, maar er zijn meer factoren die de kwaliteit van een gebied beïnvloedt. De dichtheden van roofvogels bijvoorbeeld is hoger in het oostelijke deel, wat weer suggereert dat het westelijke deel van betere kwaliteit is.

Door de integratie van de kennis vergaard in dit proefschrift, samen met de voortdurende (en de historische) inspanning in de bemonstering van de bentische soorten (SIBES) en de monitoring van vogelpopulaties op een grotere schaal (e.g. het gehele overwinteringsgebied) en andere kwaliteitsindicatoren te meten, zouden we de oorzaak van de populatieontwikkeling van rosse grutto's in het Waddengebied, maar ook daarbuiten beter kunnen begrijpen. Gezien het feit dat rosse grutto's relatief makkelijk te vangen zijn, zich goed laten observeren, groot genoeg zijn om de moderne zenders aan te hangen, en dat ze zelfs inzetbaar zijn voor het doen van (veld en lab) experimenten, maakt ze uitermate geschikt om dit onderzoek voort te zetten. De waargenomen verschillen in aanwezigheid van verschillende snavelengtes door het jaar heen zoals beschreven in hoofdstuk 8, lijkt de volgende logische stap om de verspreiding en consequenties (overleving) van individuen met verschillende snavelengtes in meer detail te volgen.

