

De rol van gewervelde aaseters in het voedselweb

Bachelorscriptie
Teun Mevius | 5999324
Universiteit Utrecht

Begeleiders: Melanie Pekel; ARK Natuurontwikkeling & Elke Wenting; Wageningen
University

Tweede corrector: Mariet Hefting; Universiteit Utrecht
28-06-2019

Samenvatting

De rol van aaseters in het voedselweb is lange tijd onderschat. In deze scriptie onderzoek ik daarom wat de invloed van gewervelde aaseters op het voedselweb is. Ik bespreek de theorie hierover, beschrijf een modelleerstudie met aaseters en werk zelf een voedselweb met gewervelde aaseters uit.

Kort samengevat zijn er drie manieren waarop gewervelde aaseters invloed kunnen hebben op het voedselweb. Ten eerste door middel van competitie met roofdieren om kadavers, ten tweede door hun dubbele functie als aaseter en roofdier (facultatieve aaseters) en ten derde door het voorkomen van een mesopredator release (obligate aaseters).

In de praktijk is het moeilijk om deze theorieën over gewervelde aaseters te bevestigen. Modelleren lijkt daarom een goede manier om het effect van aaseters te onderzoeken. Er zijn echter nog weinig studies die aaseten modelleren en hier ligt dus nog een mogelijkheid voor toekomstig onderzoek.

Inleiding

In de natuur gaan dieren op veel verschillende manieren dood. Sommigen worden door roofdieren gedood, terwijl anderen door ziekte of gebrek aan voedsel sterven. Als een dier doodgaat en zijn kadaver achterblijft wordt dit aas. De verschillende organismen die van zo'n kadaver eten worden aaseters genoemd. Een organisme is een aaseter als het van dood dierlijk weefsel eet wat hij niet zelf gevangen heeft. Dit kan weefsel zijn van dieren die gestorven zijn door een gebrek aan voedsel, ziekte, ongelukken of door predatie van een roofdier dat vervolgens het kadaver niet helemaal geconsumeerd heeft.

Aangezien alle dieren uiteindelijk doodgaan is er veel aas beschikbaar voor aaseters. Op de Afrikaanse savanne bijvoorbeeld wordt 30% van de grote grazers gedood door roofdieren, de rest sterft op een andere manier en wordt aas. Dit komt neer op ongeveer 26 miljoen kilo aas per jaar (Houston, 1979). De hoeveelheid aas verschilt per ecosysteem. Dit komt doordat de totale biomassa van dieren verschilt tussen ecosystemen, zo zijn er in de tropen bijvoorbeeld veel meer dieren per vierkante kilometer dan in de poolgebieden. Ook verschilt de predatiedruk tussen ecosystemen. Op sommige eilanden zijn bijvoorbeeld nauwelijks roofdieren en zijn bijna alle dieren die sterven beschikbaar voor aaseters (DeVault et al. 2003). De hoeveelheid aas is daarnaast seizoensgebonden. De meeste grote herbivoren in noordelijke ecosystemen sterven namelijk aan het eind van de winter door verhongering. Hierdoor is er dus ineens een grote hoeveelheid aas. Op de savanne gebeurt hetzelfde aan het einde van het droge seizoen (Pereira et al. 2014).

Er zijn verschillende groepen organismen die aas consumeren. Als eerst zijn er de reducenten. Dit zijn allerlei microbiële organismen zoals bacteriën en schimmels die een kadaver langzaam afbreken en mineraliseren. De meest voorkomende en diverse groep aaseters zijn insecten. Allerlei soorten vliegen en kevers eten van kadavers en leggen er eitjes in. De grootste en meest bekende aaseters zijn de gewervelde aaseters. Deze groep bestaat vooral uit vogels en zoogdieren en in mindere mate reptielen (Barton et al. 2013). Tussen de gewervelde aaseters en de reducenten is competitie om kadavers. Om gewervelde aaseters voor te zijn produceren reducenten giftige en stinkende stoffen in het kadaver en laten het sneller rotten. Op die manier worden gewervelde aaseters afgeschrikt om het kadaver nog te eten. De gewervelde aaseters daarentegen zijn geëvolueerd om aas snel te vinden en te consumeren voordat de reducenten het hebben gekoloniseerd. Ook is hun verteringsstelsel ontwikkeld om de giftige stoffen af te kunnen breken (Janzen, 1977). Uit een review van DeVault et al. (2003) bleek dan ook dat gewervelde aaseters over het algemeen het grootste deel van een kadaver consumeren. Gemiddeld eten ze ongeveer 75% van het weefsel.

Gewervelde aaseters worden verdeeld in twee groepen: Obligate aaseters en facultatieve aaseters. Obligate aaseters zijn soorten die voor hun dieet volledig afhankelijk zijn van aas. Ze eten geen ander voedsel en jagen ook niet. Eigenlijk de enige dieren die tot deze groep behoren zijn gieren. Ze hebben speciale aanpassingen zoals een goed zweefvermogen en goede ogen waardoor ze efficiënt grote gebieden kunnen doorzoeken, en een kaal hoofd waar giftig en rottend materiaal makkelijk van af te halen is (Houston, 2001). Facultatieve

aaseters zijn soorten die naast aas ook ander voedsel op het menu hebben staan. Het is een hele grote en diverse groep dieren. Veruit de meeste roofdieren zijn bijvoorbeeld facultatieve aaseters omdat ze naast hun zelf gevangen prooien ook aaseten als ze het tegenkomen. Ook omnivoren zoals wilde zwijnen en kraaien zijn facultatieve aaseters, en zelfs dieren als reigers, spechten en otters eten sporadisch van kadavers. Voor sommige facultatieve aaseters is aas slechts een zeer klein deel van het dieet, terwijl het voor andere een van de belangrijkste voedselbronnen kan zijn, zeker in de winter wanneer ander voedsel schaars is (DeVault et al. 2003; Pereira et al. 2014).

Gewervelde aaseters hebben verschillende functies in het ecosysteem. Zo zijn ze belangrijk in het recyclen van nutriënten. Kadavers worden in de aanwezigheid van gewervelde aaseters sneller opgeruimd en op die manier worden nutriënten weer sneller opgenomen in het systeem (Parmenter & MacMahon, 2009). Ook verspreiden gewervelden aaseters nutriënten verder dan reducenten en insecten omdat ze een groter activiteitsgebied hebben (Benbow et al. 2015). Daarnaast zijn ze belangrijk in het voorkomen van ziekteverspreiding. Gewervelde aaseters, en dan vooral gieren, hebben namelijk een zeer zure maag (pH van 1) en daarom zijn ze in staat om allerlei ziekteverwekkers en virussen uit kadavers te vernietigen (Houston & Cooper, 1975). Op deze manier hebben aaseters ook voor mensen een belangrijke functie. Ze kunnen namelijk kadavers van dood vee opruimen en voorkomen dat de rest van het vee ziek wordt. Er hoeft dan geen vernietigingsbedrijf te komen, wat ook een economisch voordeel is (Moleón, Sánchez-Zapata & Margalida et al. 2014). Een ander bewijs voor het nut van gewervelde aaseters voor de mens komt uit India. Hier zijn de populaties gieren flink afgenomen, wat heeft gezorgd voor een toename van zwervhonden die ook van kadavers van dood vee eten. Deze zwervhonden veroorzaakten weer meer menselijke besmettingen met hondsdolheid, met als gevolg doden en veel ziektekosten. De totale kosten als gevolg van de afname van gieren werden geschat op 2,43 miljard dollar per jaar (Markandya et al. 2008).

Er is dus al veel onderzoek gedaan naar de verschillende functies van gewervelde aaseters, maar de invloed op het voedselweb werd echter lange tijd klein en onbelangrijk geacht. Volgens Wilson & Wolkovich (2011) is de rol van aas en aaseters in het voedselweb echter onderschat. Zij concluderen dat de meeste interacties tussen roofdieren en hun prooien ten onrechte als predatie werden gezien. Dit komt deels doordat er vaak werd gekeken naar welke prooien een roofdier had gegeten door middel van analyse van ingewanden en uitwerpselen, maar hierbij is niet te achterhalen of een prooi gevangen is of als aas geconsumeerd is. Ook werd traditioneel dood materiaal als één grote detrituspool gezien, terwijl er een verschil is tussen dood plantenmateriaal en dood dierlijk materiaal. Dierlijk weefsel is namelijk van hogere kwaliteit en is voor de meeste soorten makkelijker te assimileren. In totaal werd er geschat dat aaseten 16 keer zoveel voorkwam als eerder werd gedacht in voedselweb studies en dat er gemiddeld meer energie wordt omgezet via aaseten dan via predatie.

Omdat de rol van aaseters in het voedselweb onderschat is, wil ik die rol in deze literatuurscriptie gaan onderzoeken. Ik ga me focussen op de gewervelde aaseters, omdat die vaak het grootste deel van een kadaver consumeren (DeVault et al. 2003). De

onderzoeksvraag is dan ook: wat is de invloed van gewervelde aaseters op het voedselweb? Hierin wil ik onderzoeken of gewervelde aaseters direct of indirect invloed hebben op andere trofische niveaus en of ze in staat zijn om de stabiliteit en het evenwicht in een voedselweb te bepalen. Dit is extra relevant nu de stabiliteit van ecosystemen wereldwijd onder druk staat (Hautier et al. 2015) en er een snelle afname van gewervelde aaseters, vooral gieren, plaatsvindt (Ogada et al. 2012).

In het eerste hoofdstuk zal ik voornamelijk ingaan op theorie over gewervelde aaseters in het voedselweb. Daarna beschrijf ik in het tweede hoofdstuk een modelleerstudie die het effect van een aaseter op een specifiek voedselweb onderzoekt. In het laatste hoofdstuk werk ik zelf een voedselweb uit met gewervelde aaseters in Nederland.

Hoofdstuk 1

Zoals in de inleiding al besproken, concludeerden Wilson & Wolkovich (2011) dat aaseten in voedselwebstudies flink onderschat is. Veel meer interacties tussen roofdieren en prooien behoren tot aaseten in plaats van predatie. Het gaat dan vooral om facultatieve aaseters die minder afhankelijk zijn van de jacht dan gedacht. Deze aaseters eten vaak van kadavers van veel verschillende soorten dieren en op deze manier ontstaat er een voedselweb met meer verbindingen tussen soorten onderling en verschillende trofische niveaus. Het wordt juist gedacht dat zo'n voedselweb met meerdere verbindingen per soort stabiel is, dus in die zin zouden gewervelde aaseters een voedselweb stabiel kunnen maken (Wilson & Wolkovich, 2011).

Daarnaast kan aas voor sommige soorten in tijden van gebrek aan hun normale voedsel een alternatieve voedselbron zijn waar ze van kunnen leven. Zo kunnen populaties roofdieren ook in moeilijke periodes zoals in strenge winters overleven door aas te eten (DeVault et al. 2003; Pereira et al. 2014). Poolvossen in Noord-Canada bijvoorbeeld zijn normaal gesproken alleen afhankelijk van de fluctuerende populaties lemmingen. In jaren met weinig lemmingen bleek de populatie poolvossen echter niet in overstemming met de lemmingen af te nemen. Het bleek dat de poolvossen in deze periode gebruik maakten van zeehondkadavers die door ijsberen waren achtergelaten (Roth, 2003). Door aaseten kan een voedselweb dus stabiel worden omdat soorten niet meer afhankelijk zijn van één voedselbron.

Moleón, Sánchez-Zapata & Selva et al. (2014) hebben de onderlinge interacties tussen gewervelde aaseters, roofdieren, aas en prooien onderzocht. Er werd uitgegaan van een systeem met gieren (dus obligate aaseters), grote jagende zoogdieren zoals leeuwen en grote herbivoren. Hieruit kwamen verschillende mechanismen naar voren waarop aas en aaseters invloed hebben op roofdieren en prooien. Zo kunnen aaseters aan de ene kant een positieve invloed hebben op roofdieren door middel van facilitatie. Dit houdt in dat roofdieren aas sneller zullen vinden door de aanwezigheid van aaseters. Zo is het bekend dat leeuwen cirkelende gieren volgen om kadavers te lokaliseren (de roofdieren zijn dus ook facultatieve aaseters). Aaseters kunnen daarentegen ook een negatieve invloed hebben op roofdieren door middel van competitie om kadavers. Gieren zijn in staat om kadavers compleet te consumeren voordat de roofdieren ze gevonden hebben en ze zijn zelfs in staat om roofdieren bij hun eigen vangst weg te jagen als ze met grote aantallen zijn. Andersom hebben roofdieren dit effect natuurlijk ook op aaseters. Ze kunnen aaseters wegjagen bij kadavers, maar kunnen ook delen van hun gevangen prooi achterlaten ten gunste van aaseters.

Door middel van deze interacties kunnen aaseters ook indirect invloed hebben op de prooien. Als gieren door competitie om kadavers een negatieve invloed hebben op roofdieren, kan dat hun populatie doen afnemen en als gevolg wordt de predatiedruk op de prooien ook lager. Op die manier kunnen aaseters dus indirect de populatie prooien laten toenemen. Roofdieren kunnen echter ook het verlies aan voedsel aan aaseters proberen te

compenseren door meer te gaan jagen. Op die manier kunnen aaseters juist indirect een negatieve invloed hebben op de populatie prooien.

Aas zelf kan ook een indirect effect hebben op de prooien. Als er meer aas beschikbaar komt kunnen roofdieren hiervan profiteren en in aantal toenemen. Hierdoor kan de predatiedruk op de prooien toenemen en kan hun populatie dus afnemen. Aan de andere kant kan het juist betekenen dat de roofdieren een voedselbron hebben die met minder energiekosten te consumeren is. Ze zullen dan juist minder op de hun normale prooi gaan jagen en vooral aaseten. Hierdoor kan de prooipopulatie juist toenemen. Het is nog de vraag welke van deze twee scenario's zal plaatsvinden. Dit hangt ervan af of het aanbod van aas over een langere periode groter is (vaak is aas maar een tijdelijke voedselbron) en hoe groot de toename van de roofdieren zal zijn. Bij een grote toename zal het aas (ondanks dat het minder energie kost om het consumeren) niet alle roofdieren meer van voedsel kunnen voorzien en zal de predatiedruk op de prooien dus alsnog toenemen (Moleón, Sánchez-Zapata & Selva et al. 2014).

Een ander verschijnsel in de natuur wat niet direct met aaseters te maken lijkt te hebben is een mastjaar. Een mastjaar is een jaar waarin bomen of planten van een bepaalde soort synchroon veel meer zaden en vruchten produceren dan in een gemiddeld jaar (Kelly, 1994). Het is aangetoond dat de zaden en vruchten die in zo'n jaar in enorme hoeveelheden geproduceerd worden kunnen leiden tot een trofisch cascade effect. Dit is onder andere waargenomen in het Oerbos van Białowieża op de grens van Polen en Wit-Rusland. Hier waren populaties wilde zwijnen en verschillende soorten knaagdieren na de mastproductie van eikels en beukenootjes beter in staat om de winter te overleven en konden de zomer erna enorm toenemen. Toen de voorraad noten eenmaal op was gingen ze over op het consumeren van alternatieve voedselbronnen. Verschillende kleine vogelsoorten werden hier het slachtoffer van omdat hun nesten werden leeggeroofd door de knaagdieren. Tegelijkertijd namen roofdieren als de bosuil en boommarter toe doordat ze zich konden voeden op de toegenomen populaties knaagdieren. Het jaar erop, toen de knaagdierpopulaties weer afgenomen waren door de predatiedruk, moesten ook deze roofdieren weer overstappen op een andere prooi en dit resulteerde ook weer in meer predatiedruk op allerlei vogelsoorten. De situatie die hier geschetst wordt, komt dus neer op een generalist die toeneemt door een sterke toename van een bepaalde voedselbron en het jaar erna de populatie van een alternatieve prooi laat afnemen (Ostfeld & Keesing, 2000). Mastproductie is een zogeheten 'pulsed resource'. 'Pulsed resources' zijn voedselbronnen die plotseling en onvoorspelbaar in grote hoeveelheden beschikbaar worden en na een tijd ook weer opgebruikt zijn. Naast mastproductie is een sprinkhanenplaag er een voorbeeld van, maar ook aas wordt ertoe gerekend (Ostfeld & Keesing, 2000). Wanneer en waar een dier doodgaat is immers ook niet precies te voorspellen en daarnaast is dierlijk weefsel een voedselrijke voedingsbron. Een kadaver is niet in de orde van grote van een mastproductie, maar in theorie zou aas eenzelfde trofisch cascade effect kunnen veroorzaken. In feite komt het effect hierboven beschreven deels overeen met een van de effecten beschreven door Moleón, Sánchez-Zapata & Selva et al. (2014). Ook hier kon een bepaalde groep dieren

(grote jagende zoogdieren) toenemen door een plotseling aanbod van een bepaalde voedselbron (aas), en door die toename een alternatieve voedselbron (grote herbivore prooien) verkleinen. Ook Wilson & Wolkovich (2011) suggereerden dat aas via facultatieve aaseters invloed kan hebben op levende prooien. Natuurlijk blijft het de vraag of aas in zulke grote hoeveelheden beschikbaar komt dat het de populatie facultatieve aaseters genoeg kan laten toenemen om echt een effect op de alternatieve prooien te hebben, maar in theorie is het mogelijk.

In de praktijk is hier slechts één voorbeeld van. Opnieuw in het oerbos van Białowieża bleek dat gewervelde aaseters en kadavers wel degelijk een invloed kunnen hebben op andere prooien. Het bleek namelijk dat de dichtheden van verschillende facultatieve aaseters significant toenamen in de buurt van kadavers, terwijl de dichtheden van hazen en eekhoorns (kleine herbivoren) significant afnamen in de buurt van kadavers. De onderzoekers suggereerden dat deze lokale extinctions van kleine herbivoren werden veroorzaakt door meer predatie van facultatieve aaseters zoals vossen en door het vermijden van deze gebieden door de herbivoren (predator avoidance). Voor grote herbivoren als reeën en edelherten werd dit effect echter niet gevonden (Cortés-Avizanda et al. 2009). Hoewel hier dus wel een duidelijk effect van aas en facultatieve aaseters op kleine herbivoren werd gevonden, blijft het een lokaal effect. Of er ook echt sprake was van een populatieafname van deze soorten in het hele gebied is niet duidelijk.

Zo'n plaatselijk effect op prooien in de buurt van kadavers is waarschijnlijk groter bij kadavers die gegroepeerd zijn en dicht bij elkaar liggen, zoals kadavers van dieren die zijn neergeschoten door jagers. Kadavers van dieren die gedood zijn door een roofdier zijn meestal gelijkmatiger verdeeld over een gebied en over het seizoen (Wilmers et al. 2003). Ook natuurlijke fenomenen kunnen zorgen voor groepering van kadavers. Zo zorgde een blikseminslag op een bergplateau in Noorwegen voor de spontane dood van ongeveer 300 rendieren (Steyaert et al. 2018).

Zoals eerder besproken kan de aanwezigheid van gieren, via competitie met roofdieren om aas, indirect invloed hebben op herbivoren. De afwezigheid van gieren kan echter ook een grote impact hebben. Door de huidige afname van gieren over hun gehele verspreidingsgebied komt er veel meer aas beschikbaar voor andere, facultatieve aaseters. Deze facultatieve aaseters kunnen zich daardoor vermeerderen en aangezien ze ook roofdieren zijn hebben ze een negatieve invloed op populaties van allerlei prooien. Eigenlijk vindt er door het verdwijnen van gieren een soort mesopredator release plaats. Normaal gesproken gebeurt dit als de toppredator uit een systeem verdwijnt en de kleinere roofdieren hierdoor enorm kunnen toenemen omdat ze zelf niet meer bejaagd worden en geen concurrentie meer hebben om prooien. In dit geval verdwijnt echter de 'top-aaseter', en nemen de kleinere en minder gespecialiseerde aaseters toe. Het resulteert allebei in een afname van de prooien op het trofische niveau daaronder. Op die manier kan het verdwijnen van gieren dus een trofisch cascade effect veroorzaken (Buechley & Şekercioğlu, 2016). Het onderzoek van Markandya et al. (2008) zoals in de inleiding beschreven is hier een goed voorbeeld van. Door de afname van gieren in India namen facultatieve aaseters, in

dit geval zwerfhonden, enorm toe. Het effect op de lagere trofische niveaus is daar echter niet onderzocht.

Hoofdstuk 2

Uit het eerste hoofdstuk blijkt dus dat gewervelde aaseters in theorie een belangrijke rol kunnen spelen in het voedselweb. Ook is er uit de natuur wel bewijs dat ze invloed hebben op andere trofische niveaus, maar dit zijn nog maar enkele onderzoeken. Of gewervelde aaseters ook echt een bepalende rol kunnen spelen in een voedselweb is nog niet duidelijk.

Of aaseters een bepalende factor zijn in een systeem en of ze het evenwicht kunnen veranderen is echter ook moeilijk te onderzoeken. Je kan immers niet zomaar alle aaseters uit een bestaand ecosysteem wegvangen en vervolgens bekijken wat er verandert. Ten eerste is dat immoreel omdat je dan een boel wilde dieren voor je onderzoek moet doden of vangen en ten tweede is dat praktisch moeilijk uit te voeren omdat soorten terug zullen keren naar het gebied (zeker vogels kunnen over barrières zoals hekken heenvliegen). Het verwijderen van specifieke soorten wordt wel geprobeerd, bijvoorbeeld otters die uit bepaalde rivieren in Oostenrijk worden weggevangen om te onderzoeken wat de invloed is op de visstand. Ook hier bleek het in de praktijk moeilijk om alle individuen te vangen. Een manier om het toch te testen is het modelleren van een systeem. Met differentiaalvergelijkingen en parameters die gebaseerd zijn op in de natuur gemeten waarden kan de dynamiek van een systeem bestudeerd worden.

Uit de literatuur komt slechts één studie die het effect van aaseten specifiek modelleert (Focardi et al. 2017). Deze studie beschrijft een systeem in de Noordelijke Apennijnen in Italië. De natuur in dit gebied bestaat uit een heuvelachtig landschap met bos en open stukken. De toppredator is de wolf. Met cameravallen bij kadavers van grote herbivoren is eerst gekeken welke aaseters er waren en hoeveel ze van een kadaver aten. Vervolgens werd op basis van deze waarnemingen een versimpeld systeem van het gebied gemodelleerd.

Uit de cameravallen bleek dat wolven het meeste eten van een kadaver, maar vooral de eerste keer na het doden van de prooi. Er bleef meestal een groot deel van het kadaver liggen. In het tweede bezoek (dus nadat de wolven een deel gegeten hadden en vervolgens het kadaver achterlieten) aten wilde zwijnen het meeste van een kadaver, zelfs meer dan wolven die later terugkwamen naar hun prooi. Daarnaast bleek zelfs dat groepen wilde zwijnen in staat waren om wolven te verjagen bij hun eigen gevangen kadavers. Andere gewervelde aaseters als vossen, roofvogels en marterachtigen aten slechts een klein deel van de kadavers.

Vervolgens is het systeem gemodelleerd. Om het overzichtelijk te houden zijn de differentiaalvergelijkingen hier niet weergegeven (zie Focardi et al. 2017). Het model bestaat uit de volgende componenten:

Vegetatie. De vegetatie wordt als één samengevoegde voedselbron gezien en groeit in afwezigheid van herbivoren tot een bepaalde carrying capacity. De vegetatie neemt af door consumptie door herten en wilde zwijnen.

Herten. Herten bestaan uit reeën en damherten die beiden in het gebied voorkomen. Het zijn de grote herbivoren die toenemen door het eten van de vegetatie. Ze nemen af door predatie van de wolf en een constante sterfte.

Wilde zwijnen. De wilde zwijnen zijn omnivoren. Ze zijn opgedeeld in twee leeftijdsklassen. Juveniele wilde zwijnen zijn een bepaalde fractie van de totale populatie wilde zwijnen. Deze fractie is lager naarmate er meer wolven zijn. Volwassen wilde zwijnen zijn de rest van de totale populatie wilde zwijnen en zijn dus ook afhankelijk van die fractie. De totale populatie wilde zwijnen neemt toe door het eten van de vegetatie en door het eten van herten. Herten worden gegeten door middel van het afpakken van de vangst van wolven. Dit stelen van voedsel wordt ook wel kleptoparasitisme genoemd. Alleen de juveniele wilde zwijnen nemen af door predatie van de wolf. Wilde zwijnen van beide leeftijdsgroepen nemen af door een constante sterfte.

Wolven. De wolf is de toppredator in het systeem. Hij neemt toe door het eten van herten en juveniele wilde zwijnen. Een deel van de vangst van herten raakt hij echter kwijt aan de wilde zwijnen. De wolf neemt af door een constante sterfte.

In het model wordt er dus aas gegeten door wilde zwijnen door middel van kleptoparasitisme. Dit is gemodelleerd via percentage ψ . Dit is het percentage van de gedode herten dat de wolven zelf opeten. $1 - \psi$ is dus het percentage dat de wilde zwijnen van de wolven stelen en als aas kunnen consumeren.

ψ wordt bepaald door de volgende differentiaalvergelijking:

$$\psi = \frac{W}{W + \alpha(1 - \beta)B}$$

Focardi et al. 2017

Hierin staat W voor de totale hoeveelheid wolven en $(1 - \beta)B$ voor de totale hoeveelheid volwassen wilde zwijnen per tijdstap. ψ is dus groter bij een groter aantal wolven en kleiner bij een groter aantal volwassen wilde zwijnen.

α staat voor het vermogen van wilde zwijnen om de door wolven gedode herten te stelen. $\alpha = 0$ betekent dus dat de wilde zwijnen niet van de wolven kunnen stelen en er geen aaseten plaatsvindt. Omdat α een positieve term onder de deelstreep is neemt ψ af als α toeneemt, en dus wordt het percentage aas wat de wilde zwijnen van de wolven stelen en kunnen consumeren groter.

In het model is α de parameter waarvan de waarde wordt gevarieerd om te onderzoeken wat de invloed van aaseten en kleptoparasitisme op het systeem is (Focardi et al. 2017).

In het model hebben de onderzoekers een aantal aannames gemaakt. Zo is aangenomen dat de herten efficiënter gebruik maken van de vegetatie dan de wilde zwijnen. De parameterwaarden zijn zo gekozen dat in de afwezigheid van de wolf de wilde zwijnen

uitsterven door competitie om de voedselbron. Ook is dus aangenomen dat wolven alleen in staat zijn om jonge wilde zwijnen te doden.

Daarnaast is aangenomen dat wolven niet extra jagen om de verloren kadavers te compenseren. Het is aangetoond dat andere toppredatoren zoals leeuwen dat wel doen (Cooper, 1991). Voor wolven is het aangetoond dat ze hun groeps grootte aanpassen door de aanwezigheid van aaseters als raven (Vucetich et al. 2004). Het is dus de vraag of deze aanname klopt.

Als laatste is aangenomen dat de herten die een natuurlijke dood sterven door de constante sterfte in het model niet beschikbaar komen als aas voor de wilde zwijnen. Dit is ook geen realistische aanname, omdat de meeste sterfte vaak veroorzaakt wordt door andere factoren dan predatie (Houston, 1979).

De resultaten van het model lieten oscillerende populaties van zowel de wolven, herten, wilde zwijnen en vegetatie zien. Bij $\alpha = 0$ waren de oscillaties het grootst. Door α steeds iets groter te maken werden de oscillaties steeds kleiner. Daarnaast nam de populatie wilde zwijnen toe en de populatie wolven af. Als gevolg van de verminderde predatie werd ook de populatie herten groter. Door toename van beide herbivoren nam ook de vegetatie af. Dit proces ging zo door, tot bij een bepaalde waarde van α er helemaal geen oscillaties meer waren. Boven die waarde stierf de populatie wolven uit doordat er te veel van hun vangst door de wilde zwijnen afgepakt werd. Als gevolg stierven de wilde zwijnen zelf ook uit door competitie om de voedselbron met herten, zoals eerder beschreven bij de aannames (Focardi et al. 2017).

Deze modelleerstudie laat dus zien dat gewervelde aaseters een stabiliserende werking op een voedselweb kunnen hebben. Als het kleptoparasitisme niet op een al te grote schaal gebeurt, kan het populatiefluctuaties op verschillende trofische niveaus verkleinen. Daarnaast laat het model ook zien dat aaseters een trofisch cascade effect kunnen veroorzaken. De wilde zwijnen laten door middel van competitie om de voedselbron het aantal wolven afnemen, hierdoor kan het aantal herten weer toenemen en daardoor neemt de vegetatie weer af. Aan de andere kant kan aaseten dus niet te veel plaatsvinden omdat de predator dan uitsterft en er dan ook geen aanbod van aas meer is voor de aaseter (Focardi et al. 2017).

Dit effect van aaseters lijkt op dat wat Moleón, Sánchez-Zapata & Selva et al. (2014) eerder beschreven. Zij theoretiseerden ook dat aaseters door middel van competitie om kadavers een negatieve invloed op roofdieren kunnen hebben en daardoor indirect een positieve invloed op herbivoren.

Hoewel modelleren dus een handige manier is om de dynamiek in ecosystemen te onderzoeken zijn er echter ook nadelen. Zoals beschreven worden er in een model altijd een aantal aannames gemaakt en die zijn niet altijd realistisch. Ook is een model een versimpeling van een bestaand ecosysteem en om die reden worden veel factoren die in de

natuur een rol spelen niet meegenomen. Een model kan daarom nooit precies voorspellen wat er in de natuur gaat gebeuren, maar het kan wel een bepaald effect of een bepaald mechanisme laten zien.

Hoofdstuk 3

In het vorige hoofdstuk heb ik een modelleerstudie beschreven die het effect van aaseten op een voedselweb modelleert. Naast deze ene studie is er echter geen literatuur te vinden waarin dit ook gebeurt. Mogelijk komt dit doordat de invloed van aaseters op het voedselweb lang onderschat is en pas redelijk recent erkend is (Wilson & Wolkovich, 2011). Omdat hier nog weinig onderzoek naar gedaan is, wil ik in dit hoofdstuk zelf een voedselweb met gewervelde aaseters gaan uitwerken. Dit voedselweb is gebaseerd op ecosystemen in Nederland.

De gewervelde aaseters die ik in het voedselweb mee ga nemen zijn de aaseters die in Nederlandse natuurgebieden het vaakst aas detecteren en er als eerste van eten. Dit zijn het wild zwijn, de vos en de buizerd (Mevius, 2019).

Per soort beschrijf ik eerst op basis van literatuur het dieet en de voorkeur voor aaseten. Vervolgens schets ik op basis hiervan het voedselweb en beschrijf ik per aaseter wat de mogelijke effecten op dit voedselweb zijn.

Vos (*Vulpes vulpes*). De vos is een roofdier met een groot verspreidingsgebied over de wereld. Het is een generalist die veel verschillende prooien eet, afhankelijk van het aanbod en welke het makkelijkst te vangen zijn. De meest gegeten prooien zijn kleine knaagdieren zoals muizen (Kidawa & Kowalczyk, 2011), maar als die laag in aantallen zijn kunnen ze ook overstappen op jonge reeën (Kjellander & Nordström, 2003; Jarnemo, 2004) of op hoenderachtigen en andere kleine zoogdieren zoals haasachtigen (Leckie et al. 1998). Ook op jonge wilde zwijnen wordt af en toe gejaagd, en zelfs insecten en verschillende vruchten worden soms gegeten (Bassi et al. 2012).

Daarnaast is ook aangetoond dat aas een belangrijk deel van het dieet van vossen is. Zeker in de winter wanneer er meer sterfte is van grote herbivoren en ander voedsel schaars is, bestaat het dieet soms wel tot 50% uit aas (Cagnacci et al. 2003, Helldin & Danielsson, 2007). In verschillende Europese gebieden zijn vossen ook de eerste en meest frequente aaseter bij kadavers (Henrich et al. 2017; Bassi et al. 2018).

Wild zwijn (*Sus scrofa*). Wilde zwijnen zijn zoogdieren met een groot verspreidingsgebied die in verschillende habitats kunnen leven. Het zijn omnivoren die in staat zijn om bijna alles te eten. Zo eten ze van wortels, zaden, vruchten, schimmels, dierlijk weefsel, insecten en werken ze zelfs af en toe anorganisch materiaal als stenen en plastic naar binnen. Het merendeel van het dieet bestaat echter uit plantaardig materiaal en dierlijk weefsel is gemiddeld maar een klein deel (Ballari & Barrios-García, 2014).

De literatuur is tegenstrijdig over hoe veel en hoe vaak wilde zwijnen aaseten. In sommige studies aten wilde zwijnen slechts van een klein percentage van de kadavers (Selva et al. 2003; Ray et al. 2014), maar in andere studies bleek juist dat ze wel een groot deel van het aanwezige aas consumeerden (Jedrzejewska & Jedrzejewski, 2013; Focardi et al. 2017). Hoe vaak wilde zwijnen aaseten lijkt dus per situatie te verschillen.

Wat uit de studie van Focardi et al. (2017) uit het vorige hoofdstuk wel bleek is dat wilde zwijnen door hun groeps grootte in staat zijn om andere aaseters en zelfs toppredatoren bij een kadaver te verjagen.

Buizerd (*Buteo buteo*). De buizerd is een algemene opportunistische roofvogel. Hij eet allerlei kleine zoogdieren, vogels, reptielen en insecten, afhankelijk van het aanbod (Sergio et al. 2002). Kleine knaagdieren als woelmuizen zijn de belangrijkste prooi, maar in jaren dat deze schaars zijn kan hij dus ook overstappen op alternatieve prooien (Reif et al. 2004). Buizerds worden ook vaak gezien bij kadavers, maar het is niet duidelijk hoe belangrijk aas precies is in het dieet. Vooral in de winter eten ze van kadavers. In de afwezigheid van gieren zijn ze een van de belangrijkste vliegende aaseters in Noord-West Europa. Omdat buizerds oogjagers zijn, zijn ze alleen in staat om overdag aas te lokaliseren (Young et al. 2014; Selva et al. 2003).

Daarnaast bleek dat buizerds in staat zijn om andere vliegende aaseters als raven en haviken bij kadavers te verjagen. Omdat het solitaire jagers zijn en ze per keer maar een klein deel van een kadaver eten, spelen buizerds echter geen belangrijke rol bij competitie om kadavers (Krofel, 2011).

Voor alle drie de soorten hierboven beschreven gaat de literatuur over allerlei verschillende gebieden in Europa. Over deze soorten in Nederland is nauwelijks literatuur te vinden en daarom is het niet zeker of deze soorten in Nederland ook hetzelfde dieet en voorkeur voor aas hebben.

Op basis van de gegevens over deze drie aaseters kan ik nu een versimpelde versie van het voedselweb in Nederlandse natuurgebieden schetsen. Het gaat in dit voedselweb vooral om de grote gewervelde dieren. Niet alle dieren komen overal in Nederland voor, maar er is uitgegaan van een ongefragmenteerd gebied met de grootst mogelijke diversiteit aan soorten. Het voedselweb bestaat uit de volgende componenten en is te zien in figuur 1:

Vegetatie. De vegetatie wordt om het simpel te houden als één samengevoegde voedselbron gezien. De vegetatie is de producent in het systeem die biomassa produceert en daarmee aan de basis staat van het voedselweb.

Grote herbivoren. Deze groep bestaat uit herten (reeën, edelherten en damherten). Daarnaast vallen ook andere soorten zoals paarden en runderen hieronder. In veel Nederlandse natuurgebieden zijn deze dieren losgelaten en worden de populaties beheerd om open landschap te behouden (De Vries, 1995). De herbivoren eten van de vegetatie.

Kadavers van grote herbivoren. Deze component bestaat uit aas van overleden herbivoren. Omdat er geen toppredator in Nederland is (hoewel tijdens het schrijven van deze scriptie voor het eerst sinds 150 jaar een wolf in Nederland welpen kreeg) komt aas alleen beschikbaar via verkeersongelukken en natuurlijke sterfte van de grote herbivoren (kadavers van kleinere dieren worden niet meegenomen in dit voedselweb). Aas wordt bewust als losse component meegenomen omdat het een extra voedselbron voor facultatieve aaseters is en op die manier een effect kan hebben op het voedselweb. In Nederland worden echter veel grote kadavers uit natuurgebieden weggehaald en vernietigd. Ook door jacht verdwijnen herbivoren en hun kadavers uit de natuur.

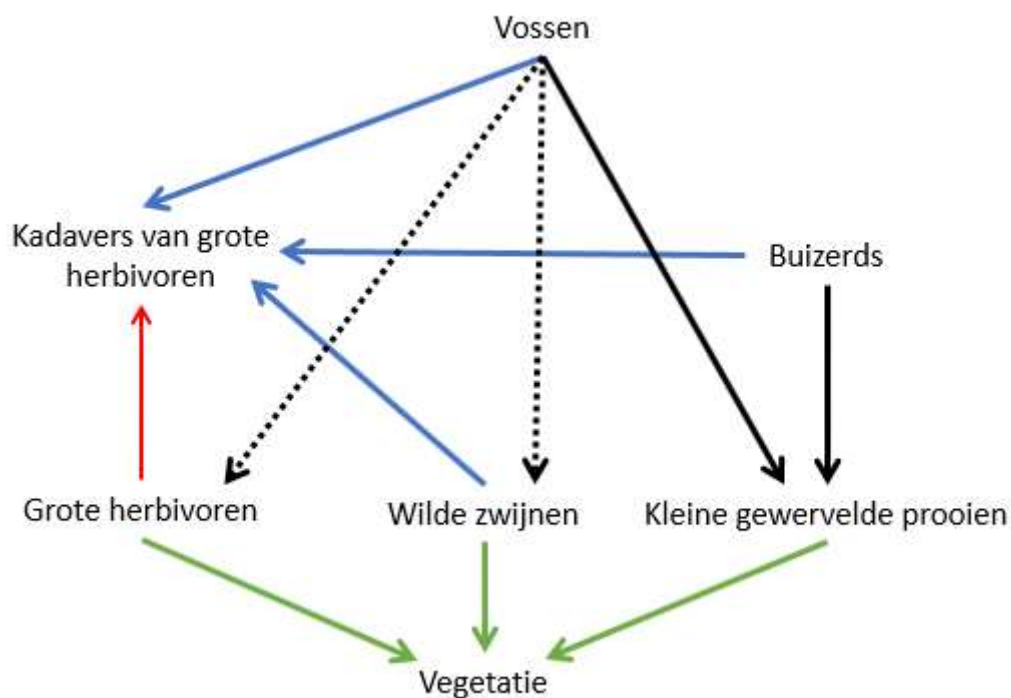
Wilde zwijnen. De wilde zwijnen zijn omnivoren. Net zoals in het model van Focardi et al. (2017) eten ze van de vegetatie en van kadavers van herbivoren. Er vindt hier echter geen kleptoparasitisme plaats omdat er geen toppredator is.

Vossen. De vossen zijn roofdieren die jagen op de kleine gewervelde prooien. Daarnaast eten ze van de kadavers van de herbivoren. Zoals beschreven bij hun dieet jagen ze ook op

jonge reeën en jonge wilde zwijnen. In dit voedselweb is niet meegenomen dat ze ook van de vegetatie eten.

Buizerds. De buizerds jagen net als de vos op de kleine gewervelde prooien en eten van de kadavers.

Kleine gewervelde prooien. Deze component bestaat uit allerlei kleinere gewervelde dieren zoals muisachtigen, konijnen, reptielen en kleine vogels. Deze groep representeert de belangrijkste voedselbron van de vos en de buizerd zoals bij hun dieet beschreven is. Om het systeem simpel te houden is hier dus één grote groep van gemaakt. Over het algemeen eten deze dieren van de vegetatie.



Figuur 1. Het voedselweb van een natuurgebied in Nederland met de drie belangrijkste aaseters. Groene pijlen staan voor consumptie van vegetatie, zwarte pijlen voor predatie, blauwe pijlen voor aaseten en geblokte pijlen voor predatie op alleen jonge individuen. De rode pijl staat voor natuurlijke sterfte. De verschillende componenten zijn verder toegelicht in de tekst hierboven.

Hoewel dit systeem redelijk veel componenten heeft, is het nog steeds een versimpelde versie van een echt ecosysteem. In de natuur zijn er nog veel meer groepen organismen zoals insecten en reducenten die in dit systeem niet zijn meegenomen. Ook is sterfte door jacht niet meegenomen.

Nu het voedselweb geschetst is kan ik per aaseter beschrijven wat de mogelijke effecten op dit voedselweb zijn.

Wilde zwijnen

Door het eten van aas zijn wilde zwijnen mogelijk beter in staat om te overleven. Eerder werd voor wilde zwijnen op de Veluwe aangetoond dat er een positieve correlatie is tussen de hoeveelheid beukennotjes in de winter en de reproductie in de lente (Groot Bruinderink & Hazebroek, 1995). Door de aanwezigheid van aas zijn de wilde zwijnen mogelijk niet meer alleen afhankelijk van deze voedselbron en kunnen ze dus in aantal toenemen.

Omdat wilde zwijnen zich in het voedselweb dus ook voeden met vegetatie kan er competitie om de voedselbron ontstaan met de grote herbivoren. Een toename van wilde zwijnen door de aanwezigheid van aas kan indirect dus ook zorgen voor een afname van de herbivoren. Hoewel competitie tussen wilde zwijnen, runderen en herten om vegetatie op de Veluwe is waargenomen, zouden deze soorten elkaar echter juist ook faciliteren bij de consumptie van vegetatie. Herten en wilde zwijnen blijken namelijk een voorkeur te hebben voor grasland dat eerder begraasd is door runderen (Kuiters et al. 2005). Mocht de populatie grote herbivoren uiteindelijk toch afnemen, zal dit minder aas opleveren (als er minder individuen zijn kunnen er ook minder doodgaan). Hierdoor verdwijnt het voordeel van aas voor wilde zwijnen weer en ontstaat er dus een negatieve terugkoppeling.

De vegetatie kan door een toename van wilde zwijnen dus afnemen. Maar zoals hierboven uitgelegd kan de populatie van herbivoren door competitie met de wilde zwijnen juist afnemen en in dat geval is er netto niet meer druk op de vegetatie.

Een 'afname' van vegetatie is misschien ook niet helemaal de juiste term. In de praktijk betekent meer begrazing door herbivoren vooral een andere soortensamenstelling en successiestadium van de vegetatie (Ramirez et al. 2019; Kuiters & Slim, 2002). In die zin zou een toename van wilde zwijnen door het eten van aas op de lange termijn bijvoorbeeld kunnen zorgen voor overgang van bos naar meer open vegetatie.

Het is echter nog de vraag of de wilde zwijnen populatie door de aanwezigheid van aas ook echt zal toenemen zoals bijvoorbeeld in de modelleerstudie van Focardi et al. (2017) het geval was. Ten eerste is er in de literatuur onduidelijkheid of wilde zwijnen wel echt zoveel aaseten en of het wel echt belangrijk is in hun dieet, ten tweede is het de vraag of er in Nederland wel genoeg aas beschikbaar is in de natuur omdat een deel weggehaald wordt. Überhaupt is er over het aaseten van wilde zwijnen in Nederland nog geen literatuur.

Vossen

Ook voor vossen geldt dat kadavers van grote herbivoren een extra voedselbron zijn en ze daardoor in aantal kunnen toenemen.

Doordat vossen ook de kleine gewervelde prooien eten, zullen die in theorie afnemen. Oscillaties van prooien op basis van het aantal vossen zijn eerder waargenomen (Kjellander & Nordström, 2003). Het is echter niet zeker dat de kleine gewervelde prooien zullen afnemen. Volgens de alternative prey hypothesis (APH) zal een roofdier als er genoeg van zijn belangrijkste voedselbron is niet op secundaire prooien gaan jagen (Angelstam et al. 1984). Dus als er een constant groot aanbod van aas is zullen de vossen niet op de kleine gewervelde prooien gaan jagen. Aangezien herbivoren vooral door een gebrek aan voedsel in de winter sterven, is er waarschijnlijk geen constant aanbod van aas en is dit scenario dus

juist niet het meest voor de hand liggend. Het is waarschijnlijker dat de vossen vooral op de kleine gewervelde prooien als hoofdprooi zullen jagen en af en toe aas zullen eten als deze prooien schaars zijn. Eigenlijk is dit dus het omgekeerde scenario en betekent het dat vossen niet zullen toenemen door het eten van aas als dat niet constant en in grote hoeveelheden aanwezig is.

Lokale extincties van de prooien van vossen rond de kadavers zoals aangetoond door Cortés-Avizanda et al. (2009) zijn natuurlijk wel mogelijk.

Naast de kleine gewervelde prooien jagen vossen soms ook op jonge reeën en wilde zwijnen. Hierdoor worden ondanks de afwezigheid van een toppredator de populaties van deze twee soorten toch nog enigszins beperkt. Door de populaties van deze planteneters klein te houden kunnen vossen indirect dus ook weer een positief effect hebben op de vegetatie. Ook hier speelt de alternative prey hypothesis een rol. Zoals hierboven ook al uitgelegd zullen de vossen waarschijnlijk pas op jonge reeën en wilde zwijnen gaan jagen als hun belangrijkste voedselbron schaars is. Zo is in Zweden aangetoond dat predatie op jonge reeën door vossen alleen hoog is in jaren met lage dichtheden van woelmuizen (Kjellander & Nordström, 2003). Dus vossen zullen waarschijnlijk alleen effect hebben op de populaties reeën en wilde zwijnen in jaren met weinig kleine gewervelde prooien en aas.

Buizerd

Voor buizerds geldt eigenlijk grotendeels hetzelfde als voor vossen. Aas kan een extra voedselbron zijn en kan dus betekenen dat de populatie buizerds stijgt, maar ook voor buizerds geldt de alternative prey hypothesis (Reif et al. 2004). Dus is het waarschijnlijker dat ze nog steeds vooral op de kleine gewervelde prooien zullen jagen en alleen aas zullen eten wanneer die prooien in kleinere aantallen voorkomen. Maar in theorie zou een groot aanbod van aas dus ook de predatiedruk op de kleine gewervelde prooien kunnen vergroten omdat het aantal buizerds erdoor zal toenemen.

Zoals eerder al genoemd is het voor buizerds ook niet precies duidelijk hoe belangrijk aas is in het dieet. Omdat ze alleen overdag kunnen jagen, in tegenstelling tot de andere twee aaseters die door middel van geur kadavers ook 's nachts kunnen lokaliseren, zullen ze minder van aas gebruik kunnen maken.

Uit het voedselweb hierboven beschreven komen een aantal mogelijke effecten van aas en aaseters, maar die zijn niet eenduidig.

In theorie kunnen aaseters door middel van aas als extra voedselbron toenemen, maar het is niet zeker of dit gebeurt. Ten eerste is het de vraag of de aaseters wel echt zoveel aas zullen eten als hun belangrijkste voedselbron nog genoeg aanwezig is, ten tweede moet er dus een constant en groot aanbod van aas aanwezig zijn.

Daarnaast is het ook niet zeker of potentiële grotere populaties van deze aaseters direct invloed zullen hebben op de prooien. Pas als de hoeveelheid aas te klein wordt zullen de vossen en de buizerds weer op de kleine gewervelde prooien gaan jagen. Het ligt er dus aan welke kant de alternative prey hypothesis op werkt. Is aas, mits in grote hoeveelheden aanwezig, de belangrijkste voedselbron of zijn de kleine gewervelde prooien dat? Mogelijk ontstaat er een systeem met oscillaties tussen de kleine gewervelde prooien, de kadavers en de facultatieve aaseters.

Ook kunnen vossen en wilde zwijnen een effect hebben op de vegetatie. Bij de wilde zwijnen is het de vraag of een toename uiteindelijk netto meer begrazingsdruk op de vegetatie zal opleveren en bij de predatie van vossen op jonge reeën en wilde zwijnen speelt opnieuw de alternative prey hypothesis een rol.

Als laatste is nog onduidelijk welke aaseter het meest dominant is en het meest kan profiteren van de kadavers. Buizerds zijn dat waarschijnlijk niet omdat ze solitair en alleen overdag jagen. Of wilde zwijnen ook in Nederland andere aaseters verjagen bij kadavers en het grootste deel ervan consumeren is niet bekend.

Het voedselweb wat ik heb uitgewerkt is complex en heeft verschillende mogelijke uitkomsten. Om dit systeem in de toekomst uiteindelijk te modelleren moet het waarschijnlijk nog meer versimpeld worden. Dan is het misschien beter om twee systemen los te modelleren, namelijk een systeem met vossen, wilde zwijnen, kadavers, vegetatie en de grote herbivoren en een ander systeem met vossen, buizerds, kadavers en de kleine gewervelde prooien.

Om een voedselweb goed te modelleren zijn observaties uit de natuur nodig. Eerder is al opgemerkt dat het dieet en de voorkeur voor aaseten van de beschreven soorten per onderzocht gebied verschilt. Om dit systeem goed te kunnen modelleren is dus nog data over de voedselvoorkeur en interacties tussen dieren in Nederlandse natuurgebieden nodig.

Het geschetste voedselweb is anders dan het systeem van Focardi et al. (2017) omdat hier een toppredator ontbreekt. Een toppredator kan een systeem fundamenteel veranderen door de populaties van grote herbivoren te verkleinen en ook de mesopredatoren terug te dringen. In Nederland zou dit dus kunnen betekenen dat de aantallen reeën en wilde zwijnen teruglopen. Ook de vos als mesopredator zal hinder ondervinden van een toppredator.

Ook voor aaseters spelen toppredatoren een belangrijke rol. In Australië bleek dat in gebieden zonder toppredator (de Dingo) meer kadavers en daardoor ook meer aaseters waren dan in gebieden met een toppredator (Rees et al. 2019).

Over het algemeen wordt echter het tegenovergestelde gedacht. Doordat een toppredator het hele jaar door op prooien jaagt, zorgt hij voor een constant aanbod aas. Voor wolven in Noord-Amerika en Scandinavië is dit bewezen (Wilmers & Getz, 2005; Wilkenros et al. 2013). Zeker omdat wolven een kadaver vaak niet direct volledig opeten (Focardi et al. 2017), is er meer aas beschikbaar voor aaseters en zijn ze dus minder afhankelijk van sterfte van grote herbivoren in de winter.

Omdat de wolf terug aan het komen is in Nederland is dit extra interessant voor het geschetste voedselweb. Het zou kunnen betekenen dat het aanbod van aas groot en constant genoeg wordt voor de beschreven aaseters om in aantal toe te kunnen nemen en daardoor ook weer effect te hebben op andere dieren zoals de kleine gewervelde prooien. Mogelijk kan het ook andere aaseters aantrekken die momenteel nog niet in Nederland leven.

Discussie

De onderzoeksvraag van deze scriptie was: 'Wat is de invloed van gewervelde aaseters op het voedselweb?'

Deze invloed lijkt niet eenduidig te zijn. Over de hele wereld zijn er namelijk verschillende soorten gewervelde aaseters die in verschillende samenstellingen leven. Zo zijn er systemen met obligate aaseters en systemen met alleen facultatieve aaseters. Ook zijn er systemen met en zonder toppredator. De precieze invloed van aaseters is in ieder systeem anders.

Toch lijkt de invloed van gewervelde aaseters op het voedselweb wel in een aantal vormen samen te vatten. In het eerste hoofdstuk waarin vooral theorie werd besproken kwamen drie manieren naar voren waarop gewervelde aaseters invloed hebben op het voedselweb.

Ten eerste hebben aaseters door competitie en facilitatie invloed op roofdieren en kunnen ze daardoor indirect ook invloed op herbivoren hebben. Welke van deze twee processen de overhand zal hebben en welke invloed dat dan weer op herbivoren heeft is echter moeilijk te voorspellen (Moleón, Sánchez-Zapata & Selva et al. 2014).

Ten tweede hebben facultatieve aaseters een dubbele functie als zowel aaseter en roofdier. Hierdoor zou een plotseling aanbod van aas als gevolg kunnen hebben dat de alternatieve prooien van de facultatieve aaseters achteruitgaan. Dit zou een trofisch cascade effect kunnen veroorzaken, vergelijkbaar met een 'pulsed resource' zoals mastproductie (Ostfeld & Keesing, 2000). Het is echter de vraag of aas wel in zulke hoeveelheden beschikbaar komt dat het echt zo'n toename van facultatieve aaseters kan veroorzaken. In de buurt van kadavers zijn in ieder geval wel lokale extinctions van alternatieve prooien zoals eekhoorns en hazen waargenomen (Cortés-Avizanda et al. 2009).

Ten derde hebben gieren een speciale functie als obligate aaseter. In de gebieden waar ze voorkomen hebben ze de functie van 'topaaseter' en zijn ze door hun specialisme in staat om de meeste kadavers te consumeren voor de andere aaseters. Door het verdwijnen van gieren kunnen deze andere facultatieve aaseters toenemen en ontstaat er een mesopredator release met een trofisch cascade effect als gevolg (Buechley & Şekercioğlu, 2016). Dit bleek inderdaad het geval in India waar zwerfhonden toenamen na een flinke afname van de gierenpopulatie (Markandya et al. 2008).

Er zijn dus theorieën over aaseters in het voedselweb, maar eigenlijk zijn er slechts twee studies die deze theorieën deels bevestigen (Cortés-Avizanda et al. 2009; Markandya et al. 2008). Praktische studies die de invloed van gewervelde aaseters op het voedselweb in de natuur onderzoeken zijn dus schaars, en hier ligt dan ook een kans voor onderzoek in de toekomst.

Daarnaast heb ik gekeken naar modelleerstudies die het effect van gewervelde aaseters op het voedselweb onderzoeken. Modelleren lijkt een goede manier om de invloed van aaseters op het voedselweb te onderzoeken. In een echt ecosysteem kan je immers niet alle aaseters wegvangen en kijken wat er gebeurt, maar in een model kan dat wel. De studie die ik beschreven heb, laat zien dat gewervelde aaseters door kleptoparasitisme invloed hebben op de toppredator en daardoor een trofisch cascade effect kunnen veroorzaken (Focardi et al. 2017). Dit lijkt dus de theorie van Moleón,

Sánchez-Zapata & Selva et al. (2014) over competitie tussen aaseters en roofdieren en het daaropvolgende effect op herbivoren te bevestigen.

Diezelfde modelleerstudie laat ook zien dat aaseten een stabiliserend effect kan hebben op de populatiefluctuaties van verschillende dieren. Dit komt overeen met de theorie van Wilson & Wolkovich (2011) uit het eerste hoofdstuk. Zij beweren dat aaseten een voedselweb stabiel maakt omdat het zorgt voor meer onderlinge verbindingen tussen soorten.

In de literatuur kon ik verrassend genoeg geen andere onderzoeken vinden waarin aaseten gemodelleerd werd. Ook op dit gebied is dus nog ruimte voor toekomstig onderzoek. Een studie waarin het effect van gieren gemodelleerd wordt, is bijvoorbeeld interessant.

Omdat er een gebrek aan modelleerstudies is, heb ik in het derde hoofdstuk zelf een systeem met gewervelde aaseters beschreven. Hier kwam een ingewikkeld voedselweb uit met veel componenten. Doordat er veel interacties en veel mogelijke uitkomsten van die interacties zijn, is het moeilijk om te voorspellen wat er precies zal gebeuren. Om dit goed te kunnen voorspellen moet het systeem waarschijnlijk nog verder versimpeld worden. Dit geeft ook direct het nadeel van modelleerstudies aan. Om een model goed te laten werken moeten er aannames worden gemaakt waardoor het minder realistisch wordt. Toch denk ik dat modelleren een belangrijke methode is om de invloed van gewervelde aaseters op het voedselweb te onderzoeken.

Het voedselweb in Nederland is bijzonder omdat zowel obligate aaseters als toppredatoren ontbreken. Daarom denk ik dat het interessant is om dit voedselweb in de toekomst verder uit te werken en ook echt te modelleren. Hiervoor is nog wel data uit de Nederlandse natuur nodig. Zo is een schatting van de hoeveelheid aas die er beschikbaar is nodig om te kunnen bepalen of het echt een effect kan hebben op de aaseters. Ook het precieze dieet van de aaseters in Nederland is nog niet bekend, net zoals de onderlinge interacties van aaseters bij kadavers. Dit is bijvoorbeeld te onderzoeken met behulp van cameravallen.

Wel moet genoteerd worden dat in het geval de wolf zich voor langere tijd vestigt in Nederland (waar het wel naar uit ziet) het voedselweb fundamenteel anders wordt.

Al met al hebben gewervelde aaseters zeker een invloed op het voedselweb, die dus in drie vormen is samen te vatten. Het is moeilijk om die invloed in de natuur te onderzoeken, maar modelleren kan hierbij helpen.

Ondanks dat veel mensen een afkeer van ze hebben, denk ik dat aaseters fascinerende dieren zijn waar nog veel meer onderzoek naar gedaan moet worden.

Literatuurlijst

- Angelstam, P., Lindström, E., & Widén, P. (1984). Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia*, 62(2), 199-208.
<https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/BF00379014.pdf>
- Ballari, S. A., & Barrios-García, M. N. (2014). A review of wild boar *Sus scrofa* diet and factors affecting food selection in native and introduced ranges. *Mammal Review*, 44(2), 124-134.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/mam.12015>
- Barton, P. S., Cunningham, S. A., Lindenmayer, D. B., & Manning, A. D. (2013). The role of carrion in maintaining biodiversity and ecological processes in terrestrial ecosystems. *Oecologia*, 171(4), 761-772.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s00442-012-2460-3>
- Bassi, E., Battocchio, D., Marcon, A., Stahlberg, S., & Apollonio, M. (2018). Scavenging on ungulate carcasses in a mountain forest area in Northern Italy. *Mammal Study*, 43(1), 33-44.
<https://bioone.org/journals/Mammal-Study/volume-43/issue-1/ms2016-0058/Scavenging-on-Ungulate-Carcasses-in-a-Mountain-Forest-Area-in/10.3106/ms2016-0058.full#bibr52>
- Bassi, E., Donaggio, E., Marcon, A., Scandura, M., & Apollonio, M. (2012). Trophic niche overlap and wild ungulate consumption by red fox and wolf in a mountain area in Italy. *Mammalian biology-zeitschrift für säugetierkunde*, 77(5), 369-376.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1616504711001601#bib0210>
- Benbow, M. E., Tomberlin, J. K., & Tarone, A. M. (Eds.). (2015). *Carrion ecology, evolution, and their applications*. CRC press.
https://www.researchgate.net/profile/James_Beasley/publication/282009977_Ecological_Role_of_Vertebrate_Scavengers/links/57191da708ae30c3f9f2bebf.pdf
- Buechley, E. R., & Şekercioğlu, Ç. H. (2016). The avian scavenger crisis: looming extinctions, trophic cascades, and loss of critical ecosystem functions. *Biological Conservation*, 198, 220-228.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320716301264#bb0035>
- Cagnacci, F., Lovari, S., & Meriggi, A. (2003). Carrion dependence and food habits of the red fox in an Alpine area. *Italian Journal of Zoology*, 70(1), 31-38.
<https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/11250000309356493#aHR0cHM6Ly93d3cudGFuZGZvbmxpbmUuY29tL2RvaS9wZGYvMTAuMTA4MC8xMTI1MDAwMDMwOTM1NjQ5Mz9uZWVkQWNjZXNzPXRydWVAQEAw>
- Cooper, S. M. (1991). Optimal hunting group size: the need for lions to defend their kills against loss to spotted hyaenas. *African Journal of Ecology*, 29(2), 130-136.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2028.1991.tb00993.x>
- Cortés-Avizanda, A., Selva, N., Carrete, M., & Donázar, J. A. (2009). Effects of carrion resources on herbivore spatial distribution are mediated by facultative scavengers. *Basic and Applied Ecology*, 10(3), 265-272.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179108000352#bib27>

DeVault, T. L., Rhodes, Jr, O. E., & Shivik, J. A. (2003). Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102(2), 225-234.

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1034/j.1600-0706.2003.12378.x>

De Vries, M. F. (1995). Large herbivores and the design of large-scale nature reserves in western Europe. *Conservation biology*, 9(1), 25-33.

https://www.jstor.org/stable/pdf/2386385.pdf?casa_token=UUXZIng6bm8AAAAA:s7arF66kGNPwUIQcznmBtWCLz1vTp46e8tnAHTV8_EKd9uoh5Zwg2mL8e-tDJVzz3i-2LWKByZsbi7ae1cefPv1PIIGGM95tMkK6EODsEVwiOXHHlon

Focardi, S., Materassi, M., Innocenti, G., & Berzi, D. (2017). Kleptoparasitism and Scavenging Can Stabilize Ecosystem Dynamics. *The American Naturalist*, 190(3), 398-409.

<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/692798>

Groot Bruinderink, G. W., & Hazebroek, E. (1995). Modelling carrying capacity for wild boar *Sus scrofa scrofa* in a forest/heathland ecosystem. *Wildlife Biology*, 1(1), 81-87.

<https://bioone.org/journals/Wildlife-Biology/volume-1/issue-1/wlb.1995.0013/Modelling-carrying-capacity-for-wild-boar-iSus-scrofa-scrofa-i/10.2981/wlb.1995.0013.full>

Hautier, Y., Tilman, D., Isbell, F., Seabloom, E. W., Borer, E. T., & Reich, P. B. (2015). Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science*, 348(6232), 336-340.

<https://science.sciencemag.org/content/348/6232/336>

Helldin, J. O., & Danielsson, A. V. (2007). Changes in red fox *Vulpes vulpes* diet due to colonisation by lynx *Lynx lynx*. *Wildlife Biology*, 13(4), 475-481.

[https://bioone.org/journals/Wildlife-Biology/volume-13/issue-4/0909-6396\(2007\)13\[475:CIRFVV\]2.0.CO;2/Changes-in-red-fox-span-classgenus-speciesVulpes-vulpes-span-diet/10.2981/0909-6396\(2007\)13\[475:CIRFVV\]2.0.CO;2.full](https://bioone.org/journals/Wildlife-Biology/volume-13/issue-4/0909-6396(2007)13[475:CIRFVV]2.0.CO;2/Changes-in-red-fox-span-classgenus-speciesVulpes-vulpes-span-diet/10.2981/0909-6396(2007)13[475:CIRFVV]2.0.CO;2.full)

Henrich, M., Tietze, D. T., & Wink, M. (2017). Scavenging of small bird carrion in southwestern Germany by beetles, birds and mammals. *Journal of Ornithology*, 158(1), 287-295.

<https://link.springer.com/article/10.1007/s10336-016-1363-1>

Houston, D. C. 1979. The adaptations of scavengers. – In: Sinclair, A. R. E. and Griffiths, M. N. (eds), *Serengeti, dynamics of an ecosystem*. Univ. of Chicago Press, pp. 263-286.

Houston, D. (2001). *Condors and vultures* (Vol. 68). Voyageur Press.

Houston, D. C., & Cooper, J. E. (1975). The digestive tract of the whiteback griffon vulture and its role in disease transmission among wild ungulates. *Journal of Wildlife Diseases*, 11(3), 306-313.

<https://www.jwildlifedis.org/doi/pdf/10.7589/0090-3558-11.3.306>

Janzen, D. H. (1977). Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *The American Naturalist*, 111(980), 691-713.

<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/283200>

Jarnemo, A. (2004). Predation processes: behavioural interactions between red fox and roe deer during the fawning season. *Journal of Ethology*, 22(2), 167-173.

<https://link.springer.com/article/10.1007/s10164-004-0118-2>

- Jedrzejewska, B., & Jedrzejewski, W. (2013). *Predation in vertebrate communities: the Bialowieza Primeval Forest as a case study* (Vol. 135). Springer Science & Business Media.
https://books.google.nl/books?hl=nl&lr=&id= 0btCAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA9&dq=Predation+in+vertebrate+communities:+the+Bialowieza+primeval+forest+as+a+case+study.&ots=8zg15Z_DYK&sig=aoOuUOCdneRi-J54GtuMS3oqkfw#v=onepage&q=Predation%20in%20vertebrate%20communities%3A%20the%20Bialowieza%20primeval%20forest%20as%20a%20case%20study.&f=false
- Kelly, D. (1994). The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in ecology & evolution*, 9(12), 465-470.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0169534794903107>
- Kidawa, D., & Kowalczyk, R. (2011). The effects of sex, age, season and habitat on diet of the red fox *Vulpes vulpes* in northeastern Poland. *Acta theriologica*, 56(3), 209-218.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s13364-011-0031-3>
- Kjellander, P., & Nordström, J. (2003). Cyclic voles, prey switching in red fox, and roe deer dynamics—a test of the alternative prey hypothesis. *Oikos*, 101(2), 338-344.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1034/j.1600-0706.2003.11986.x>
- Krofel, M. (2011). Monitoring of facultative avian scavengers on large mammal carcasses in Dinaric forest of Slovenia. *Acrocephalus*, 32(148-149), 45-51.
<https://www.degruyter.com/downloadpdf/j/acro.2011.32.issue-148-149/v10100-011-0003-3/v10100-011-0003-3.pdf>
- Kuiters, A. T., Bruinderink, G. W. G., & Lammertsma, D. R. (2005). Facilitative and competitive interactions between sympatric cattle, red deer and wild boar in Dutch woodland pastures. *Acta Theriologica*, 50(2), 241-252.
<https://link.springer.com/article/10.1007/BF03194487>
- Kuiters, A. T., & Slim, P. A. (2002). Regeneration of mixed deciduous forest in a Dutch forest-heathland, following a reduction of ungulate densities. *Biological Conservation*, 105(1), 65-74.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S000632070100204X>
- Leckie, F. M., Thirgood, S. J., May, R., & Redpath, S. M. (1998). Variation in the diet of red foxes on Scottish moorland in relation to prey abundance. *Ecography*, 21(6), 599-604.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/j.1600-0587.1998.tb00552.x>
- Markandya, A., Taylor, T., Longo, A., Murty, M. N., Murty, S., & Dhavala, K. (2008). Counting the cost of vulture decline—an appraisal of the human health and other benefits of vultures in India. *Ecological economics*, 67(2), 194-204.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S092180090800178X>
- Mevius, T. (2019). De invloed van omgevingsfactoren op het detecteren van kadavers door gewerkte aaseters. *Universiteit Utrecht* [Onderzoeksverslag].
- Moleon, M., Sánchez-Zapata, J. A., Margalida, A., Carrete, M., Owen-Smith, N., & Donazar, J. A. (2014). Humans and scavengers: the evolution of interactions and ecosystem services. *BioScience*, 64(5), 394-403.
<https://academic.oup.com/bioscience/article/64/5/394/2754213>

- Moleón, M., Sánchez-Zapata, J. A., Selva, N., Donázar, J. A., & Owen-Smith, N. (2014). Inter-specific interactions linking predation and scavenging in terrestrial vertebrate assemblages. *Biological Reviews*, 89(4), 1042-1054.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/brv.12097>
- Ogada, D. L., Keesing, F., & Virani, M. Z. (2012). Dropping dead: causes and consequences of vulture population declines worldwide. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1249(1), 57-71.
<https://nyaspubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1749-6632.2011.06293.x>
- Ostfeld, R. S., & Keesing, F. (2000). Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(6), 232-237.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534700018620>
- Parmenter, R. R., & MacMahon, J. A. (2009). Carrion decomposition and nutrient cycling in a semiarid shrub-steppe ecosystem. *Ecological Monographs*, 79(4), 637-661.
<https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1890/08-0972.1>
- Pereira, L. M., Owen-Smith, N., & Moleón, M. (2014). Facultative predation and scavenging by mammalian carnivores: seasonal, regional and intra-guild comparisons. *Mammal Review*, 44(1), 44-55.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/mam.12005>
- Ramirez, J. I., Jansen, P. A., den Ouden, J., Goudzwaard, L., & Poorter, L. (2019). Long-term effects of wild ungulates on the structure, composition and succession of temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 432, 478-488.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112718310727#f0010>
- Ray, R. R., Seibold, H., & Heurich, M. (2014). Invertebrates outcompete vertebrate facultative scavengers in simulated lynx kills in the Bavarian Forest National Park, Germany. *Animal Biodiversity and Conservation*, 37(1), 77-88.
<https://www.raco.cat/index.php/ABC/article/viewFile/278393/366171>
- Rees, J. D., Kingsford, R. T., & Letnic, M. (2019). Changes in desert avifauna associated with the functional extinction of a terrestrial top predator. *Ecography*, 42(1), 67-76.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/ecog.03661>
- Reif, V., Jungell, S., Korpimäki, E., Tornberg, R., & Mykrä, S. (2004). Numerical response of common buzzards and predation rate of main and alternative prey under fluctuating food conditions. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 599-607). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
<https://www.jstor.org/stable/23735943?seq=1/analyze>
- Roth, J. D. (2003). Variability in marine resources affects arctic fox population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 72(4), 668-676.
<https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1365-2656.2003.00739.x>
- Selva, N., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., & Wajrak, A. (2003). Scavenging on European bison carcasses in Białowieża primeval forest (eastern Poland). *Ecoscience*, 10(3), 303-311.
<https://ibs.bialowieza.pl/g2/pdf/1393.pdf>
- Sergio, F., Boto, A., Scandolaro, C., & Bogliani, G. (2002). Density, nest sites, diet, and productivity of Common Buzzards (*Buteo buteo*) in the Italian pre-Alps. *Journal of Raptor Research*, 36(1), 24-32.

https://www.researchgate.net/profile/Giuseppe_Bogliani/publication/233919533_Density_nest_sites_diet_and_productivity_of_Common_Buzzards_Buteo_buteo_in_the_Italian_pre-Alps/links/00b49515f321ead826000000/Density-nest-sites-diet-and-productivity-of-Common-Buzzards-Buteo-buteo-in-the-Italian-pre-Alps.pdf

Steyaert, S. M. J. G., Frank, S. C., Puliti, S., Badia, R., Arnberg, M. P., Beardsley, J., ... & Blaalid, R. (2018). Special delivery: scavengers direct seed dispersal towards ungulate carcasses. *Biology letters*, 14(8), 20180388.

https://www.researchgate.net/profile/Shane_Frank/publication/327040259_Special_delivery_Scavengers_direct_seed_dispersal_towards_ungulate_carcasses/links/5b7563db45851546c90990e0/Special-delivery-Scavengers-direct-seed-dispersal-towards-ungulate-carcasses.pdf

Vucetich, J. A., Peterson, R. O., & Waite, T. A. (2004). Raven scavenging favours group foraging in wolves. *Animal behaviour*, 67(6), 1117-1126.

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S000334720400065X>

Wikenros, C., Sand, H., Ahlqvist, P., & Liberg, O. (2013). Biomass flow and scavengers use of carcasses after re-colonization of an apex predator. *PloS one*, 8(10), e77373.

<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0077373>

Wilmers, C. C., & Getz, W. M. (2005). Gray wolves as climate change buffers in Yellowstone. *PLoS biology*, 3(4), e92.

<https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.0030092>

Wilmers, C. C., Stahler, D. R., Crabtree, R. L., Smith, D. W., & Getz, W. M. (2003). Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf-and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. *Ecology Letters*, 6(11), 996-1003.

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1461-0248.2003.00522.x>

Wilson, E. E., & Wolkovich, E. M. (2011). Scavenging: how carnivores and carrion structure communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(3), 129-135.

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534710003034>

Young, A., Stillman, R., Smith, M. J., & Korstjens, A. H. (2014). An experimental study of vertebrate scavenging behavior in a northwest European woodland context. *Journal of forensic sciences*, 59(5), 1333-1342.

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/1556-4029.12468>