

University of Groningen

Untying the knot

Bijleveld, Allert Imre

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:
2015

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

Citation for published version (APA):

Bijleveld, A. I. (2015). *Untying the knot: Mechanistically understanding the interactions between social foragers and their prey*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. University of Groningen.

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.

Samenvatting



Het belangrijkste doel van het in dit proefschrift gepresenteerde onderzoek is om beter te begrijpen wat de ruimtelijke verspreiding van groepsdieren bepaalt. Ik bouwde voort op drie decennia onderzoek aan kanoeten (*Calidris canutus islandica*). Kanoeten zijn steltlopers die zich voeden met schelpdieren die in de droogvallende platen van de Waddenzee leven. Hoewel dit onderzoek zich toespitste op kanoeten, is het inzicht dat we hebben verkregen zeker niet beperkt tot deze soort. Kanoeten dienen als model om algemene biologische principes te begrijpen, mogelijk dezelfde principes als die bij mensen een rol spelen.

Voorbeelden van vragen aan het begin van mijn promotietraject waren: Gebruiken kanoeten elkaar om verborgen voedsel te vinden? Kunnen we op basis van de ruimtelijke verspreiding van prooien de ruimtelijke verspreiding van kanoeten voorspellen? Verschillen individuen van elkaar in de manier waarop ze voedsel zoeken? Hebben kanoeten 'persoonlijkheden' met betrekking tot hun gebiedsgebruik en foerageerbeslissingen, en zo ja, kunnen we begrijpen hoe en waarom ze structureel verschillen in gedrag?

We bestudeerden kanoeten buiten op de wadplaten van de Nederlandse Waddenzee, maar ook binnen. Dat wil zeggen: in gevangenschap in de unieke experimentele Wadvogelunit bij het NIOZ Koninklijk Nederland Instituut voor Onderzoek der Zee op Texel. Dit soort experimenten in kunstmatige en gecontroleerde omstandigheden maken het mogelijk om de onderliggende mechanismen van gedrag te ontdekken. Het is echter hun gedrag in het wild waar we uiteindelijk in geïnteresseerd zijn. Daarom is het van belang om beide soorten onderzoek toe te passen om tot ecologisch relevant begrip te komen.

Mijn proefschrift is verdeeld in vier secties die ik achtereenvolgens zal samenvatten. Om de interacties tussen prooi en predator zoals de kanoet te bestuderen, is het belangrijk om hun dichtheden en ruimtelijke verspreiding te bemonsteren. In het eerste deel van mijn proefschrift bespreken we daarom de ontwikkeling van zulke bemonsteringmethoden. In het tweede deel van mijn proefschrift onderzoeken we de socialiteit van kanoeten. Hierin proberen we de invloeden die soortgenoten hebben op het foerageersucces van individuele kanoeten te ontrafelen. Vervolgens schakelen we in het derde deel over op individualiteit. We laten zien hoe individuele verschillen tussen kanoeten van cruciaal belang zijn voor het begrijpen van hun foerageerbeslissingen. Ook laten we zien dat de ruimtelijke verdeling van kanoeten deels bepaald wordt door individuele verschillen binnen een prooiotype. Het vierde en laatste deel van mijn proefschrift bevat de algemene discussie waarin ik het gedrag van kanoeten ontrafel. Hiermee plaats ik onze bevindingen in een bredere context en suggereer ik mogelijkheden voor vervolgonderzoek.

BEMONSTERINGSMETHODIEK

Het bemonsteren van soorten om hun verspreiding, in zowel ruimte als tijd, te kunnen bepalen is centraal voor ecologen, maar ook voor biologen die zich inzetten voor natuurbehoud en natuurbeleid. Omdat de middelen voor bemonsteringprogramma's beperkt zijn moeten deze om een zo hoog mogelijke effectiviteit te behalen geoptimaliseerd worden.

In **Hoofdstuk 2** ontwikkelen we een bemonsteringsprogramma waarbij de onderliggende doelstellingen andersoortige eisen stelden aan de methode. De verschillende doelstellingen waren: (1) het schatten van abundantie, (2) het voorspellen van abundantie op niet gemonsterde locaties, of (3) het nauwkeurig schatten van de ruimtelijke parameters van autocorrelatie. Aan de hand van Monte-Carlo-simulaties vergeleken we vijf populaire bemonsteringmethodes: een aselechte steekproef, een raster, twee soorten lijnbemonsteringen, en onze nieuwe bemonsteringsmethode waarbij een raster aangevuld wordt met aselekt gekozen bemonsteringslocaties. We vergeleken deze methodes op vier niveaus van natuurlijk voorkomende ruimtelijke autocorrelatie (een maat voor samenklontering van dieren). De rasterbemonstering met een percentage aselekt gekozen bemonsteringslocaties leverde het beste resultaat op voor de drie gecombineerde doelstellingen en kan dus breed ingezet worden.

Kanoeten voeden zich voornamelijk met schelpdieren, zoals nonnetjes (*Macoma balthica*) en kokkels (*Cerastoderma edule*), die in de bodem van getijdengebieden leven. Nu we een methode hebben ontwikkeld om dichtheden van deze schelpdieren nauwkeurig te kunnen bepalen, hebben we ook een methode nodig om de ruimtelijke verspreiding van kanoeten te bemonsteren. De miniaturisatie van zendertechnologie is heel snel gegaan en op dit moment komen de middelen beschikbaar waarmee ecologen grote aantallen individuen kunnen volgen. Maar vanwege hun nog steeds grote gewicht kunnen deze hulpmiddelen nog niet worden toegepast op verreweg de meeste soorten. Hierdoor beperkt onze kennis zich tot de grotere soorten.

In **Hoofdstuk 3** presenteren we een nieuwe techniek die met behulp van kleine zenders automatisch positiegegevens verzamelt. Door de korte tijdsduur van een seconde tussen opeenvolgende posities kunnen er grote hoeveelheden gegevens verzameld worden. Posities die met een hoge nauwkeurigheid worden berekend. Biologen kunnen deze techniek inzetten voor onderzoek aan soorten die eerder te klein waren voor automatische volgsystemen. Bovendien zijn de zenders binnen dit volgsysteem stukken goedkoper waardoor grote aantallen individuen kunnen worden gevolgd.

SOCIALITEIT

Als prooien samenklonteren in zogenaamde voedselpatches, zoals ze vaak doen, grijpen gedragsecologen over het algemeen naar 'ideaal-vrije-verdelings'-modellen om de ruimtelijke verspreiding van foeragerende predatoren te voorspellen. In eerste instantie kiezen predatoren een voedselpatch met de hoogste prooidichtheid. Door daar samen te klonteren zitten ze elkaar fysiek in de weg (interferentiecompetitie) en concurreren ze om het aanwezige voedsel (voedselcompetitie). Beide vormen van competitie verminderen de voedselinnamesnelheid. Bij een bepaalde groeps grootte zal de voedselinnamesnelheid gedaald zijn tot onder het niveau dat ze zouden kunnen behalen op een andere voedselpatch met een lagere voedseldichtheid, maar ook met minder competitie.

Kennis over hoe de voedselinnamesnelheid afneemt als gevolg van interferentiecompetitie is van groot belang voor het voorspellen van de ruimtelijke verspreiding van

predatoren. Vooral omdat subtiele verschillen in de vorm van deze interferentiefunctie tot kwalitatief verschillende voorspellingen kan leiden. In experimenten zijn voedselcompetitie en interferentiecompetitie helaas moeilijk van elkaar te scheiden. In een poging om voedselcompetitie uit te sluiten en interferentiecompetitie in afzondering te bestuderen, ontwierpen we een experimentele opstelling met bewegende patches. Door het bewegen van de patches kwamen er steeds nieuwe prooien beschikbaar waardoor de voedseldichtheid constant bleef.

In **Hoofdstuk 4** laten we zien dat de voedselinnamesnelheid van kanoeten afneemt met toenemende groepsgrootte (competitie), maar merkwaardigerwijze dat de gangbare mechanismen van interferentiecompetitie ook afnamen of vrijwel afwezig waren. Het belangrijkste mechanisme van afname in voedselinnamesnelheid is het vermijden van ontmoetingen met groepsgenoten, de zogenoemde 'cryptische interferentie'. Cryptische interferentie is niet alleen een verlies aan tijd die besteed had kunnen worden aan het zoeken naar voedsel. Ook moeten kanoeten hun aandacht verdelen tussen het zoeken naar prooien en het vermijden van interacties met soortgenoten waardoor hun zoekefficiëntie afneemt. Om in het vervolg de ruimtelijke verspreiding van foeragerende predatoren goed te kunnen voorspellen, moeten we in de modellen rekening houden met cryptische interferentie.

Naast de bovengenoemde nadelen heeft het foerageren in groepen ook voordelen. De voordelen zijn onder meer: 1) veiligheid in aantallen, 2) meer tijd die besteed kan worden aan het zoeken naar voedsel in plaats van waakzaamheid, en 3) toegang tot sociale informatie. In 1973 hebben Peter Ward en Amotz Zahavi de zienswijze geïntroduceerd dat gemeenschappelijk slaapplaatsen op de eerste plaats zijn geëvolueerd als centra waar dieren *actief* informatie delen over bijvoorbeeld de locatie van voedselpatches. Deze zienswijze heeft tot heftige discussies geleid.

In **Hoofdstuk 5** hebben we deze controversiële '*information centre hypothesis*' herzien en vatten we studies samen waar de resultaten overeenkomen met de voorspellingen van deze hypothese. Of informatieoverdracht werkelijk de belangrijkste reden is geweest voor de evolutie van gemeenschappelijk slaapplaatsen is moeilijk vast te stellen. Aangezien gemeenschappelijke slaapplaatsen zo algemeen zijn, denken wij dat het interessanter is om te onderzoeken welke informatie individuen tot hun beschikking hebben op gemeenschappelijke slaapplaatsen. Wij opperen de hypothese dat onbedoelde informatieoverdracht, in plaats van actieve uitwisseling van informatie, domineert.

Om te illustreren hoe toetsbare voorspellingen kunnen worden gegenereerd stellen we een conceptueel model voor dat gebaseerd is op het gedrag van kanoeten op gemeenschappelijk hoogwatervluchtplaatsen (slaapplaatsen). In het bijzonder illustreren we hoe aankomsttijden op een slaapplaats onbedoeld informatie verschaffen over voedselinnamesnelheid, prooidichtheid, prooikwaliteit, maar ook over de fysiologie van soortgenoten (bijvoorbeeld de grootte van hun spiermaag). Onsuccesvolle dieren kunnen dergelijke informatie gebruiken om hun foerageersucces te verhogen. Bijvoorbeeld door op basis van deze informatie te kiezen wie ze de daaropvolgende foerageergelegenheid zullen volgen.

Informatie die via anderen verkregen is kan individuen helpen om nauwkeuriger en sneller de voedseldichtheid van een plek in te schatten. Hierdoor verspillen dieren minder tijd aan zoeken in onrendabele voedselpatches waardoor ze in staat zijn hun voedselinname te verhogen. Sociale informatie kan ook helpen om voedsel te vinden. Dit noemt men '*local enhancement*'. Het is wijd verspreid onder uiteenlopende diersoorten. *Local enhancement* is vooral gunstig wanneer prooien samenklonteren en de voedselpatches groot genoeg zijn om niet te kunnen worden gemonopoliseerd door individuen.

In **Hoofdstuk 6** laten we zien dat kanoeten door informatie van hun soortgenoten te gebruiken inderdaad hun voedsel sneller kunnen vinden. Het bleek dat de tijd die nodig was voor het lokaliseren van voedsel proportioneel afnam met groepsgrootte. Bovendien verschilden individuele kanoeten in hun zoekstrategie. Sommige kanoeten bleken structureel de zoekinspanningen van anderen uit te buiten.

INDIVIDUALITEIT

Het is aangetoond dat individuen van vele soorten *structureel* verschillen in gedrag waarbij het begrip 'dierenpersoonlijkheid' gehanteerd wordt. Dierenpersoonlijkheden impliceren dat de flexibiliteit in gedrag beperkt is. Dat wil zeggen dat wanneer de leefomgeving verandert, individuen zich niet altijd optimaal kunnen aanpassen. Als gevolg hiervan is het ontstaan en blijven bestaan van persoonlijkheden een evolutionair raadsel. De meeste adaptieve verklaringen voor verschillen in persoonlijkheid hebben betrekking op consistente verschillen in 'toestand'. Een individu zijn 'toestand' wordt gedefinieerd als een eigenschap die de kosten en baten van zijn gedrag beïnvloedt. Een recente hypothese is dat variatie in orgaangrootte verschillen in persoonlijkheid veroorzaakt en handhaaft. De gedachte is dat individuen met grote organen doortastend en exploratief gedrag moeten vertonen om het mogelijk te maken de grote hoeveelheden voedsel te verwerven die nodig zijn om deze energetisch dure organen te onderhouden.

In **Hoofdstuk 7** rapporteren we over de toetsing van deze hypothese. We tonen aan dat het exploratiegedrag van kanoeten in gevangenschap juist omgekeerd, dus negatief, gecorreleerd was aan hun orgaangroottes (hun spiermaag). In een vervollexperiment, waarbij we kanoeten hun spiermaag door middel van een aangepast dieet konden verkleinen en vergroten, vonden we dat exploratiegedrag niet werd beïnvloed door de grootte van de spiermaag. Slechts enkele studies laten zien hoe persoonlijkheidskenmerken gemeten in het laboratorium overeenkomen met hun gedrag in het wild. Om dit te onderzoeken hebben we de kanoeten losgelaten met unieke combinaties van kleurringen om zo hun plaatstrouwheid te kunnen bepalen. Of deze vogels lokaal werden teruggezien gedurende de 19 maanden na hun vrijlating was negatief gecorreleerd met hun exploratiegedrag in de eerdere experimenten. Bovendien konden we aan de hand van een lange termijn veldinspanning laten zien dat de lokale terugziekans van vrij levende kanoeten (wat als het ware een 'omgekeerde' maat voor exploratiegedrag is) positief gecorreleerd was aan de grootte van hun spiermaag. Bovendien was er geen verschil in overleving tussen individuen die verschilden in de grootte van hun spiermaag. Onze resultaten laten

zien dat we de hypothese om verschillen in persoonlijkheid te verklaren aan de hand van verschillen in orgaangroottes moeten herzien. Wij concluderen dat persoonlijkheid orgaangrootte stuurt, in plaats van andersom, en suggereren dat dit soort fysiologische verschillen aanpassingen zijn om de kosten van (exploratie)gedrag te compenseren.

Van individuele verschillen tussen kanoeten stappen we vervolgens over op individuele verschillen binnen een prooi-type. Selectieve predatie kan leiden tot natuurlijke selectie binnen prooien. Bovendien kan predatie de competitie tussen overlevende individuen verlichten. Natuurlijke selectie en competitie kunnen belangrijke gevolgen hebben voor de populatiedynamica van prooien, maar zijn zelden gelijktijdig bestudeerd.

In **Hoofdstuk 8** hebben we aantallen, samenklontering, morfologie, en lichaamssamenstelling (schelpmassa en vleesmassa) van kokkels gemeten in drie gelijke percelen van 1 ha. Op twee van deze percelen hebben in de loop van onze korte studieperiode kanoeten gefoerageerd en het derde perceel zonder kanoetenpredatie diende als referentie. Door kanoetenpredatie waren de kokkeldichtheden aanzienlijk verminderd en hun ruimtelijke verspreiding gehomogeniseerd. Kanoeten selecteerden individuele kokkels waarmee ze hun energie-innamesnelheden konden maximaliseren. Dat wil zeggen: kleine kokkels met veel vleesmassa en weinig schelpmassa. Door deze selectieve predatie legden kanoeten een grote selectiedruk op aan kokkels om snel te groeien met dikke schelpen en weinig vleesmassa. De gemeten selectiedruk behoorde tot de hoogste waarden ooit gerapporteerd in de literatuur. De schelpmassa en vleesmassa van kokkels nam bovendien af met kokkeldichtheid (negatieve dichtheidsafhankelijkheid), waarschijnlijk door onderlinge competitie om de beschikbare middelen. Hierdoor kan predatie de competitie onder overlevende kokkels verlichten.

De effecten van dichtheidsafhankelijkheid worden over het algemeen bestudeerd binnen trofische niveaus. Dichtheidsafhankelijkheid kan echter ook een rol spelen tussen trofische niveaus. Tot nu toe dacht men dat de voedselinnamesnelheid van predatoren altijd toeneemt met een toename in prooidichtheid. In dit geval verwacht men dat een hoge prooidichtheid veel predatoren zal aantrekken.

In **Hoofdstuk 9** analyseren we dichtheidsafhankelijkheid van kokkels in relatie tot de energie-innamesnelheid van kanoeten. De dichtheid en vleesmassa van kokkels over 50 km² van het droogvallende wad wordt gerelateerd aan de verspreiding van kanoeten. Op de bemonstering van kokkels en kanoeten passen we de nieuwe methode toe, zoals gepresenteerd in respectievelijk Hoofdstuk 2 en Hoofdstuk 3. We tonen aan dat, als gevolg van negatieve dichtheidsafhankelijkheid in de vleesmassa van kokkels, kanoeten een afweging moeten maken tussen de kwantiteit en kwaliteit van prooien. Dat wil zeggen dat kokkels bij een hoge dichtheid makkelijker te vinden zijn, maar dat hun vleesmassa lager is. En omgekeerd hebben kokkels bij een lage dichtheid een hogere vleesmassa, maar zijn ze moeilijker te vinden. In tegenstelling tot de huidige gedachte maximaliseren kanoeten hun energie-innamesnelheid dus niet per se op de hoogste prooidichtheid. Met behulp van zogenaamde '*resource-selection*'-modellen konden we aantonen dat de gezenderde kanoeten inderdaad gebieden met de hoogste kokkeldichtheid meden. Ze hadden een voorkeur voor plekken waar ze, gegeven de grootte van hun spiermaag, hun energie-inna-

mesnelheid konden maximaliseren. Dat wil zeggen dat ze kozen voor gebieden met intermediaire kokkeldichtheid.

Omdat negatieve dichtheidsafhankelijkheid een veelvoorkomend verschijnsel is onder (prooi)dieren, suggereren wij dat in tegenstelling tot de literatuur veel meer predatoren hun energie-innamesnelheid zullen maximaliseren op intermediaire prooidichtheden. Prooidichtheid alleen kan dus een slechte voorspeller zijn van de energie-innamesnelheden, draagkracht en de ruimtelijke verspreiding van predatoren.

HET ONTRAFELN VAN DE KANOET

Het in dit proefschrift gepresenteerde onderzoek geeft ons een beter begrip van de ruimtelijke verspreiding van kanoeten. Daaraan liggen mechanismen ten grondslag die ook bij andere groepsdieren een rol kunnen spelen.

In **Hoofdstuk 10** bespreek ik een aantal van onze bevindingen in een bredere context. Zoals het belang van het meten van ruimtelijke autocorrelatie voor een beter begrip van de ruimtelijke verspreiding van dieren, de mogelijkheid van culturele evolutie op gemeenschappelijke slaappleaatsen, hoe 'cryptische interferentie' betrekking heeft op het modelleren van ruimtelijke verspreidingen, hoe consistente verschillen tussen individuen (dierenpersoonlijkheden) verschillen in ruimtelijke verspreiding bepalen, en de ecologische en evolutionaire achtergrond van dierenpersoonlijkheden. Tot slot stel ik een ecologisch-evolutionair kader voor om de ontwikkeling van verschillen in persoonlijkheid tussen kanoeten beter te kunnen begrijpen. Met dit kader hoop ik interessante richtlijnen te bieden voor toekomstige studies aan persoonlijkheden bij kanoeten, maar hopelijk ook voor onderzoek van dierenpersoonlijkheid in zijn algemeenheid.

