



Monitoring **van het**
voor vogels oogstbare
voedselaanbod **in de**
kombergingen van het
Pinkegat **en**
Zoutkamperlaag

Bruno J. Ens (Ed.),
Johan Krol,
Jaap van der Meer,
Harry Piening,
Jeroen Wijsman,
Hans Schekkerman &
Kees Rappoldt

Sovon-rapport 2015/15



Monitoring van het voor vogels oogstbare voedselaanbod in de kombergingen van het Pinkegat en Zoutkamperlaag

Bruno J. Ens (Ed.) - Sovon Vogelonderzoek Nederland

Johan Krol - Natuurcentrum Ameland

Jaap van der Meer - Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ)

Harry Piening - Nederlandse Aardolie Maatschappij BV (NAM)

Jeroen Wijsman - IMARES Wageningen UR

Hans Schekkerman - Sovon Vogelonderzoek Nederland

Kees Rappoldt - EcoCurves



Sovon-rapport 2015.15
Dit rapport is samengesteld
in opdracht van de NAM
(Sovon project S2015.052)



Colofon

© Sovon 2015

Dit rapport is samengesteld in opdracht van de Nederlandse Aardolie Maatschappij

Illustratie omslag: Bruno Ens

Wijze van citeren: Ens B.J. (Ed.), Krol J., van der Meer J., Piening H., Wijsman J., Schekkerman H., Rappoldt K. 2015. Monitoring van het voor vogels oogstbare voedselaanbod in de kombergingen van het Pinkegat en Zoutkamperlaag. Sovon-rapport 2015.15. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

ISSN-nummer: 2212 5027

Sovon Vogelonderzoek Nederland
Toernooiveld 1
6525 ED Nijmegen
e-mail: info@sovon.nl
website: www.sovon.nl

Niets uit dit rapport mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar worden gemaakt d.m.v. druk, fotokopie, microfilm, of op welke andere wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Sovon en van de Nederlandse Aardolie Maatschappij.

1. Inhoud

2. Samenvatting	3
3. Inleiding	5
4. Monitoring data	7
4.1. Onderzoeksgebied	7
4.2. Hoogtekaart	7
4.2.1. Lodingen	7
4.2.2. LiDAR	7
4.3. Waterstanden	8
4.4. SIBES	8
4.4.1. Bemonstering bodemfauna	8
4.4.2. Bemonstering sediment	9
4.5. WOT Litorale Surveys Waddenzee	9
4.5.1. Mossel- en kokkelsurvey	9
4.5.2. Litorale mossel- en oesterbanken	9
4.6. Vogeltellingen	9
5. Model	11
5.1. Beschrijving berekeningen en versiebeheer	11
5.1.1. Habitat geschiktheid (proxy voor draagkracht)	11
5.1.2. Monitoring	11
5.1.3. Schema van het model	11
5.2. Functionele respons	15
5.2.1. Holling type II functionele respons (disc equation)	15
5.2.2. Algemene functionele respons	16
5.2.3. Functionele respons Kanoet (Digestive Rate Model)	17
5.3. Dieet	17
5.4. Voedselbehoefte en beschikbare foerageertijd	18
5.5. Correctiefactoren habitat	20
5.6. Correctiefactoren bodemdieren	20
6. Resultaten	23
6.1. Scholekster	23
6.1.1. Aantallen en verspreiding	23
6.1.2. Proxies voor draagkracht	23
6.2. Kluut	24
6.2.1. Aantallen en verspreiding	24
6.2.2. Proxies voor draagkracht	25
6.3. Zilverplevier	26
6.3.1. Aantallen en verspreiding	26
6.3.2. Proxies voor draagkracht	26
6.4. Kanoet	27
6.4.1. Aantallen en verspreiding	27
6.4.2. Proxies voor draagkracht	28
6.5. Rosse Grutto	29
6.5.1. Aantallen en verspreiding	29
6.5.2. Oogstbare voedselaanbod	30
6.6. Wulp	31
6.6.1. Aantallen en verspreiding	31
6.6.2. Proxies voor draagkracht	31
6.7. Ruimtelijke verspreiding van het voedselaanbod	32
6.8. Aandachtsgebieden	33

7. Discussie	35
7.1. Integratie monitoring data	35
7.2. Input data	35
7.2.1. LiDAR	35
7.2.2. Amplitude kaart	35
7.2.3. Correctiefactoren bodemdieren	35
7.2.4. Verweving IMARES schelpdiersurveys en SIBES bodemdierenbemonstering	35
7.2.5. Correctiefactoren abiotisch wadvogelhabitat	35
7.3. Welke proxy?	36
7.3.1. Schatting functionele respons	37
7.3.2. Validatie	37
8. Aanbevelingen voor de volgende stap	39
9. Appendices	41
9.1. Benthos soortenlijst	41
9.2. Dieet & selectie van prooigrootte	42
9.2.1. Scholekster	42
9.2.2. Kluut	43
9.2.3. Zilverplevier	43
9.2.4. Kanoet	44
9.2.5. Rosse Grutto	44
9.2.6. Wulp	45
9.3. Input files	48
10. Literatuur	50

2. Samenvatting

De gaswinning vanaf de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen (samen: MLV) kan effecten hebben op het Natura 2000 gebied Waddenzee. Uit voorzorg vindt de winning plaats volgens het ‘Hand aan de kraan’ principe. In dat kader vindt een uitgebreide monitoring plaats van biotische en abiotische parameters, om te controleren of gaswinning vanaf de bovengenoemde locaties geen meetbaar nadelig effect heeft op de instandhoudingsdoelstellingen van de speciale beschermingzone Waddenzee, waaronder een groot aantal vogelsoorten waarvoor het gebied is aangewezen.

In het monitoring programma voor de jaren 2014-2019 (NAM 2014b) is gekozen voor een analysestrategie waarbij de op de wadplaten gemonitorde variabelen bodemdieren, bodemhoogte, sedimentatie en waterstanden worden geïntegreerd tot één variabele die zo goed mogelijk de instandhoudingsdoelen representeert (Auditcommissie 2014a). Het is niet mogelijk de draagkracht voor de verschillende wadvogelsoorten direct te bepalen op basis van deze metingen, maar het is wel mogelijk om de metingen te combineren tot proxies voor draagkracht voor naar schatting 17 soorten wadvogels. Dit rapport beschrijft de voortgang die is geboekt bij het ontwikkelen van proxies voor draagkracht voor zes goed onderzochte wadvogelsoorten: Scholekster, Kluut, Zilverplevier, Kanoet, Rosse Grutto en Wulp. Hoofddoel was het ontwerpen van een strak georganiseerde *work flow*, inclusief de bijbehorende *software*, om de trendgrafieken van deze proxies jaarlijks te updaten op basis van de jaarlijkse monitoring gegevens. Dit hoofddoel is gerealiseerd.

De proxies voor draagkracht zijn gebaseerd op de aanname dat de draagkracht voor de wadvogels primair bepaald wordt door het voedselaanbod. Als eerste stap is daarom voor elke vogelsoort het dieet bepaald op basis van een uitgebreide literatuurstudie. Daarbij zijn de prooi-soorten geïntegreerd als stapelvoedsel, aanvullende voedselbron en sporadische voedselbron. Proxies zijn gebaseerd op alleen het stapelvoedsel (*short-list*) en het stapelvoedsel plus de aanvullende voedselbronnen (*long-list*). Tweede stap is het bepalen van de voedselbehoefte en de opnamesnelheid van voedsel die bij een bepaald voedselaanbod gerealiseerd kan worden. Ook deze parameters zijn geschat op basis van literatuurstudie.

In eerdere studies zijn twee fundamenteel verschillende proxies gebruikt: (a) het oogstbare voedselaanbod in termen van biomassa (Zwarts *et al.*

1996d), (b) het oppervlak geschikt foerageerhabitat (Kraan *et al.* 2009). De oogstbare biomassa is de aanwezige biomassa prooidieren minus de biomassa in gebieden waar onvoldoende voedsel ligt voor de vogels om in hun voedselbehoefte te voorzien. In eerdere studies wordt geen rekening gehouden met de droogvalduur van de wadplaten. In deze studie zijn de proxies op basis van biomassa zowel met als zonder correctie voor droogvalduur berekend. Het oppervlak geschikt foerageerhabitat is het areaal aan droogvallende wadplaten waar de betreffende vogelsoort in de geselecteerde periode van het jaar met een zodanig snelheid voedsel kan vinden dat in de dagelijkse voedselbehoefte kan worden voorzien. Voor elke vogelsoort is bepaald wanneer de vogels in grote aantallen aanwezig zijn in het onderzoeksgebied op basis van het gemiddelde seizoensverloop in de aantallen. In combinatie met kennis over de ecologie levert dit de meest kritieke periode en het moment in het jaar waarvoor de proxies berekend moeten worden.

De opnamesnelheid van voedsel is geschat op basis van de functionele respons, die het verband tussen de opnamesnelheid en het voedselaanbod beschrijft. Directe schattingen van dit verband zijn maar voor enkele combinaties van vogelsoort en prooi-soort beschikbaar. Daarom is voor alle vogelsoorten een algemene formule gebruikt, die is opgesteld op basis van een review van alle beschikbare functionele responsen (Goss-Custard *et al.* 2006). In de gepubliceerde parameterwaarden bleek een fout te zitten, die op basis van herberekeningen hersteld kon worden. Er is gerekend met de verbeterde parameterwaarden.

Naast deze algemene functionele respons is voor de Kanoet ook gerekend met het *digestive rate model* (van Gils *et al.* 2005b). Dit model houdt rekening met het feit dat de verteringsnelheid van voedsel wordt beperkt door de hoeveelheid onverteerbaar materiaal die wordt ingeslikt. Dit heeft belangrijke consequenties voor de voorspelde prooikeuze. Voor de jaren 2008 t/m 2013 konden proxies worden berekend. Omdat het hoofddoel van deze rapportage het leveren van een “*proof of concept*” was, is niet gepoogd de gevonden patronen uitgebreid te interpreteren in termen van fluctuaties in bodemdieren, of te relateren aan veranderingen in vogelaantallen. In plaats daarvan zijn de proxies met elkaar vergeleken. Het volgende valt daarbij op:

1. De proxies die gebaseerd zijn op biomassa (aanwezige biomassa, aanwezige beschikbare biomassa, oogstbare biomassa en oogstbare beschik-

bare biomassa) vertonen vaak een sterk op elkaar lijkend verloop. Daarbij maakt het vaak weinig verschil of alleen gerekend is met het stapelvoedsel, of ook met de aanvullende voedselbronnen. En ook de tijd van het jaar heeft weinig effect op het patroon. Er is natuurlijk wel een effect op het absolute niveau.

2. Bij bijna alle soorten is de trend in geschikt foerageerhabitat (oppervlakte wad waar het voedsel in oogstbare dichtheden voorkomt) sterk verschillend van de trend in de proxies gebaseerd op biomassa.
3. Als voor de Kanoet niet de algemene functionele respons wordt gebruikt, maar het *digestive rate model*, dan zijn de waardes voor het oogstbare voedselaanbod aanzienlijk lager dan die voor het aanwezige voedselaanbod, onafhankelijk of de beschikbaarheid (in termen van droogvalduur) ook in de berekening wordt betrokken

In de discussie wordt uitgebreid ingegaan op de volgende twee vragen:

1. Moeten wij kiezen voor een proxy gebaseerd op biomassa of op oppervlakte geschikt foerageerhabitat?
2. Moeten wij uitgaan van maximalisatie van de opnamesnelheid van voedsel (zoals in de algemene functionele respons), of moeten wij ook de beper-

kingen door de begrensde verteringsnelheid van voedsel in rekening brengen (zoals in het *digestive rate model*).

In het rapport worden de volgende suggesties voor de volgende stap in de modelontwikkeling gedaan:

1. Verbeteren invoegen LiDAR hoogtekarten.
2. Verbeteren interpolatie waterstanden middels amplitudekaart.
3. Verbeteren correctiefactoren bodemdieren.
4. Verbeteren verweving IMARES schelpdiersurveys en SIBES benthosbemonstering
5. Verbeteren correctiefactoren voor de abiotische componenten van het wadvogelhabitat.
6. Validatie van de verschillende proxies voor draagkracht, inclusief onderzoek naar de beste manier om beschikbaarheid (in termen van droogvalduur) te incorporeren.
7. Verbeteren van de parameter files voor de functionele respons van een aantal van de nu onderzochte wadvogelsoorten.
8. Uitbreiding van het aantal onderzochte vogelsoorten.
9. Ontwerpen van een gevoeligheidsanalyse, inclusief een analyse van de variabelen die de waargenomen trends in de verschillende proxies voor draagkracht verklaren.

3. Inleiding

De gaswinning vanaf de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen (samen: MLV) kan effecten hebben op het Natura 2000 gebied Waddenzee. De voorspelde daling van wadplaten als gevolg van bodemdaling door gaswinning is uitermate gering en er worden geen significante effecten op natuurwaarden verwacht (Meesters *et al.* 2006). Desondanks vindt uit voorzorg de winning plaats volgens het ‘Hand aan de kraan’ principe, waarbij de jaarlijkse zeespiegelstijging en bodemdaling door gaswinning samen niet de komberging specifieke sedimentatie capaciteiten van het Pinkegat en de Zoutkamperlaag mogen overschrijden. Naast de meet- en regelcyclus rondom de bodemdalingssnelheid vindt er een uitgebreide monitoring plaats van biotische en abiotische parameters, om te controleren of gaswinning vanaf de bovengenoemde locaties geen meetbaar nadelig effect heeft op de instandhoudingsdoelstellingen van de speciale beschermingszone Waddenzee, waaronder een groot aantal vogelsoorten waarvoor het gebied is aangewezen.

De monitoring over de jaren 2007-2012 is geëvalueerd in 2013 (NAM 2014a). De Auditcommissie m.e.r. heeft hierover een advies uitgebracht (Auditcommissie 2014b, Auditcommissie 2014c) dat is verwerkt in het monitoringprogramma 2014-2019 (NAM 2014b). Een belangrijk punt van kritiek was dat de verschillende monitoring onderdelen onvoldoende samenhang en integratie vertoonden. Daarom is in het nieuwe programma gekozen voor een analysestrategie waarbij de op de wadplaten gemonitorde variabelen bodemdieren, bodemhoogte, sedimentatie en waterstanden worden geïntegreerd tot één variabele die zo goed mogelijk de instandhoudingsdoelen representeert. Op de keper beschouwt vereist de in het aanwijzingsbesluit gezegde term ‘draagkracht van het gebied voor een bepaalde hoeveelheid vogels’ toepassing van een draagkrachtmodel, zoals WEBTICS (Rappoldt *et al.* 2004). Op dit moment is WEBTICS alleen gekalibreerd voor de Scholekster (Rappoldt & Ens 2013), maar kalibratie voor Kanoet en Wulp lijkt mogelijk (Ens *et al.* 2006, Ens *et al.* 2008). Er is echter gekozen voor een alternatieve benadering, namelijk het ontwikkelen van proxies voor draagkracht, om op die manier voor een veel groter aantal vogelsoorten een jaarlijks getal te kunnen genereren. De proxies zijn varianten van de parameter ‘oogstbare hoeveelheid voedsel per tij’ (OHVT) (Zwarts & Wanink 1993). De OHVT is vogelsoort-specifiek en opgebouwd uit de biomassa en kwaliteit van de groep benthossoorten die onderdeel uitmaken van het dieet van de betreffende vogelsoort, en de bereikbaarheid

ervan voor de vogels, waaronder de droogvalduur. Deze benadering is eerder toegepast in onderzoek aan Scholeksters langs de Friese kust (Zwarts *et al.* 1996d) en Kanoeten in de westelijke Waddenzee (Kraan *et al.* 2009). In de gedetailleerde studie langs de Friese kust werden de ontwikkelingen in het voor Scholeksters oogstbare voedselaanbod gerelateerd aan de veranderingen in de aantallen Scholeksters in het gebied voor de jaren 1977 t/m 1986. De voorspellingen over prooikeuze veranderingen konden worden bevestigd en er was een sterke positieve correlatie tussen de aantallen Scholeksters in een gegeven jaar en het voor Scholeksters oogstbare voedselaanbod in dat jaar (Zwarts *et al.* 1996d). In de studie aan Kanoeten werd niet de omvang van het oogstbare voedselaanbod bepaald, maar de oppervlakte geschikt foerageerhabitat. Dit nam met 55% af in de periode 1996-2005. Ook de aantallen Kanoeten namen af, maar de dichtheden op geschikt foerageerhabitat bleven gelijk (Kraan *et al.* 2009).

Volgens het monitoringplan zullen de proxies voor draagkracht jaarlijks worden bepaald met behulp van een ecologisch model op basis van meetgegevens over de hoogteligging van de wadplaten (m.b.v. LIDAR), hier aanwezige voedselbestanden (benthos), en vogelsoort-specifieke rekenregels. De hoogtemetingen worden uitgevoerd door FUGRO en geanalyseerd door Deltares, de benthossurveys door het NIOZ in het kader van het SIBES-programma (Compton *et al.* 2013), aangevuld met de Waddenzee brede surveys van mosselbankcontouren en mosselen kokkelbestanden door IMARES (van Zweeden *et al.* 2012, van den Ende *et al.* 2012, van Zweeden *et al.* 2013), de vogelsoortspecifieke rekenregels worden opgesteld door Sovon, en het geïntegreerde ecologische model wordt geprogrammeerd door het bureau EcoCurves.

In het ecologische model moeten per gridcel (500 x 500 m) de lokaal gemeten of geïnterpoleerde hoogteligging (overstromingsduur), en benthosvoorraad worden vertaald naar een schatting van de OHVT. Om dit te kunnen doen moet voor de betreffende vogelsoorten bekend zijn:

1. in welke periode van het jaar het beschikbare voedselaanbod naar verwachting het meest beperkend zal zijn – dit zal samenhangen met de periode van aanwezigheid en de functie van het gebied in die periode (opvetten om door te trekken; overwinteren, etc)
2. welke soorten prooidieren en welke grootteklassen van deze soorten ze hier eten,
3. hoe hun voedselopnamesnelheid afhangt van de

- dichtheid en kwaliteit van de prooidieren,
4. in welke mate hun foerageervoorkomen wordt beperkt door habitatkenmerken zoals sediment-samenstelling en de afstand tot hoogwatervlucht-plaatsen (HVP's),
 5. hoe biomassa, kwaliteit en beschikbaarheid van prooidieren veranderen in de loop van het jaar.

Het verschil in de aanpak bij de berekening van OHVT tussen Zwarts *et al.* (1996d) en Kraan *et al.* (2009) bewijst dat het niet op voorhand vaststaat wat de beste berekeningswijze is. Daar komt bij dat geen van beide proxies rekening houdt met droogvalduur. Daarom is er in deze rapportage voor gekozen de volgende vijf berekeningsmethodieken te hanteren:

1. De *aanwezige biomassa* aan prooidieren op basis van dieet.
2. De *beschikbare biomassa* aan prooidieren, bepaald door de aanwezige biomassa aan prooidieren te wegen naar de procentuele droogvalduur.
3. Het *areaal geschikt foerageerhabitat* op basis van de berekende opnamesnelheid van voedsel en een energetisch bepaalde ondergrens aan de opnamesnelheid. Dit is de proxy voor draagkracht zoals toegepast door Kraan *et al.* (2009).
4. De *oogstbare prooibiomassa*. Dit is de biomassa prooidieren in gebieden waar de drempelwaarde in opnamesnelheid gehaald wordt en komt overeen met de proxy voor draagkracht zoals toegepast door Zwarts *et al.* (1996d).

5. De *beschikbare oogstbare prooibiomassa*. Dit is de oogstbare prooibiomassa gewogen naar droogvalduur

Deze berekeningen zijn steeds gemaakt voor twee dieten. In het beperkte dieet zijn alleen die prooisorten opgenomen waarvan bekend is dat ze regelmatig het stapelvoedsel vormen. In het uitgebreide dieet zijn alle prooisorten opgenomen die met enige regelmaat worden gegeten.

Er zijn naar schatting 17 soorten wadvogels waarvoor deze aanpak naar verwachting zinvolle resultaten zal leveren. Het is de bedoeling om op termijn rekenregels te formuleren en berekeningen uit te voeren voor al deze soorten. Voor dit eerste jaar hebben we ons beperkt tot de volgende zes soorten: Scholekster, Kanoet, Wulp, Rosse Grutto, Kluut en Zilverplevier. Deze zes soorten zijn uitgekozen vanwege het feit dat ze relatief goed zijn onderzocht. Toch zijn ook voor deze soorten niet alle genoemde aspecten tot in kwantitatief detail bekend. Het best onderzocht zijn Scholekster en Kanoet, waarvoor, zoals eerder gemeld, al rekenregels geïdentificeerd zijn om de omvang van het oogstbare voedselaanbod te kwantificeren (Zwarts *et al.* 1996d, Kraan *et al.* 2009). Voor de andere (overwegend wormen etende) soorten is de kennis minder compleet en zal meer moeten worden gewerkt met aannames, onder meer op basis van analogieën en extrapolatie vanuit de best onderzochte soorten.

4. Monitoring data

4.1. Onderzoeksgebied

Het onderzoeksgebied betreft de kombergingen van Pinkegat en Zoutkamperlaag. In Figuur 4.1 is dit gebied aangegeven met een donkere schaduw.

Naast de input van data en berekeningen op het ruimtelijke niveau van het gehele komberging gebied van de Zoutkamperlaag en het Pinkegat ligt het in de bedoeling om in toekomstige uitwerkingen ook in te zoomen op een aantal deelgebieden. De ligging en nummering van deze aandachtsgebieden is weergegeven in Figuur 4.1. De hier gekozen vijf aandachtsgebieden betreffen de grootste droogvallende platen binnen de kombergingen waarvan aannemelijk is dat ze een belangrijke rol vervullen binnen de ecologie van het gebied. Bovendien ligt een deel van de platen binnen de contouren van diepe bodemdaling door gaswinning waarbij het gaat om één (Paesumerwad, gebied 2) tot meerdere decimeters (Oost-Ameland, gebied 1) en worden de gebieden Engelsmanplaat (3), Wierumerwad (4) en Brakzand (5) minder of nauwelijks beïnvloed. Van de gebieden Oost-Ameland (1), Paesumerwad (2) en Engelsmanplaat (3) zijn gedetailleerde sedimentatiemetingen over de afgelopen jaren beschikbaar (de Vlas 2011, Krol 2013). En van alle vijf gebieden zijn hypsometrische curves beschikbaar.

4.2. Hoogtekaart

4.2.1. Lodingen

In het Monitoringprogramma 2007-2012 (NAM 2007) rond de winningen van het wadgas vanaf de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen,

is aangegeven dat de geomorfologische dynamiek in de Waddenzee nader zal worden onderzocht aan de hand van de lodinggegevens van Rijkswaterstaat (RWS). De lodinggegevens van de gehele Nederlandse Waddenzee worden door RWS continu verzameld in cycli van 6 jaar. RWS heeft op verzoek van de NAM de basisgegevens van de laatste vier lodingen beschikbaar gesteld.

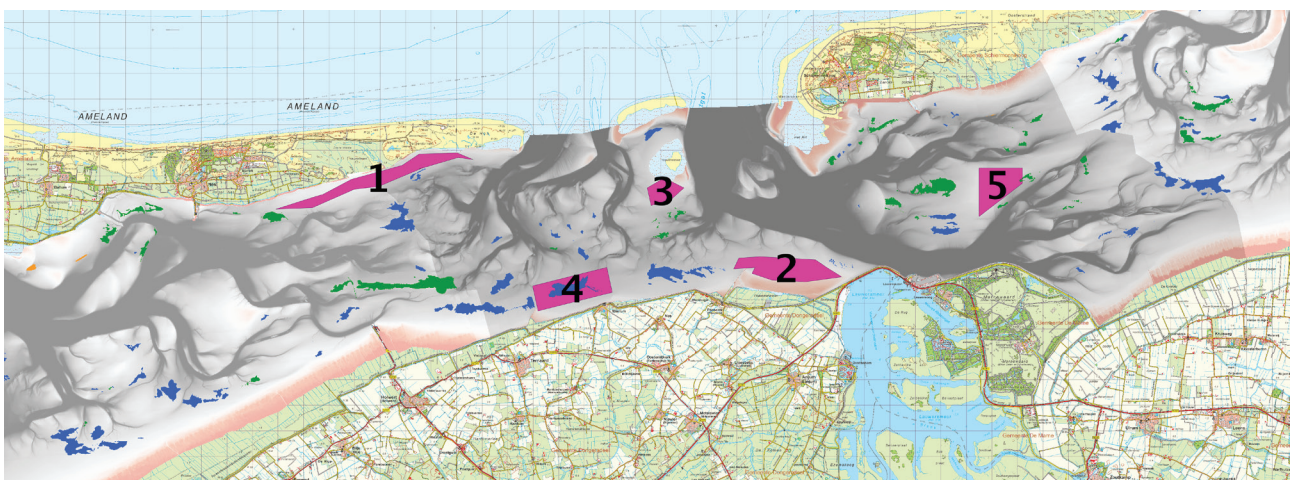
Aangezien RWS voor de 4e cyclus een andere meetmethode heeft toegepast, zoals GPS-LRK (*Long-Range-Kinematic*) in plaats van WST (Waterstanden gecorrigeerde dieptemetingen) en Lidar, kan deze data niet met voorgaande cycli vergeleken worden. Zie hiervoor het rapport van Periplus (2009).

De data van de 4e cyclus is gebruikt om de nulsituatie voor de monitoring rond de MLV winningen te beschrijven. Zie hiervoor NAM (2010).

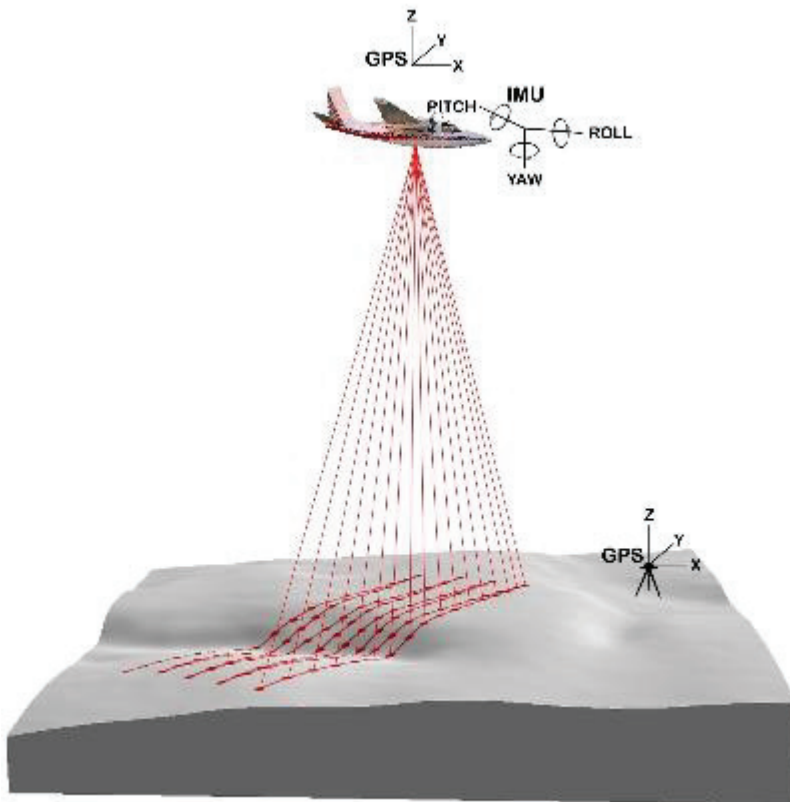
Deltares heeft alle cycli beschouwd en gerapporteerd in het kader van de integrale beoordeling (NAM 2013), ook in samenhang met de LiDAR opnames. Voor dit rapport is de meest recente hoogtekaart cyclus5 gebruikt (Elias & Wang 2013). Er circuleert een nieuwere versie van deze kaart waarin de meest recente lodingen van het wad onder Rottum en het Eems-Dollard gebied zijn verwerkt, maar documentatie over deze kaart ontbreekt. Zonder documentatie is deze kaart niet bruikbaar.

4.2.2. LiDAR

Laseraltimetrie of LiDAR staat voor *Laser Imaging Detection and Ranging* en is een technologie die de afstand tot een bepaald object of oppervlak bepaalt door middel van het gebruik van laserpulsen (vergelijkbaar met radar, dat echter radiogolven



Figuur 4.1. Ligging van de aandachtsgebieden (in roze) in het onderzoeksgebied. Bij de nummers horen de volgende namen: 1= Oost-Ameland, 2= Paesumerwad, 3= Engelsmanplaat, 4= Wierumerwad, 5= Brakzand. Ook weergegeven de contouren van de mosselbanken (blauw) en gemengde mossel-oesterbanken (groen) voor het jaar 2013.



Figuur 4.2. LiDAR-metingen vanuit een vliegtuig zoals toegepast in deze studie. In het vliegtuig is een laser-altimeter gemonteerd alsook een GPS en IMU (Inertial Measurement Unit) die snelheid, oriëntatie en zwaartekracht meet. Uit GPS en IMU kan de positie van het opnamevoertuig worden bepaald en daarmee ook de positie en kijkrichting van de laser-altimeter. De laser-altimeter zendt een puls uit die op het terrein of in het terrein gelegen objecten reflecteert. De looptijd van deze puls wordt gemeten en daarmee kan de positie van elke individuele laserpuls worden bepaald. Overgenomen uit Vestjens (2015).

gebruikt in plaats van licht). Voor hoogtemetingen wordt veelal vanuit een vliegtuig of helikopter gemeten (Figuur 4.2). Met deze techniek zijn opnames gemaakt van de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag. Tevens gebruikt Rijkswaterstaat deze techniek naast lodingen om eens in de 6 jaren de hoogte van de gehele Waddenzee te bepalen.

Aangezien de topografische laserpuls niet door water penetreert, zal ook het wateroppervlak reflecteren (voor zover er geen speculaire reflectie optreedt, ofwel daar waar geen reflectie naar de ontvanger optreedt in die delen van de scan, die een scherpe hoek maken met het water) en als meetpunt meegenomen worden. Opnames dienen dan ook zoveel mogelijk tijdens laagwater plaats te vinden. Voor de NAM surveys van de betreffende kombergingen is als eis gesteld, dat de maximale waterhoogte niet meer dan - 0.70m NAP mag bedragen. Door tijdens de analyse een grens te stellen aan de minimale gemeten hoogte

van - 0.50m NAP zullen de overblijvende data altijd het droogvallend wad representeren (Figuur 4.3).

De LiDAR data van 2010, 2011 en 2012 zijn door Deltares geanalyseerd en gerapporteerd.

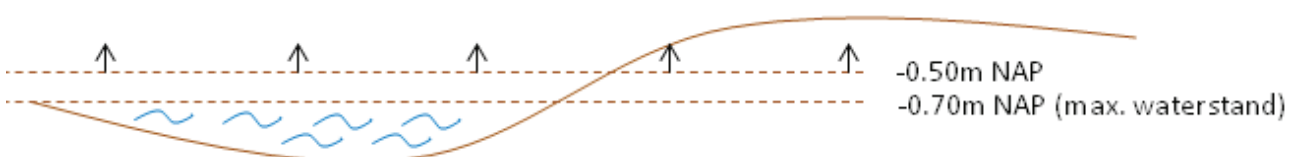
4.3. Waterstanden

De waterstanden worden elke 10 minuten geregistreerd op 15 verschillende peilstations verspreid over de Waddenzee (Figuur 5.3). Rijkswaterstaat verzorgt deze metingen en stelt ze vrijelijk ter beschikking.

4.4. SIBES

4.4.1. Bemonstering bodemfauna

Het NIOZ is in 2008 begonnen met een langjarige synoptische macrozoöbenthos bemonstering van alle



Figuur 4.3. Schema van hoogtevariatie van het wad en de grenswaarden waarbij LiDAR-metingen zijn verricht.

litorale (droogvallende) gebieden in de Waddenzee. Dit is het project SIBES (*Synoptic Intertidal Benthic Survey*). Vanaf het onderzoekvaartuig RV Navicula wordt tijdens hoogwater met rubberbootjes, of lopend tijdens laagwater, de bodemfauna op de wadplaten bemonsterd met behulp van steekbuis en zeef. De monsterpunten liggen op 500 meter afstand verspreid over het hele droogvallende deel van de Nederlandse Waddenzee (Bijleveld *et al.* 2012, Compton *et al.* 2013). Op elk punt wordt een monster genomen tot een diepte van 30 cm, waarbij de bovenste 4 cm apart wordt gezeefd en uitgezocht. Die bovenste 4 cm zijn van belang voor soorten met een korte snavel als de Kanoet. Van de schelpdieren worden de lengtes gemeten, en vlees en schelp gewogen. Ook de wormen worden geteld, gemeten en gewogen door middel van asvrij drooggewicht.

4.4.2. Bemonstering sediment

Sedimentmonsters worden ook op het 500 m grid genomen. Een centrifugebuisje wordt 4 cm diep gestoken, meegenomen naar het lab en bij -20 °C bewaard. Vervolgens worden de monsters eerst gevriesdroogd en dan met een deeltjes analyser verwerkt, waarbij de zogeheten biologische methode gebruikt wordt, hetgeen inhoudt dat organische stof en Calcium carbonaat niet eerst verwijderd worden. Zie voor verdere details Compton *et al.* (2013).

4.5. WOT Litorale Surveys Waddenzee

IMARES voert jaarlijks in het voorjaar twee litorale surveys uit in de Waddenzee, de Mossel- en kokkelsurvey (van Asch *et al.* 2014) en de litorale mossel- en oesterbankensurvey (van den Ende *et al.* 2014). Voor beiden betreft het een in principe gebiedsdekkende survey van de litorale platen, met als doel het maken van een bestandschatting van de Mossels en Kokkels en het schatten van het areaal aan mossel- en oesterbanken in de Waddenzee.

4.5.1. Mossel- en kokkelsurvey

Bij deze survey wordt er bemonsterd volgens een gestratificeerd grid, d.w.z. dat dáár waar veel Kokkels en/of Mossels verwacht worden, wordt gemonsterd volgens een dichter grid dan daar waar de verwachting heel laag is. Voor beide soorten wordt elk jaar volgens een apart, deels overlappend, grid gemonsterd. Van elke locatie is ook het stratumoppervlak bekend, d.w.z. het oppervlak waarvoor het punt representatief is (bepaald door de afstand tot de overige gridpunten). Hiervoor geldt dat het stratumoppervlak voor Kokkels en Mossels op één en hetzelfde punt kan verschillen, omdat op mosselbanken met een dichter grid wordt gemonsterd voor de Mossels. Voor de overige schelpdieren (bv Nonnetjes) wordt het kokkelstratum aangehouden bij de berekeningen

voor het simulatiemodel WEBTICS (Rappoldt *et al.* 2004).

Er wordt bemonsterd met een stempelkor, een kokkelschepje of steekbuis, afhankelijk van de ligging van het monsterpunt en het getij tijdens de bemonstering. Het totaal bemonsterde oppervlak per locatie bedraagt steeds, afhankelijk van het tuig, 0.1 of 0.2 vierkante meter. Daarnaast wordt sinds 2012 in de oesterbanken bemonsterd met een speciaal daarvoor geschikt tuig, de oesterhapper. Ook met de andere tuigen, en dus ook in de eerdere jaren, werden oesters wel meegenomen in de analyse, maar deze tuigen zijn minder geschikt voor hele grote (klompen) oesters.

4.5.2. Litorale mossel- en oesterbanken

De kartering van de litorale mossel- en oesterbanken vindt te voet plaats tijdens laag water. Met behulp van GPS-apparatuur worden de contouren van de banken vastgelegd en wordt zoveel mogelijk informatie verzameld over de samenstelling van de bank, zoals leeftijd, dichtheid en overige bijzonderheden. Binnen de beschikbare tijd worden zoveel mogelijk banken bezocht. Voor het bepalen van het totale areaal wordt voor de banken die niet bezocht zijn, uitgegaan van de gegevens uit voorgaande jaren en de gegevens verkregen uit een inspectievlucht. Areaalschattingen voor het huidige bestand blijven daarmee tot twee jaar na de survey voorlopig omdat zij naar aanleiding van latere surveys mogelijk nog worden aangepast.

Voor het verwerken van deze data wordt gebruik gemaakt van het programma arcGIS. Hierin worden de contouren getekend als polygonen en krijgt iedere bank (polygoon) de bijbehorende eigenschappen en wordt het oppervlakte berekend. Per jaar wordt er één *shapefile* gemaakt met daarin alle polygonen van dat jaar.

4.6. Vogeltellingen

De monitoring van de watervogels in de Waddenzee is onderdeel van het nationale Netwerk Ecologische Monitoring (Hornman *et al.* 2011) en tevens van het TMAP-programma, een samenwerkingsverband met de Duitse en Deense Waddenzee (Koffijberg *et al.* 2006). Bij de watervogeltellingen wordt de Waddenzee tijdens hoogwater geteld (hoogwater-vluchtplaatsen), inclusief de strook binnenlandse gebieden direct achter de dijk. Deze hoogwatertellingen vormen de basis van de hier gepresenteerde watervogelgegevens. 40% van de gebieden wordt maandelijks geteld, de overige gebieden worden in vier vaste maanden van het jaar geteld (september, november, januari en mei) alsmede in een steeds alternerende maand. Op die wijze wordt in de loop der tijd het gehele jaar met tellingen afgedekt.

Bij het analyseren van tijdreeksen is het belangrijk dat variaties in telinspanning niet doorklinken in de aantalsontwikkeling. Ontbrekende tellingen moeten dus worden 'bijgeschat'. Bij de watervogel-tellingen is dit bovendien een belangrijk aspect omdat niet in alle maanden van het jaar wordt geteld. Voor dit 'bijschatten' wordt de ontbrekende telling geschat op grond van (1) de verhouding tussen de gemiddelde aantallen in het telgebied en de overige gebieden (plotfactor); (2) de verhouding tussen de gemiddelde aantallen in de ontbrekende maand en de andere maanden (maandfactor), en (3) de verhouding tussen de gemiddelde aantallen in het jaar met de ontbrekende telling en de andere jaren (jaarfactor). Telgebieden zijn voor deze bewerkingstappen in een aantal regio's ingedeeld, die overeenkomen wat betreft habitat, seizoensverloop en aantalsontwikkelingen. De Waddenzee bestaat uit vier strata: west, oost, Eems-Dollard en Noordzeestranden. Deze werkwijze levert in het algemeen goede schattingen op, zij het dat ze natuurlijk nooit echte tellingen kunnen vervangen.

De bijschattingen worden uitgevoerd op het laagste niveau, dat van een maandelijks telling in een telgebied, met het programma U-index (Bell 1995). Wanneer voor een regio in een maand het deel van de totale aantallen van telgebieden dat uit geschatte gegevens bestaat meer dan 90% is wordt de schat-

ting onbetrouwbaar geacht en achterwege gelaten. Voor analyses op de schaal van afzonderlijke regio's worden deze jaren in de trendberekening niet meegenomen.

De seizoenssommen die als basis dienen voor de verdere trendberekeningen bevatten doorgaans alle relevante maanden van het jaar voor een bepaalde soort. Voor ontbrekende maanden wordt het aantal vogels verwaarloosbaar geacht of gaat het uitsluitend om de eigen broedvogels. Onder die aanname wordt de seizoenssom gedeeld door 12 en wordt het seizoensgemiddelde bepaald, dat verder als parameter bij de trendberekening (zie hieronder) wordt gebruikt (in plaats van indexen). Gebruik van dit seizoensgemiddelde om trends uit te drukken is vergelijkbaar met de bekende werkwijze met vogeldagen. Hornman *et al.* (2011) geven een volledig overzicht van de routines die worden gebruikt bij deze *imputing*.

De trends worden berekend met behulp van het programma TrendSpotter van het RIVM (Visser 2004, Soldaat *et al.* 2007). De trends zijn berekend voor de gesommeerde aantallen in de kombergingen van het Pinkegat en de Zoutkamperlaag voor de seizoenen 1994/95 t/m 2013/14. De seizoenspatronen voor het Pinkegat en de Zoutkamperlaag zijn berekend voor de 10 seizoenen 2004/05-2013/14.

5. Model

5.1. Beschrijving berekeningen en versiebeheer

5.1.1. Habitat geschiktheid (proxy voor draagkracht)

Het habitatmodel rekt een getal uit dat een maat is voor de geschiktheid van het beschouwde gebied voor een bepaalde wadvogelsoort. Daarmee is deze habitat geschiktheid een proxy voor draagkracht. In het eenvoudigste geval gaat het om de totale hoeveelheid geschikt voedsel. Voor vogelsoorten waarvan meer bekend is dan alleen het dieet kunnen betere maten voor de habitat geschiktheid worden uitgewerkt.

De berekening wordt gedaan voor het bemonsteringsgrid van SIBES. Aan elk van de gridpunten wordt een oppervlak toegekend. Het is dan een gridcel. Voor de benthos soorten in het dieet van een vogelsoort kunnen we dan een totale biomassa schatten.

Om aan een monsterpunt een bijbehorend oppervlak toe te kennen wordt een maximale afstand gehanteerd van 400 m – de straal van een cirkelvormig gebied rond het monsterpunt. Als er binnen 800 m een ander monsterpunt ligt, dan wordt er een lijn getrokken tussen de twee punten op even grote afstand van beide punten. Aan monsterpunten die verder dan 400 m verwijderd zijn van alle andere punten zou op die manier een oppervlak van 50 ha toegewezen worden. In de berekeningen wordt dat echter begrensd tot 25 ha, het oppervlak dat hoort bij een gridafstand van 500 m. In het geval dat die laatste begrenzing actief is, is dus het oppervlak op de kaartjes (Figuur 6.26) groter dan het feitelijk gebruikte oppervlak.

Voor de Scholekster en de Kanoet worden behalve de SIBES monsters ook de punten van de IMARES schelpdiersurvey meegenomen. Dat is echter alleen gebeurd voorzover die punten binnen de contouren van een mosselbank liggen. Doordat de IMARES schelpdiersurvey de mosselbanken relatief intensief bemonsterd leidt dat tot een duidelijke toename van het totaal aantal monsterpunten binnen de mosselbank contouren.

Tot nu toe kon dit echter alleen gedaan worden voor de schelpdieretende soorten Scholekster en Kanoet. Voor een soort als de (nog niet beschouwde) Steenloper vormen de mosselbanken een habitat waarbinnen onder schelpen en zeesla e.d. naar allerlei prooi en gezocht wordt. Gegevens daarover zijn in deze versie van het habitat model nog niet ingebouwd. Voedsel dat bijna nooit droogvalt levert naar verwachting een kleinere bijdrage aan de habitat geschiktheid. Om daar rekening mee te houden kunnen we de totale biomassa op een gridcel vermeer-

nigvuldigen met de droogvalduur (een fractie van de tijd).

Kennen we ook de functionele respons en de voedselbehoefte van de vogels, dan kunnen we alleen gridcellen beschouwen waar de opnamesnelheid groter is dan de gemiddeld te realiseren snelheid bij een gemiddelde foerageerduur van 12 uur per etmaal.

5.1.2. Monitoring

Het resultaat van de monitoring voor een bepaalde vogelsoort is een habitat geschiktheid die wordt berekend voor een reeks van jaren. Neemt de geschiktheid toe of af dan kan worden nagegaan of deze verandering samenhangt met bodemdaling.

Ontbrekende gegevens of ontbrekende parameters kunnen in de loop van de jaren worden aangevuld en verder kunnen ook de verschillende maten voor de habitat geschiktheid (proxies voor draagkracht) worden aangepast aan nieuwe inzichten. De nieuwe gegevens en inzichten kunnen dan elk jaar worden gebruikt om voor alle beschikbare jaren de gewenste draagkrachtproxy te berekenen, in grafiek te brengen en op kaarten weer te geven.

5.1.3. Schema van het model

Het schema in Figuur 5.1 geeft de structuur van het model. Input data en parameter files zijn cyaan-kleurig en programma modules zijn roze. Sommige parameter files zijn getekend als een stapel op elkaar liggende rechthoeken. In die gevallen is er voor iedere vogelsoort of voor iedere prooi een dergelijke file. Hieronder worden de verschillende onderdelen nog toegelicht.

5.1.3.1. Benthos

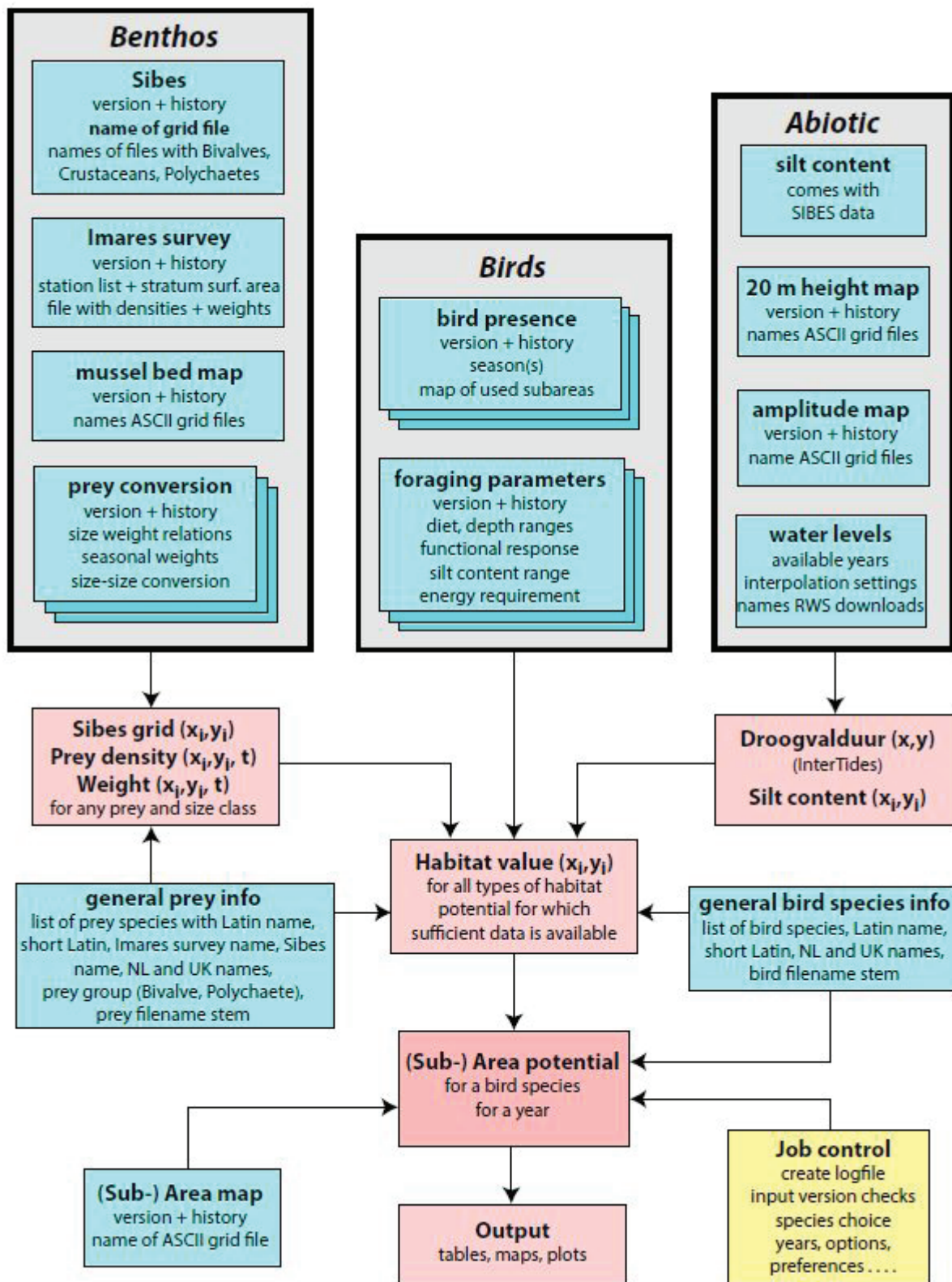
Prooigegevens zijn afkomstig van

- De SIBES bemonstering van schelpdieren, wormen en kreeften sinds 2009
- De IMARES schelpdiersurvey sinds 1990
- De IMARES kaarten van de mosselbanken sinds 1994

In de huidige, eerste versie van het habitat model worden punten van de IMARES survey toegevoegd aan de SIBES bemonstering. Het betreft alleen die punten die binnen de contouren van de mossel- en oesterbanken vallen.

Het is de bedoeling dat de mosselbank contouren in een later stadium ook gebruikt worden om het mosselbank habitat beter te definiëren, ook voor vogels die wormen en kreeften eten.

Een berekening van de habitat geschiktheid vindt plaats voor een seizoen waarin de vogels daadwerkelijk van het Waddengebied gebruik maken. Survey gegevens zullen dan ook moeten worden omgereg-



Figuur 5.1. Schema van het habitat model met data modules (cyaan) en programma modules (roze). De pijlen geven weer waar de onderdelen aan bijdragen. Het geel gekleurde onderdeel “job control” bepaalt aan de hand van de “user input” wat er wordt uitgerekend. De berekeningen worden gedaan op het SIBES grid ($x_i; y_i$). Zie de tekst voor verdere uitleg.

kend naar andere maanden dan waarin de bemonstering plaatsvindt. Verder zijn er meestal omrekeningen van verschillende maten en gewichten nodig (lengte, dikte, versgewicht, vleesgewicht, droog-

gewicht, asvrij drooggewicht, etc.). Deze conversies kunnen per benthos soort in een “prey conversion” file worden beschreven. In Appendix 9.1 staat een lijst met alle gehanteerde benthosnamen.

5.1.3.2. Vogels

De vogelgegevens worden voor iedere soort in aparte files gezet. Dat vereenvoudigt het toevoegen van nieuwe soorten, het aanbrengen van verbeteringen, en het versiebeheer. Er zijn twee typen files

- *Bird presence*. Een lijst met de foerageergebieden waar de soort gebruik van maakt. Een kaart met foerageergebieden biedt de mogelijkheid om factoren in rekening te brengen die niet direct met voedsel te maken hebben. We kunnen daarbij denken aan het al of niet oversteken van brede geulen tussen de hoogwatervluchtplaats en een foerageergebied of een maximale afstand tussen de hoogwatervluchtplaats en een foerageergebied.
- *Foerageer parameters*. De parameters in deze file bepalen de voedselopname bij gegeven dichtheid en gewicht van het voedsel. Het zijn dus het dieet en de functionele respons parameters, samen met verwante parameters zoals de dagelijkse voedselbehoefte.

5.1.3.3. Abiotische factoren

Het slibgehalte wordt gemeten voor elk van de SIBES monsters en maakt deel uit van de SIBES data. De overige abiotische gegevens zijn

- Hoogtekaart van het Waddengebied of van het Pinkegat Zoutkamperlaag met een resolutie van 20 m. Deze kaarten worden gemaakt

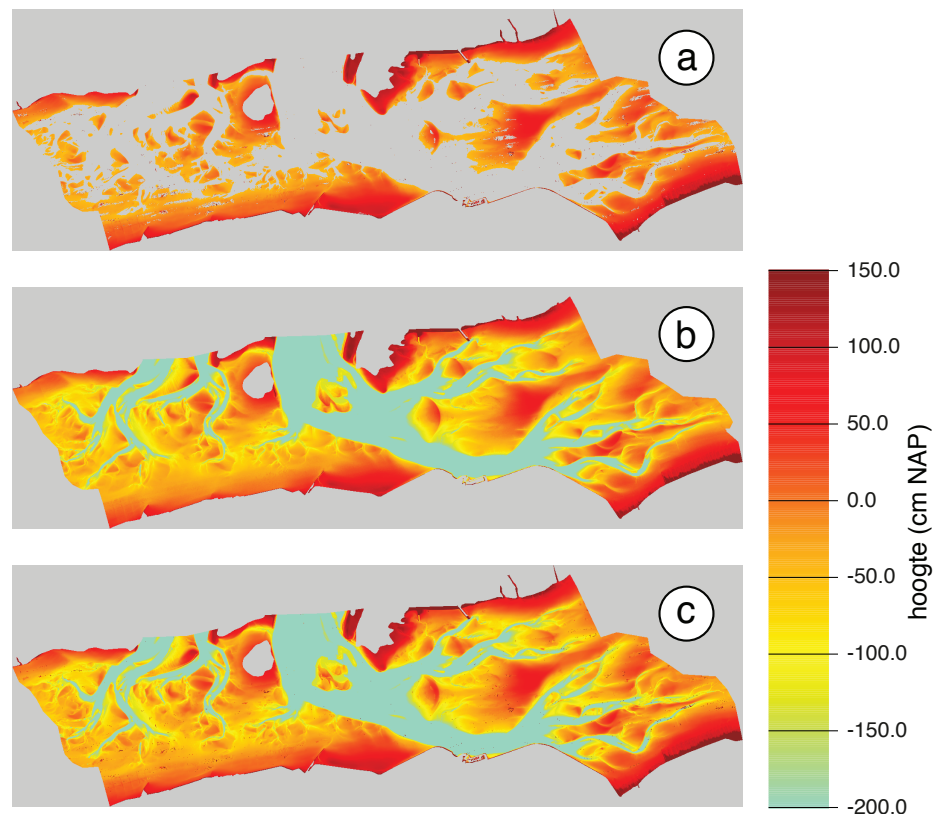
door Deltares op basis van lodingen door Rijkswaterstaat en/of LiDAR metingen.

- Kaart van de gemiddelde amplitude van het getij of van de M2 component van het getij. Zo'n kaart wordt berekend uit de met een fysisch model gesimuleerde waterstroming en waterstanden. De kaart komt binnenkort beschikbaar.
- De door Rijkswaterstaat gemeten waterstanden worden gebruikt om op basis van de gekozen hoogtekaart een droogvalduur te berekenen.

In Figuur 5.2 is te zien hoe de LiDAR kaarten zijn gebruikt in het habitat model. Figuur 5.2a laat de LiDAR hoogtemetingen zien uit het voorjaar 2010. De LiDAR kaarten hebben alleen betrekking op de hogere delen van het droogvallende wad en zijn daarom aangevuld met de cyclus 5 hoogtekaart (Figuur 5.2b) tot een combinatiekaart in Figuur 5.2c. Opvallend is de ruis van donkere (en dus hoge) punten in Figuur 5.2a. Enkele hoogten afgelezen voor de SIBES locaties zijn daardoor mogelijk beïnvloed.

Door omstandigheden waren niet altijd van het seizoen zelf LiDAR metingen beschikbaar. In de berekeningen is steeds de LiDAR kaart genomen die in tijd het meest nabij was (Tabel 5.1).

Een droogvalduur is eenvoudig de fractie van een (lange) reeks waterstanden die lager liggen dan de



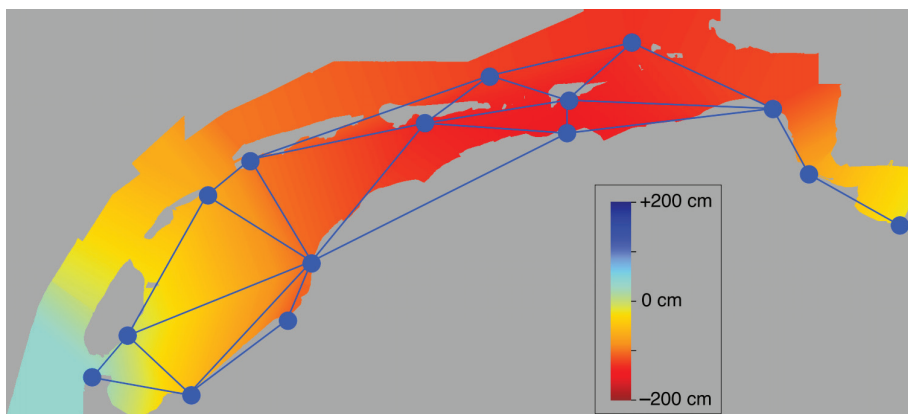
Figuur 5.2. Gebruik van de LiDAR gegevens in de hoogtekaart. (a) De LiDAR kaart voor het voorjaar 2010. (b) De cyclus 5 hoogtekaart (Elias & Wang 2013). (c) De LiDAR kaart aangevuld met de hoogtes afgelezen op de cyclus 5 hoogtekaart.

Tabel 5.1. Seizoenen waarvoor gerekend is en de opnamedatum van de LiDAR kaart die bij die berekeningen is gebruikt.

Datum berekening	Datum LiDAR kaart
2008 voorjaar	2010 voorjaar
2008 najaar/winter	2010 voorjaar
2009 voorjaar	2010 voorjaar
2009 najaar/winter	2010 voorjaar
2010 voorjaar	2010 voorjaar
2010 najaar/winter	2011 najaar
2011 voorjaar	2011 voorjaar
2011 najaar/winter	2011 najaar
2012 voorjaar	2012 najaar
2012 najaar/winter	2012 najaar
2013 voorjaar	2013 najaar
2013 najaar/winter	2013 najaar

bodemhoogte, dus waarbij het punt droog ligt. De reeks waterstanden wordt berekend door interpolatie tussen 3 waterstanden gemeten op nabijgelegen getijde stations. Details daarover zijn te vinden in Figuur 5.3. De methode maakt gebruik van grote delen van het programma InterTides (<http://www.walterwaddenmonitor.org/tools/intertides/>). De documentatie van dat programma is te vinden in Rappoldt *et al.* (2014).

Een droogvalduur voor een SIBES punt kan worden berekend voor een meerjarige reeks van waterstanden, of voor de waterstanden zoals die zijn opgetreden in het jaar waarvoor de habitat geschiktheid wordt berekend. In het eerste geval wordt de variatie tussen jaren ten gevolge van verschillen in getijde niet meegenomen.



Figuur 5.3. Peilstations van Rijkswaterstaat in de Waddenzee en een voorbeeld van geïnterpoleerde waterstanden. Het programma INTERTIDES interpoleert het grootste deel van de Waddenzee binnen de driehoeken waarvan de peilstations de hoekpunten vormen. Voor punten daarbuiten wordt de waterstand geïnterpoleerd vanaf de dichtstbijzijnde rand.

5.1.3.4. Versiebeheer

De bedoeling is dat de data- en parameterfiles gedurende een reeks van jaren worden onderhouden door de mensen en instellingen die verstand van zaken hebben en die de data en/of parameters ook hebben aangeleverd. Er is daarom een heldere structuur nodig van datafiles en rekenmodules, alsmede een goed versiebeheer zodat altijd duidelijk is wat er met welke gegevens wordt berekend.

Het versiebeheer vindt plaats op basis van eenvoudige tekstfiles. De file kan zelf de data of parameters bevatten, maar kan ook doorverwijzen naar één of meer andere files of folders. Het versienummer heeft de vorm van een jaartal en een volgnummer, zoals “2014.002”.

Bij het opgeven van een bepaalde versie wordt gezocht naar een file met het betreffende versienummer, of met het dichtstbijzijnde lagere nummer.

Om dat snel te kunnen doen staat het versienummer ook in de naam van de versiefile (bijvoorbeeld Tureluur_2014_002.txt). Het programma kan dan

- een consistentie check uitvoeren,
- de hoogste en dus laatste versie gebruiken,
- de laatste versie uit een specifiek jaar gebruiken (gevraagde versie 2013.999),
- een specifieke versie uit het verleden gebruiken (aan de hand van een oude logfile).

Versienummers in de file kunnen vergezeld worden van een beknopte “*version history*” of een referentie zodat dergelijke zaken niet apart hoeven te worden bijgehouden en de files zichzelf documenteren.

Met name voor kaarten en grote databestanden is het niet handig of niet mogelijk om een versienummer in de file zelf op te nemen. De specificatie van een model run bevat in dat geval nooit de namen van de feitelijke (grote) datafiles, maar slechts de namen van de kleine “versiefiles”. Bij het inlezen wordt in de versiefile gekeken waar de datafiles te vinden zijn.

Het op deze wijze georganiseerd versiebeheer is flexibel, vereist geen speciale software en is platform onafhankelijk. In appendix 9.3 een voorbeeld van twee parameter files.

5.1.3.5. Het programma

Het programma is geschreven in Fortran 95/2003 en volgt ongeveer de opbouw van het schema in Figuur 5.1. De verschillende onderdelen zijn ondergebracht in Fortran modules. De uitvoer bestaat uit grafieken als EPS files (*Encapsulated Postscript*), kaarten als ASCII grid files (in te lezen in QGIS of ArcView), kaarten als Tiff bitmaps voor een snelle inspectie, en tenslotte gewone tekst files. Al deze formats zijn platvorm onafhankelijk en de applicatie kan desgewenst worden aangemaakt voor Windows, Mac OSX of Linux.

5.2. Functionele respons

Een centrale relatie in het rekenprogramma is de functionele respons, die het verband beschrijft tussen de opnamesnelheid van voedsel en de dichtheid van de prooidieren. Dit verband kan worden uitgebreid door ook interferentie mee te nemen, dat wil zeggen de toenemende last die dieren van elkaar ondervinden bij het voedselzoeken als de dichtheid soortgenoten toeneemt (Goss-Custard 1980). Als de opnamesnelheid wordt beschreven als functie van zowel de dichtheid prooidieren als de dichtheid soortgenoten, wordt gesproken van de gegeneraliseerde functionele respons (van der Meer & Ens 1997). Bij berekeningen die zich louter baseren op metingen aan het voedselaanbod is het per definitie onmogelijk om interferentie mee te nemen, en dus concentreren wij ons op de "simpele" functionele respons om het oogstbare voedselaanbod te berekenen.

5.2.1. Holling type II functionele respons (*disc equation*)

Er zijn verschillende typen respons denkbaar, maar in het onderzoek naar de voedsel生态学 van wadvogels is de Holling type II functionele respons (Holling 1959) de standaardaanname. De Holling type II functionele respons wordt ook wel *disc equation* genoemd, omdat Holling zijn geblinddoekte secretaresse op de tast naar schijfjes van schuurpapier liet zoeken om zo het verband tussen dichtheid en vangsnelheid empirisch te bepalen. Voor de wiskundige afleiding wordt aangenomen dat het zoeken naar en het hanteren (*handling*) van prooien elkaar uitsluitende activiteiten zijn en dat het verwachte aantal 'ontmoetingen' met prooien lineair toeneemt met de tijd besteed aan zoeken. Voor één prooisort leidt dit tot de *disc equation*:

$$R = (\lambda \bar{e} - s) / (1 + \lambda \bar{h})$$

De symbolen in deze formule hebben de volgende betekenis:

R = gemiddelde opnamesnelheid van energie

\bar{e} = gemiddelde energiewinst per prooi-ontmoeting

λ = aantal ontmoetingen met prooien per tijdseenheid

s = energetische kosten van zoeken per tijdseenheid

\bar{h} = gemiddelde tijd per prooi besteed aan *handling*

Stephens & Krebs (1986) beschrijven hoe deze vergelijking uit de oorspronkelijke aannames kan worden afgeleid en welke aanvullende aannames nodig zijn. Wanneer er i verschillende prooitypen zijn, kan dit worden gegeneraliseerd (Charnov 1976). In de notatie van Stephens & Krebs (1986) leidt dit tot:

$$R = \frac{\sum_{i=1}^n p_i \lambda_i e_i}{1 + \sum_{i=1}^n p_i \lambda_i h_i} - s$$

Hierbij hebben R en s dezelfde betekenis als eerder en zijn de nieuwe symbolen als volgt gedefinieerd:

h_i = de verwachte *handling* tijd voor prooi type i , als het ook daadwerkelijk na ontmoeting wordt aangevallen

e_i = de verwachte netto energiewinst van een individuele prooi van type i , (als de prooi ook daadwerkelijk na ontmoeting wordt aangevallen) plus de kosten van zoeken gedurende h_i seconden (sh_i).

Als \bar{e}_i de netto energie winst is van een prooi van type i , dan geldt $e_i = \bar{e}_i + sh_i$. De aangepaste energetische waarde e_i is het verschil in energiewinst tussen het eten van prooi type i (en \bar{e}_i winnen) en het niet eten (en $-sh_i$ "winnen").

λ_i = de ontmoetingssnelheid met prooien van type i tijdens het zoeken

p_i = de kans dat prooi type i na ontmoeting wordt aangevallen

In het optimale prooi-keuze model worden de p_i zo gekozen dat R wordt gemaximaliseerd. De waarde van s is constant en heeft dus geen invloed op deze maximalisatie. Dit betekent dat de volgende term moet worden gemaximaliseerd:

$$\frac{\sum_{i=1}^n p_i \lambda_i e_i}{1 + \sum_{i=1}^n p_i \lambda_i h_i}$$

Het simpele prooi-keuzemodel leidt tot drie voorspellingen:

1. Een bepaald type prooi wordt bij ontmoeting of altijd gevangen, of altijd genegeerd.
2. Prooien kunnen naar hun *profitability* worden gerangschikt; dat is de energiewinst per prooi

gedeeld door de *handling* tijd per prooi. Prooien worden aan het dieet toegevoegd op basis van *profitability* waarbij er een grenswaarde is waar beneden de *profitability* te laag is om de prooi nog aan het dieet toe te voegen.

3. Of een bepaalde prooi al of niet in het dieet wordt opgenomen hangt alleen af van de *profitability* van de betreffende prooi en de eigenschappen van de prooien met een hogere *profitability*. Opname in het dieet hangt niet af van de ontmoetingssnelheid met die prooi, en dus ook niet van de dichtheid.

Een zeer belangrijke en moeilijk te schatten parameter in dit prooikeuzemodel is de ontmoetingssnelheid λ_i met prooi type i . De ontmoetingssnelheid λ_i hangt af van de zoeksnelheid a (afgezochte oppervlak per tijdseenheid) en de dichtheid d_i waarin de prooien van type i voorkomen. Oftewel:

$$\lambda_i = ad_i$$

5.2.2. Algemene functionele respons

Goede metingen aan de functionele respons zijn slechts beschikbaar voor een beperkt aantal vogelsoorten en prooidieren. Als eerste stap gebruiken we daarom een empirisch bepaalde functionele respons die geacht wordt "algemeen" geldig te zijn. Op basis van een groot aantal gepubliceerde veldmetingen van opnamesnelheden van op het wad foeragerende steltlopers en dichtheden van hun prooien hebben Goss-Custard *et al.* (2006) voorspellende vergelijkingen afgeleid voor de relaties tussen deze grootheden. Ze gebruikten daarbij de volgende beschrijving van de functionele respons:

$$R = AD/(B+D),$$

waarin R de opnamesnelheid is (mg asvrij drooggewicht (AVD) per sec), D de dichtheid aan prooidieren (n/m^2), A de asymptoot van de hyperbolische functie (d.w.z. het plafond aan de opnamesnelheid dat wordt bereikt bij grotere prooidichtheden), en B de prooidichtheid waarbij R de helft van de asymptotische waarde bereikt ('half-asymptootwaarde'). Hoewel op basis van andere parameters beschrijven bovenstaande formule en Holling's *disc equation* dezelfde functie. De parameters zijn dan ook gerelateerd. De zoeksnelheid a (ook wel 'instantane ontdekkingsoppervlak') uit Holling's model is gelijk aan de verhouding A/B uit de Goss-Custard formulering, en de *handling* tijd h is gelijk aan $1/A$.

In een analyse op basis van 30 combinaties van prooi type (prooi soort en grootteklasse) en vogelsoort (26 soorten steltlopers) vonden Goss-Custard *et al.* (2006) dat slechts vier verschillende eigenschappen van de prooidieren en de predators 77% van de

variantie in (logaritmisch getransformeerde) asymptotische opnamesnelheid A verklaarden: het gewicht van de prooidieren (PM, g AVD), het gewicht van de vogel (BM, g), of de vogel een op Mosselen foeragerende Scholekster was of niet (ScholMos, 1/0), en of hij broedde of niet (Broed, 1/0):

$$A = e^{-2.667 + 0.245 \ln(BM) + 0.365 \ln(PM) - 0.227 (\text{ScholMos}) + 0.379 (\text{Broed})}$$

Voor de half-asymptootwaarde B bevatte het beste regressiemodel (op basis van 21 vogel-prooicombinaties) drie variabelen: vogelgewicht, prooigewicht en of de vogel een Scholekster was of niet (Schol, 1/0). De in Goss-Custard *et al.* (2006) vermelde parameterwaarden leveren echter waarden van B op die vele grootteordes afwijken van de metingen, zodat hier een fout in het spel moet zijn. Daarom hebben wij op basis van de in het artikel vermelde meetgegevens deze parameters opnieuw geschat. Correspondentie met Goss-Custard bevestigt dat hier inderdaad een fout in het spel is en dat de nieuw berekende waarden correct zijn. Wij hebben daarom met de nieuwe schattingen gerekend:

$$B = e^{-2.96 + 1.423 \ln(BM) - 1.121 \ln(PM) + 1.907 (\text{Schol})}$$

De voorspellende kracht van deze vergelijking ($R^2=28\%$) is veel kleiner dan die voor de asymptoot A . Desondanks gebruiken we hem om de opnamesnelheid van wadvogels te voorspellen in het rekenmodel. De hierdoor geïntroduceerde foutmarge is vermoedelijk beperkt, doordat de waarde van B alleen invloed heeft op de voorspelde opnamesnelheid bij prooidichtheden lager dan nodig voor het bereiken van de asymptoot. Goss-Custard *et al.* (2006) signaleren dat die asymptoot doorgaans al wordt bereikt bij geringe prooidichtheden ($<150/m^2$). In het rekenmodel is voor een deel van de vogelprooicombinaties aan de bovenstaande vergelijkingen nog een bovengrens toegevoegd aan de grootte van eetbare prooien, door de voorspelde opnamesnelheid op 0 te zetten voor prooien groter dan een bepaalde *Upper Size Limit* (USL). Voor vogelsoorten die prooien met een hard skelet (zoals schelpdieren) in zijn geheel inslikken is dit de maximale grootte die door het keelgat past. Soms is echter ook bij andere prooidieren zoals wormen een USL gebruikt om te reflecteren dat grote exemplaren van deze soorten (o.a. Wadpieren) zo diep ingegraven leven dat zij onbereikbaar zijn voor de vogels. Waarden van de USL zijn ontleend aan (Zwarts & Blomert 1992, Duijns *et al.* 2013)

De hier gebruikte interspecifieke voorspelling door Goss-Custard *et al.* (2006) heeft als voordeel dat hij een klein aantal parameters (regressiecoëfficiënten) gebruikt die voor alle vogelsoorten gelijk zijn (m.u.v. Scholekster), waardoor hij eenvoudig is te

implementeren in het rekenmodel. Bovendien is de functionele respons slechts voor een beperkt aantal wadvogelsoorten en prooitypen bestudeerd, zodat voor veel combinaties van vogelsoort en in de benthosmonsters aangetroffen potentiële prooitypen geen (gepubliceerde) meetgegevens beschikbaar zijn. De interspecifieke voorspelling maakt het mogelijk dergelijke combinaties toch mee te nemen in de berekeningen.

Tegenover dit voordeel van algemene toepasbaarheid staat hoogstwaarschijnlijk een verlies aan precisie in goed bestudeerde prooidier-wadvogelcombinaties. De details van het proces van vinden en verwerken van prooien verschillen tussen wadvogelsoorten, en daardoor zullen ook de waarden van de functionele responsparameters verschillen van voorspellingen op basis van gemiddelden. Dat betekent dat het model van Goss-Custard *et al.* (2006) een eerste benadering geeft van de prooikeuze en opnamesnelheden van vogels op de benthosmonsterpunten, maar dat deze nog (flink) valt te verbeteren door op soortspecifieke meetgegevens gebaseerde functies te gebruiken waar dat mogelijk is.

5.2.3. Functionele respons Kanoet (*Digestive Rate Model*)

Er is zeer uitgebreid onderzoek gedaan naar de functionele respons van Kanoeten die op schelpdieren foerageren. Kanoeten lijken op de tast naar voedsel te zoeken en op basis van metingen aan snaveldoorsnede, prooidoorsnede en pikfrequentie zijn door Zwarts & Blomert (1992) de parameters van Holling's functionele respons gefit. In een vervolgstudie met Kanoeten in gevangenschap bleek deze "tast-functionele respons" te voldoen voor Kanoeten die op Kokkels foerageren, maar de zoeksnelheid sterk te onderschatten voor Kanoeten die op de veel dieper ingegraven Nonnetjes foerageerden (Piersma *et al.* 1995). De verklaring dat Kanoeten voor diep zittende prooien gebruik maken van *remote sensing* werd later bevestigd (Piersma *et al.* 1998). Dit betekent dat Kanoeten bij lage dichtheden van ingegraven schelpdieren nog voldoende voedsel kunnen vinden. Voor diep zittende prooien moeten niet de parameterschattingen van Zwarts & Blomert (1992), maar die van Piersma *et al.* (1995) worden gebruikt. Kanoeten slikken de gevangen schelpdieren in hun geheel in en kraken de prooien in de maag. Het kraken en de doorvoer van de gefragmenteerde schelpmassa door het darmkanaal beperken in veel gevallen de voedselopnamesnelheid; dit heet een *digestive constraint*. Dit betekent dat de optimale prooikeuze niet zozeer bepaald wordt door de *profitability* (energiewinst per tijdseenheid *handling*), maar door de snelheid waarmee de prooien kunnen worden verteerd (van Gils *et al.* 2005b). De 'prooi-kwaliteit' voor Kanoeten wordt daardoor bepaald

door de verhouding tussen vleesgewicht en schelpgewicht (van Gils *et al.* 2005a), of preciezer, door de verhouding tussen energieopbrengst en hoeveelheid opgenomen 'ballast' per tijdseenheid *handling*. De grootte van de spiermaag bepaalt hoe snel de Kanoeten het schelpmateriaal kunnen verwerken en daarmee de maximale hoeveelheid energie die kan worden opgenomen bij een gegeven prooikwaliteit (vlees/schelp ratio) (van Gils *et al.* 2003). De vogels gaan met deze *digestive constraint* om door de grootte van hun spiermaag in de loop van het jaar aan te passen aan de voedselomstandigheden en hun eigen energiebehoeften (van Gils *et al.* 2003), en door selectief te foerageren op die prooisoorten die het efficiëntst zijn te verteren (van Gils *et al.* 2005b, van Gils *et al.* 2005c). 's Winters is de grootte van de spiermaag ingesteld op een neutrale energieboekhouding (de inkomsten moeten de uitgaven dekken), maar tijdens de trek wordt de spiermaag zodanig omgebouwd dat de totale energieopname maximaal wordt (van Gils *et al.* 2005a). In gevangenschap kan de grootte van de spiermaag in ongeveer een week tijd halveren of verdubbelen in grootte, afhankelijk van het voedsel dat de gevangen dieren wordt aangeboden (Dekinga *et al.* 2001).

Een model voor functionele respons dat met dit alles rekening houdt is het door Hirakawa (1995) ontwikkelde en door van Gils *et al.* (2005b) voor de Kanoet aangepaste *Digestive Rate Model* (DRM). Dit model breidt het functionele responsmodel voor meerdere prooisoorten van Charnov (1976) uit met gegevens over de opname van ballastmateriaal en de maximale snelheid waarmee dit kan worden verwerkt. Het bij een gegeven prooiaanbod optimale dieet wordt bepaald door virtueel de verschillende prooisoorten aan het dieet toe te voegen in volgorde van afnemende prooikwaliteit, en voor elke combinatie van prooisoorten de verwachte energieopnamesnelheid op de korte termijn te berekenen en de bijbehorende ballastinnamesnelheid. De optimale dieetsamenstelling is die waarbij de hoogste energieopnamesnelheid wordt bereikt zonder dat de ballastinname de door de maaggrootte gestelde bovengrens overschrijdt (van Gils *et al.* 2005b). In verschillende testsituaties bleek het DRM goede voorspellingen op te leveren van de selectie door Kanoeten van verschillende beschikbare prooisoorten (van Gils *et al.* 2005b) en foerageerlocaties (van Gils *et al.* 2005c) bij verschillende groottes van de spiermaag (van Gils *et al.* 2005c). Bij vergelijking van prooiselectie door Kanoeten in verschillende wadgebieden verspreid over Europa bleek het *Digestive Rate Model* die prooiselectie het beste te kunnen verklaren (Quaintenne *et al.* 2010).

5.3. Dieet

Om te bepalen welke prooi-soorten potentieel voedsel zijn is voor elk van de geselecteerde vogelsoorten een uitgebreide literatuurstudie verricht (zie Appendix 9.2). Op basis van die literatuurstudie hebben we voor elke vogelsoort de prooien verdeeld in:

1. *Stapelvoedsel*. Dit zijn prooi-soorten die met grote regelmaat het hoofdvoedsel van de populatie vormen.
2. *Aanvullende voedselbronnen*. Dit zijn prooi-soorten die regelmatig gegeten worden, maar zelden het hoofdvoedsel vormen.
3. *Sporadische voedselbronnen*. Dit zijn prooi-soorten die wel eens in het dieet worden vastgesteld, maar nooit het hoofdvoedsel vormen.

De resultaten zijn samengevat in Tabel 5.2. We hebben de verschillende proxies voor draagkracht berekend voor (a) alleen het stapelvoedsel (dit is in de figuren aangeduid met S van *short-list*), en (b) stapelvoedsel en aanvullende voedselbronnen (dit is in de figuren aangeduid met L van *long-list*).

5.4. Voedselbehoefte en beschikbare foerageertijd

De 'minimale benodigde prooiopnamesnelheid' die wadvogels moeten halen tijdens het foerageren wordt bepaald door hun totale dagelijkse voedselbehoefte en de foerageertijd. In het beperkte aantal uren waarin de vogels op de drooggevallen wadplaat

Tabel 5.2. Overzicht van het dieet van de zes wadvogelsoorten opgenomen in deze rapportage. Per vogelsoort is van alle prooi-typen aangegeven of ze stapelvoedsel vormen (xx), van belang zijn als aanvullende voedselbron (x) of slechts sporadisch worden gegeten (+). Stapelvoedsel en aanvullende voedselbronnen zijn meegenomen in de berekening van het oogstbare voedselaanbod.

prooi-soort	wetenschappelijke naam	Schol- ekster	Kluut	Zilver- plevier	Kanoet	Rosse Grutto	Wulp
Mossel	<i>Mytilus edulis</i>	xx		+	+	+	+
Kokkel	<i>Cerastoderma edule</i>	xx	+	+	xx	+	+
Strandgaper	<i>Mya arenaria</i>	xx	+		x		xx
Platte Slijkgaper	<i>Scrobicularia plana</i>	xx	+		x	+	x
Nonnetje	<i>Macoma balthica</i>	xx		+	xx	+	x
Tere platschelp	<i>Tellina tenuis</i>				x	+	
Tere dunschaal	<i>Abra tenuis</i>				x		
Witte dunschaal	<i>Abra alba</i>	+		+	x	+	
Amerikaanse Zwaardschede	<i>Ensis directus</i>	xx				+	
Japanse oester	<i>Crassostrea gigas</i>	+					
Wadslakje	<i>Hydrobia ulvae</i>		+	x	xx	+	
Alikruik	<i>Littorina littoralis</i>	+	+	+	+	+	+
Wadpier	<i>Arenicola marina</i>	x		+		xx	xx
Veelkleurige Zeeduizendpoot	<i>Hediste diversicolor</i>	x	xx	xx	+	xx	xx
Ambergele Zeeduizendpoot	<i>Alitta succinea</i>	+				x	
Groene Zeeduizendpoot	<i>Alitta virens</i>					x	
Groengele wadpier	<i>Eteone longa</i>					+	+
Zandzager	<i>Nephtys hombergii</i>			x		x	
Wapenworm	<i>Scoloplos armiger</i>	+		x		x	
Schelpkokerworm	<i>Lanice conchilega</i>	+		x		x	x
Zandkokerworm	<i>Pygospio elegans</i>					+	
Draadworm	<i>Heteromastus filiformis</i>		x	x		+	
Slangpier	<i>Capitella capitata</i>		x	x		+	
Marenzelleria	<i>Marenzelleria viridis</i>		x	x			
'kleine wormen' ¹			x	x	+		
Strandkrab	<i>Carcinus maenas</i>	+	+	x	x	+	xx
Garnaal	<i>Crangon crangon</i>		+	+	x	+	+
Slijkgarnaal	<i>Corophium volutator</i>		xx	x	+	+	
vlokreeftje	<i>Gammarus sp.</i>		+			+	

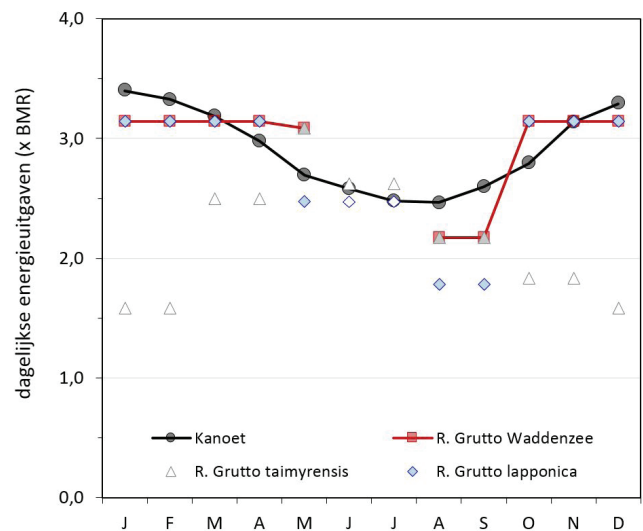
¹ *Heteromastus/Capitella/Notomastus* etc

ten terecht kunnen moeten ze al het voedsel kunnen opnemen dat ze nodig hebben om in leven te blijven en alle noodzakelijke activiteiten (zoals opvetten voor de trek) te voltooien. Locaties of prooitypen die een lager foerageersucces opleveren dan de minimale benodigde opnamesnelheid moeten de vogels links laten liggen als ze niet in energetische problemen willen komen. Bij de berekening van de 'oogstbare hoeveelheid voedsel' worden dergelijke locaties en prooitypen dan ook niet meegeteld. Overigens is het niet meteen fataal als vogels eens één of enkele dagen niet aan hun energiebehoefte kunnen voldoen; doorgaans hebben ze wel enige reserves waarop ze even kunnen interen. Al te lang moet zo'n periode van negatieve energiebalans echter niet duren.

De energieuitgaven kunnen worden onderverdeeld in een aantal componenten. Het 'basaalmetabolisme' (*Basal Metabolic Rate* BMR) is gedefinieerd als het energieverbruik van een (warmbloedig) dier in rust in een thermoneutrale omgeving, waarin hij geen extra energie hoeft te spenderen aan het handhaven van zijn lichaamstemperatuur. Een vogel in het veld bevindt zich maar zelden in een dergelijke situatie: meestal geeft hij méér energie uit, omdat hij moet stoken om warm te blijven, activiteiten uitvoert zoals foerageren, voedsel verteren of vliegen, of bezig is een reservevoorraad aan te leggen, zijn verenkleed te vervangen, of te groeien. BMR is echter wel een vrij goed (in het laboratorium) meetbare grootte en een nuttige maatstaf voor vergelijkingen, doordat de werkelijke energieuitgaven onder veldomstandigheden zich bij dieren van sterk verschillende groottes op een vergelijkbare manier verhouden tot het BMR. De relatie tussen lichaamsgewicht M (in kg) en BMR (in kJ/d) bij wadvogels is beschreven op grond van metingen aan diverse soorten (Kersten & Piersma 1987):

$$\text{BMR} = 437 \times M^{0.73}$$

De uitgaven van vrij levende vogels in het veld liggen gemiddeld gesproken bij de meeste soorten ongeveer



*Figuur 5.4. Seizoenspatroon in dagelijkse energieuitgaven van Kanoeten en Rosse Grutto's, uitgedrukt als meervouden van BMR. Gegevens van Kanoeten in de Waddenzee uit Piersma et al. (2003), schattingen voor Rosse Grutto uit Drent & Piersma (1990) voor de in Afrika overwinterende ondersoort *L.l.taimyrensis* en de in Europa overwinterende *L.l.lapponica* in de gebieden waar ze in de respectievelijke maanden verblijven (gevulde symbolen: in Waddenzee, open: elders); voor de Waddenzee is per maand de hoogste schatting gebruikt (okt-apr: lapponica, mei en aug-sep: taimyrensis, in jun-jul bevinden beide ondersoorten zich vooral elders). BMR voor Kanoet is 93 kJ/d, voor Rosse Grutto 191 kJ/d.*

tussen twee en drie maal BMR (Bryant & Tatner 1991); bij wadvogels rond de 2.5 x BMR (van de Kam et al. 1999). Ze variëren echter in de loop van het seizoen, in de Waddenzee vooral onder invloed van variatie in de temperatuur, en daarnaast door seizoensspecifieke activiteiten zoals rui en opvetten. Deze seizoensvariatie is voor lang niet alle soorten beschreven, maar wel voor Kanoet en de Rosse Grutto (Figuur 5.4). Omdat de patronen bij deze twee soor-

Tabel 5.3. Gebruikte gemiddelde gewichten, basaalmetabolisme (BMR), en geschatte energieuitgaven (Field Metabolic Rate FMR) in twee 'rekenmaanden', voor de zes modelsoorten in dit rapport.

	gewicht (g)	BMR (kJ/d)	maand 1	FMR (kJ/d)	maand 2	FMR (kJ/d)
Scholekster	500	263	jan	896	sep	684
Kluut	337	198	nov	619	sep	513
Zilverplevier	219	144	mei	389	jan	490
Kanoet	120	93	sep	241	jan	316
Rosse Grutto	321	191	aug	415	mei	590
Wulp	757	357	jan	1213	sep	926

ten weinig verschillen, en de cijfers voor de Kanoet beter zijn onderbouwd met metingen, is het verloop bij de Kanoet gebruikt om voor de overige vier soorten (Scholekster, Kluut, Zilverplevier en Wulp) de dagelijkse energieuitgaven in de rekenmaanden te schatten. Hiertoe is hun BMR vermenigvuldigd met de verhouding tussen dagelijkse energieuitgaven (veldmetabolisme of *Field Metabolic Rate* FMR) en BMR bij de Kanoet in de betreffende rekenmaand (Tabel 5.3).

De totale beschikbare foerageertijd voor een wadvogel is in het rekenmodel op 12 uur per etmaal gesteld, uitgaande van de aannamen dat alle voedsel in het intergetijdengebied wordt verzameld, dat dit habitat gemiddeld 12 uur per etmaal beschikbaar is, en dat de vogels er zowel bij daglicht als in het donker kunnen foerageren. Wadvogelsoorten met een groot activiteitsgebied kunnen door strategisch in te spelen op het ruimtelijke verloop van de getijgolf hun foerageertijd nog oprekken (zelfs tot 17 uur bij Kanoeten in de Westelijke Waddenzee; van Gils *et al.* 2005c), maar bij soorten met een klein activiteitsgebied (bv. een voedselterritorium) is daarvoor nauwelijks ruimte.

5.5. Correctiefactoren habitat

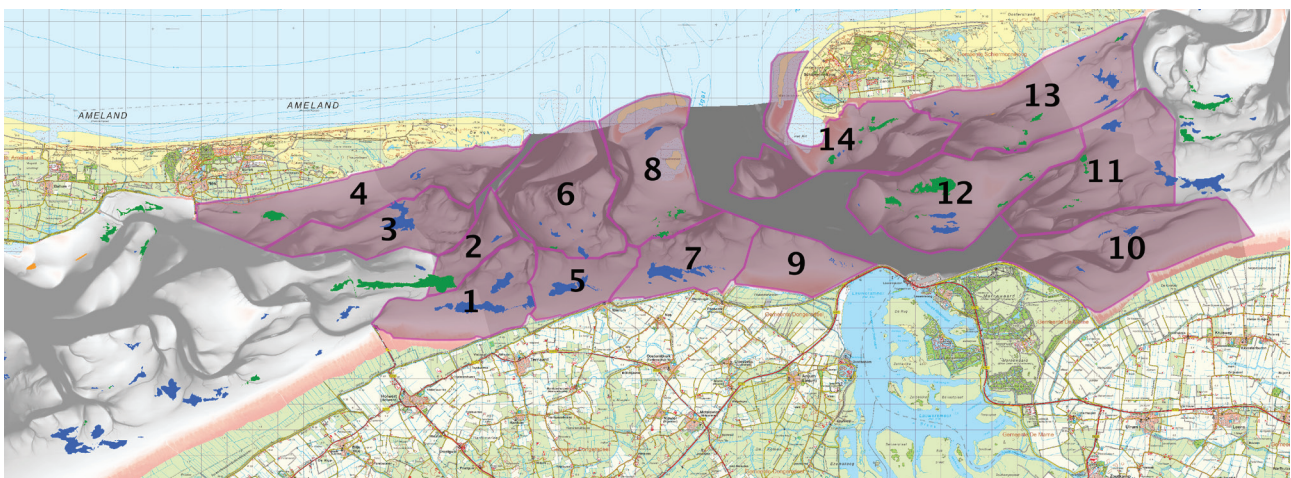
Het is aannemelijk dat in sommige gevallen de wadplaten voor een bepaalde wadvogelsoort geschikte prooidieren bevatten, maar dat de wadvogel daar toch niet kan foerageren omdat de abiotische condities ongeschikt zijn. Daarbij moet met name gedacht worden aan de slijkigheid van het sediment. Zo hebben Kluten een dunne opgewipte snavel waarmee ze op de tast door de bovenlaag van zacht sediment

maaien op zoek naar prooien. Deze foerageerwijze kan niet worden toegepast in zandig wad. De aanpassing van Kluten aan slikkig wad blijkt ook uit het feit dat ze zwemvliezen tussen de tenen hebben, waardoor ze in vergelijking tot andere wadvogels minder ver in het zachte slik zakken. Het andere uiterste zijn Drieteenstrandlopers die altijd op zandig wad en zandstranden te vinden zijn. Drieteenstrandlopers missen de vierde teen die andere wadvogels wel hebben en zakken waarschijnlijk weg in slikkig wad. Het helpt ze waarschijnlijk echter wel om hard over het strand te rennen om in de over het strand uitstromende brandinggolven naar aanspoelend voedsel te zoeken. In het model kunnen delen van het wad die voor een bepaalde wadvogelsoort ongeschikt zijn vanwege de sedimentsamenstelling uitgesloten worden van de berekening.

Het is mogelijk dat sommige wadvogelsoorten dicht onder de kust blijven foerageren en zelden grote geulen oversteken. Om voor deze soorten gebieden te kunnen uitsluiten waar dit het geval is, is een indeling in deelgebieden gemaakt (Figuur 5.5). Voor elke soort kan in het model worden aangegeven of het betreffende deelgebied al of niet wordt benut.

5.6. Correctiefactoren bodemdieren

Voorlopig is voor een relatief simpele benadering gekozen om een seizoenscorrectie voor benthosbiomassa aan te brengen. Uit een voorlopige modelanalyse blijkt dat het seizoensverloop grotendeels is toe te schrijven aan een seizoensfluctuatie in conditie. Dat is ook logisch omdat in die voorlopige modelanalyse uitgegaan wordt van meerjarige populaties en een recruitment die van jaar op jaar hetzelfde is.

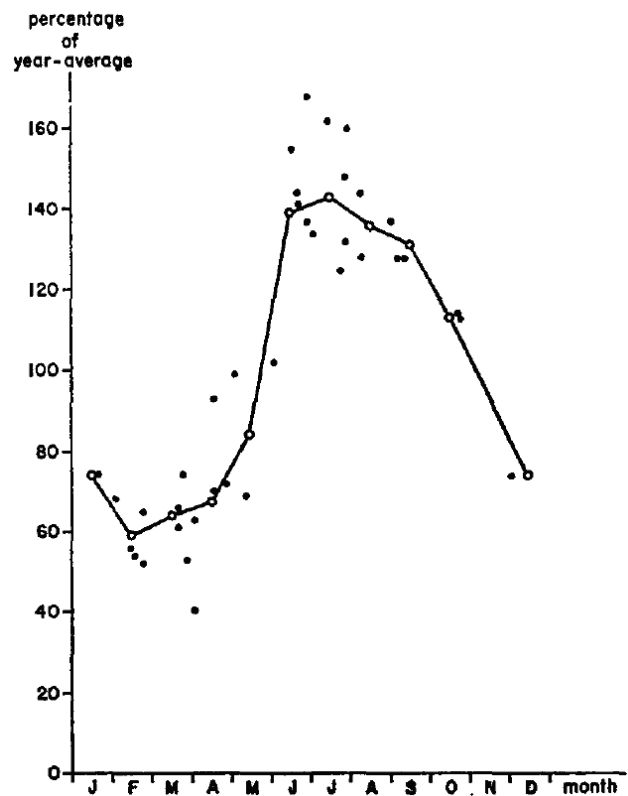


Figuur 5.5. Kaart met de grenzen en bijbehorende nummering van de foerageergebieden waarvan de potentiële benutting door de verschillende wadvogels in de berekening van de verschillende proxies voor draagkracht kan worden meegenomen. Ook weergegeven de contouren van de mosselbanken (blauw) en gemengde mossel-oesterbanken (groen) voor het jaar 2013.

De dieren die verdwijnen na een bemonstering worden aangevuld door nieuwe dieren. Dieren groeien natuurlijk, maar dat wordt weer gecompenseerd doordat de dieren die verdwijnen groter zijn dan de dieren waarmee de populatie aangevuld wordt. Een praktische uitwerking van de stabiele leeftijdsverdeling die de Leslie matrix voorspelt! Dus aantalsveranderingen en groei zijn veel minder belangrijk dan conditie. Uit Beukema (1974) volgt ook een (dus vooral door conditie bepaald) seizoensverloop, min of meer volgens een sinus met gemiddelde 100%, maximum 140% en minimum 60% (Figuur 5.6). Het maximum ligt mid-augustus, dag 220, en het minimum precies 6 maanden eerder (mid-februari). Prachtig en simpel. De gevolgde benadering is dan ook: gebruik deze sinus voor de correctie voor alle soorten. Correctiefactor is dus

$$y(t) = \frac{(1 + 0.4 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot (t - 220 + 91.25) / 365))}{(1 + 0.4 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot (t_0 - 220 + 91.25) / 365))}$$

waarbij t het tijdstip is waarvoor je één en ander wilt weten en t₀ het tijdstip van de SIBES bemonstering.



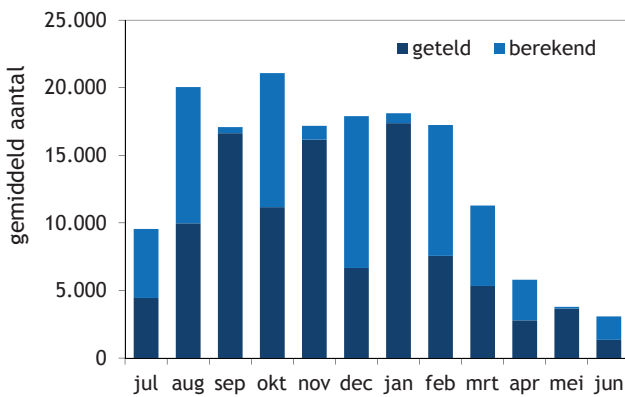
Figuur 5.6. Relatieve hoeveelheid biomassa van ondieplevende bodemdieren op verschillende bemonsteringsmomenten in het jaar op het Balgzand. Dichte punten zijn de biomassa als percentage van het jaargemiddelde. De open punten zijn weer die waarden gemiddeld per maand voor verschillende jaren. Overgenomen uit Beukema (1974).

6. Resultaten

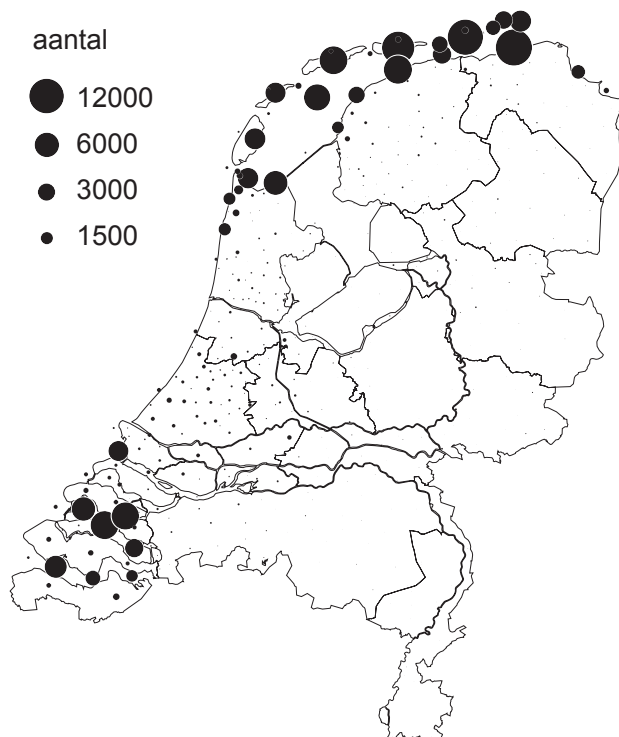
6.1. Scholekster

6.1.1. Aantallen en verspreiding

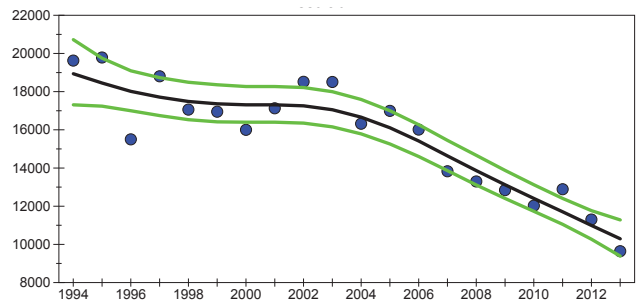
Scholeksters zijn in de Nederlandse Waddenzee in de gehele najaars- en winterperiode talrijk en dat is in de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag net zo. De winterpopulatie arriveert in augustus en blijft tot februari zonder veel doortrek (Figuur 6.1). Scholeksters komen verspreid door de gehele



Figuur 6.1. Seizoenspatroon van de Scholekster o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).



Figuur 6.2. Verspreiding van de niet-broedende Scholeksters in Nederland.



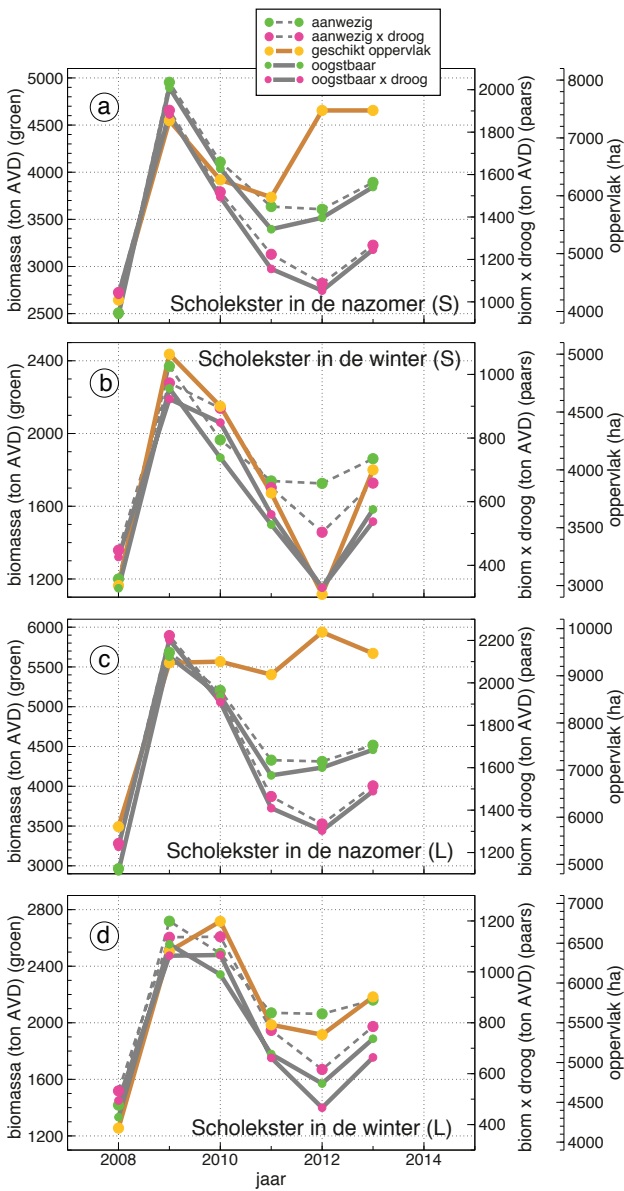
Figuur 6.3. Aantalsontwikkeling van de Scholekster (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

Nederlandse Waddenzee voor (Figuur 6.2) en de winteraantallen in het studiegebied vormen zo'n 14% van het Waddentotaal. De aantallen hier vertonen al vanaf 1994 een afnemende trend, die in de laatste tien jaar lijkt te zijn versneld (Figuur 6.3). Ook dit weerspiegelt de ontwikkeling in de gehele Nederlandse Waddenzee.

Het oogstbare voedselaanbod voor Scholeksters wordt in dit rapport berekend voor de maanden september en januari. In september zijn de meeste aanwezige vogels bezig met de vleugelruï. In januari is de voedselbehoefte toegenomen onder invloed van de lage wintertemperaturen, terwijl de conditie van de meeste prooi-soorten is afgenomen ten opzichte van de nazomerperiode.

6.1.2. Proxies voor draagkracht

De meeste proxies voor draagkracht vertonen hetzelfde verloop, zowel voor de nazomer als in de winter en zowel voor de korte als de lange prooilijs (Figuur 6.4). Het absolute niveau is natuurlijk verschillend, zo zijn biomassa's in de winter lager dan in de zomer en zijn oogstbare biomassa's lager als ook de beschikbaarheid in rekening wordt gebracht door te vermenigvuldigen met de fractie van de tijd dat het betreffende gebied droog ligt. In 2008 zijn de op biomassa gebaseerde proxies laag, hoog in 2009 en 2010 en weer laag in 2011, 2012 en 2013. Opvallend is dat het verloop in het oppervlak geschikt habitat heel anders is voor de nazomer en vooral bij de lange prooilijs: het oppervlak geschikt habitat is alleen laag in 2008 en daarna blijft het hoog (Figuur 6.4).

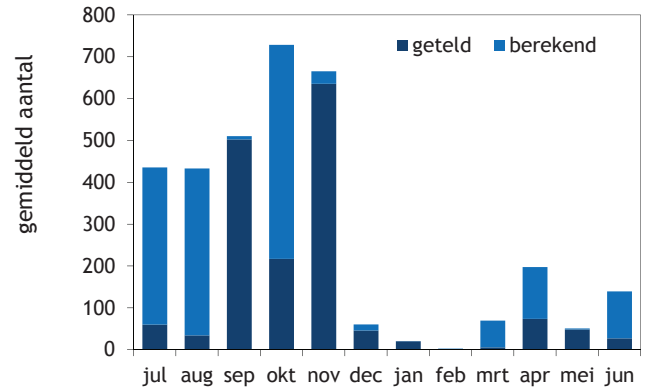


Figuur 6.4. Verloop van de verschillende proxies voor draagkracht in de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag voor de Scholekster voor (a) korte prooilijs in de nazomer, (b) korte prooilijs in de winter, (c) lange prooilijs in de nazomer, (d) lange prooilijs in de winter. De waarden voor de aanwezige biomassa (grote groene stippen) en beschikbare biomassa (kleine groene stippen) zijn weergegeven op de linker Y-as. De waarden voor de oogstbare biomassa (grote paarse stippen) en beschikbare oogstbare biomassa (kleine paarse stippen) zijn weergegeven op de rechter Y-as. De waarden voor het areaal geschikt foerageerhabitat (gele stippen) zijn weergegeven op de schaalverdeling rechts naast de grafiek.

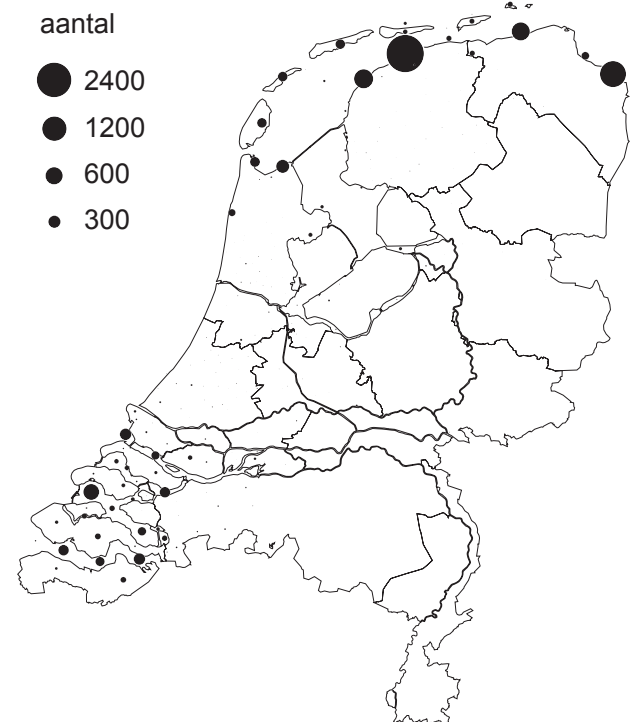
6.2. Kluut

6.2.1. Aantallen en verspreiding

De aantallen in Pinkegat en Zoutkamperlaag pleisterende Kluten zijn het grootst in de nazomer en het najaar. Na een piek in september-november, vermoedelijk veroorzaakt door doortrekkers uit vooral de Duitse Waddenzee, vindt wegtrek plaats naar ZW-Europa (Figuur 6.5). In de winter-maanden zijn nagenoeg alle vogels verdwenen. In het voorjaar vindt geen opvallende doortrek plaats en lijken vooral Kluten van de lokale broedpopulatie aan-

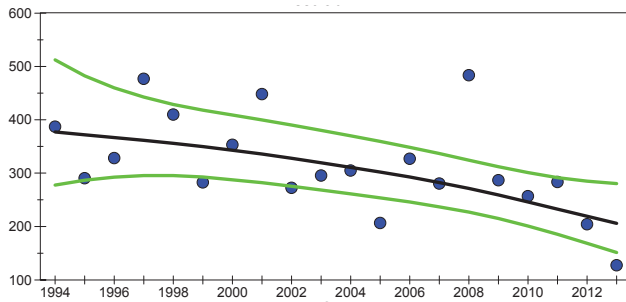


Figuur 6.5. Seizoenspatroon van de Kluut o.b.v. hoog-watertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).



Figuur 6.6. Verspreiding (gemiddelde aantallen) van niet-broedende Kluten in Nederland.

wezig te zijn. Hoewel de kustzone van de oostelijke Nederlandse Waddenzee het belangrijkste gebied is voor pleisterende Kluten, zijn de aantallen in het studiegebied minder groot dan in gebieden net ten westen (Noord-Friesland Buitendijks) en oosten ervan (Groninger kust en Dollart; Figuur 6.6); in het najaar vormen ze ca. 3% van het Nederlandse Waddentotaal.



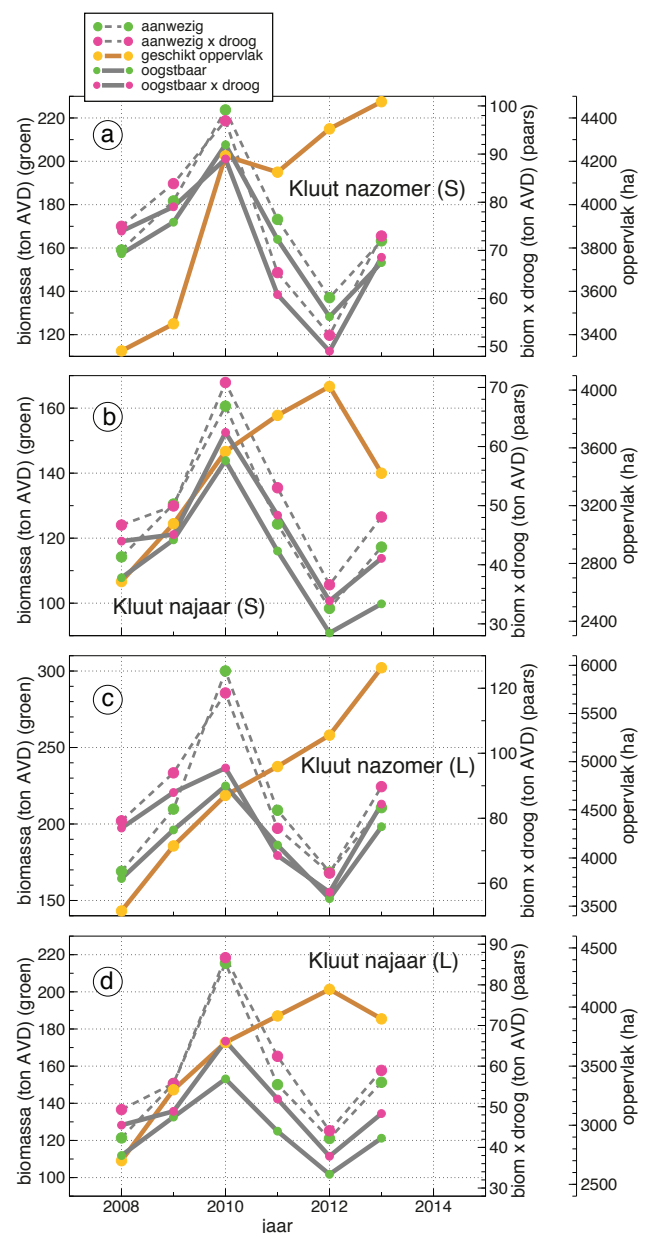
Figuur 6.7. Aantalontwikkeling van de Kluut (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

De aantallen Kluten in het studiegebied variëren van jaar op jaar, maar er is desondanks een duidelijke neerwaartse trend (Figuur 6.7). In de Nederlandse Waddenzee als geheel is een dergelijke afname niet zichtbaar (Van der Jeugd *et al.* 2014).

Als 'rekenmaanden' om het oogstbare voedselaanbod te berekenen zijn november en september gekozen. De aantallen Kluten pieken gewoonlijk in oktober, maar in de twee flankerende maanden worden jaarlijks hoogwatertellingen uitgevoerd, zodat de uitkomsten van berekeningen voor deze maanden beter zijn te vergelijken met de werkelijk aanwezige aantallen.

6.2.2. Proxies voor draagkracht

De meeste proxies voor draagkracht vertonen hetzelfde verloop, zowel voor de nazomer als het najaar en zowel voor de korte als de lange prooilijs (Figuur 6.8). Het absolute niveau is natuurlijk verschillend, zo zijn biomassa's in de nazomer lager dan in het najaar en zijn oogstbare biomassa's lager als ook de beschikbaarheid in rekening wordt gebracht door te vermenigvuldigen met de fractie van de tijd dat het betreffende gebied droog ligt. De verschillen zijn echter niet heel groot. Er is sprake van een zigzag met een piek in 2010 en een dal in 2012. Opvallend is dat het verloop in oppervlakte geschikt habitat voor alle berekeningen heel verschillend is in vergelijking tot de biomassa proxies: er is een toename over de hele periode, met alleen een afname in 2013 voor de najaarsberekening (Figuur 6.8).

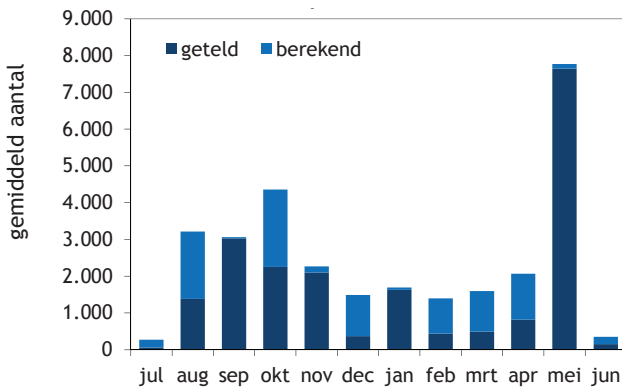


Figuur 6.8. Verloop van de verschillende proxies voor draagkracht in de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag voor de Kluut voor (a) korte prooilijs in de nazomer, (b) korte prooilijs in het najaar, (c) lange prooilijs in de nazomer, (d) lange prooilijs in het najaar. De waarden voor de aanwezige biomassa (grote groene stippen) en beschikbare biomassa (kleine groene stippen) zijn weergegeven op de linker Y-as. De waarden voor de oogstbare biomassa (grote paarse stippen) en beschikbare oogstbare biomassa (kleine paarse stippen) zijn weergegeven op de rechter Y-as. De waarden voor het areaal geschikt foerageerhabitat (gele stippen) zijn weergegeven op de schaalverdeling rechts naast de grafiek.

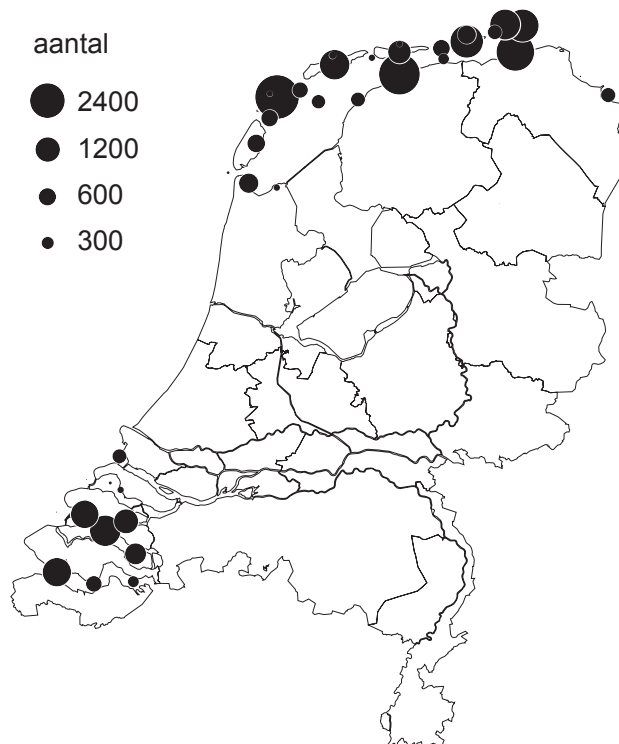
6.3. Zilverplevier

6.3.1. Aantallen en verspreiding

Het seizoenspatroon van de Zilverplevier in Pinkegat en Zoutkamperlaag komt goed overeen met dat voor de gehele Nederlandse Waddenzee. Er is sprake van doortrek en rui in het najaar (augustus-oktober), waarna een afname plaatsvindt tot lagere winteraantallen, gevolgd door een sterke doortrekkie van Afrikaanse overwintersaars in mei (Figuur 6.9). In de nazomer en de winter bevinden iets minder dan 10% van alle Zilverplevieren in de Nederlandse

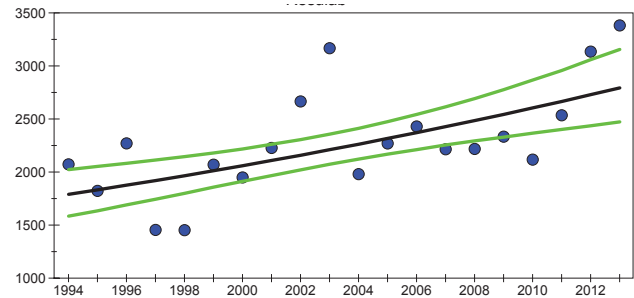


Figuur 6.9. Seizoenspatroon van de Zilverplevier o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).



Figuur 6.10. Verspreiding van de niet-broedende Zilverplevieren in Nederland.

Waddenzee zich in het studiegebied, in mei zo'n 13% (Figuur 6.10). Van jaar op jaar kunnen de aantallen sterk fluctueren, maar over de gehele periode is er sprake van een duidelijk toenemende trend in de seizoens-gemiddelden (Figuur 6.11). In de Nederlandse Waddenzee als geheel lijkt de langjarige toename in het afgelopen decennium te zijn gestabiliseerd (Van der Jeugd *et al.* 2014).

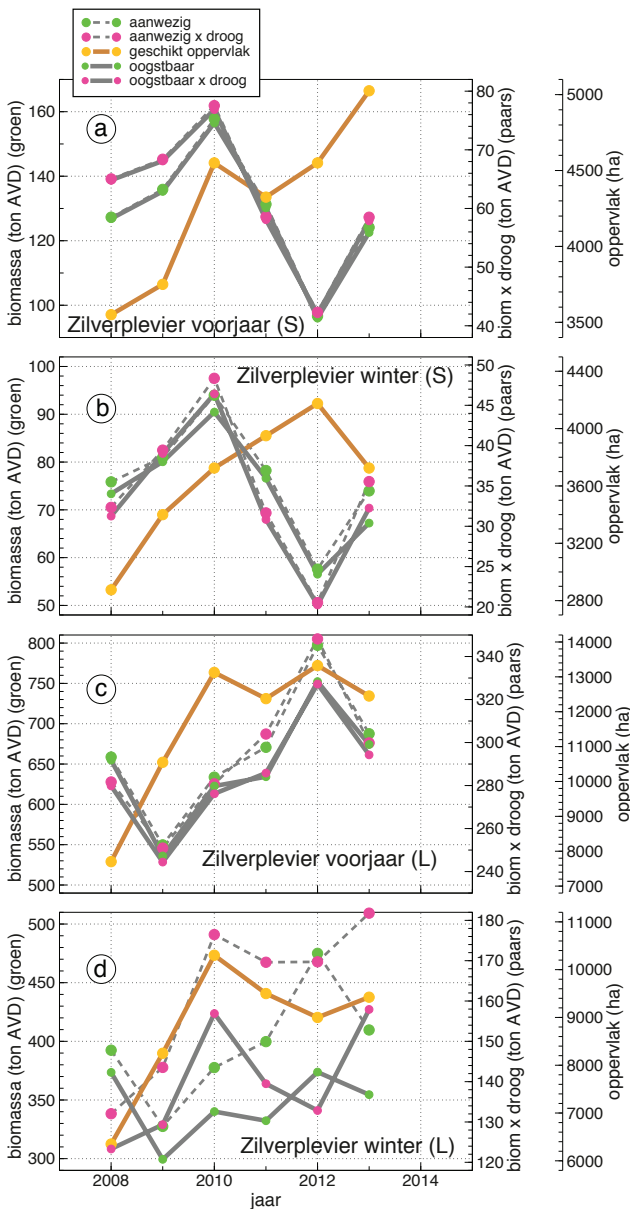


Figuur 6.11. Aantalsontwikkeling van de Zilverplevier (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

Als rekenmaanden voor het oogstbare voedselaanbod zijn gekozen januari (winteraantal, geringe prooiomstandigheden) en mei (piekaantallen van vogels die opvetten voor de trek naar de broedgebieden).

6.3.2. Proxies voor draagkracht

Net als bij Scholekster en Kluut vertonen de meeste op biomassa gebaseerde proxies voor draagkracht eenzelfde verloop (Figuur 6.12). Dit is vooral het geval bij de korte prooilijst; bij de lange prooilijst lijkt het vooral in de winter uit te maken of de beschikbaarheid mee wordt gewogen. Bij de korte prooilijst is er een zigzaglijn met een piek in 2010 en een dal in 2012. Bij de lange prooilijst is er een dal in 2009 en een piek in 2012 in het voorjaar, maar in de winter is dit patroon alleen zichtbaar als de beschikbaarheid niet wordt meegewogen. Net als bij Scholekster en Kluut is het patroon in oppervlak geschikt foeraarhabitat sterk verschillend van dat van de op biomassa gebaseerde proxies: 2008 en 2009 zijn laag en andere jaren zijn gemiddeld duidelijk hoger.

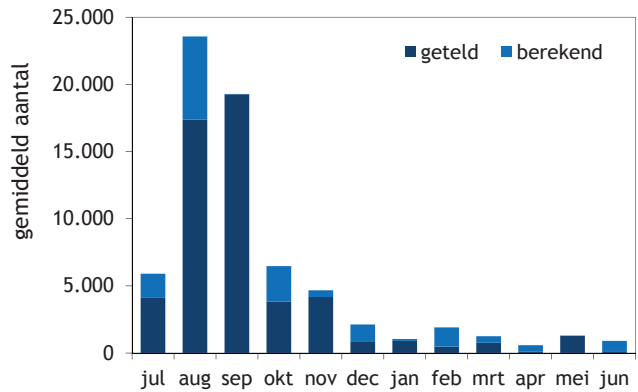


Figuur 6.12. Verloop van de verschillende proxies voor draagkracht in de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag voor de Zilverplevier voor (a) korte prooilijs in het voorjaar, (b) korte prooilijs in de winter, (c) lange prooilijs in het voorjaar, (d) lange prooilijs in de winter. De waarden voor de aanwezige biomassa (grote groene stippen) en beschikbare biomassa (kleine groene stippen) zijn weergegeven op de linker Y-as. De waarden voor de oogstbare biomassa (grote paarse stippen) en beschikbare oogstbare biomassa (kleine paarse stippen) zijn weergegeven op de rechter Y-as. De waarden voor het areaal geschikt foerageerhabitat (gele stippen) zijn weergegeven op de schaalverdeling rechts naast de grafiek.

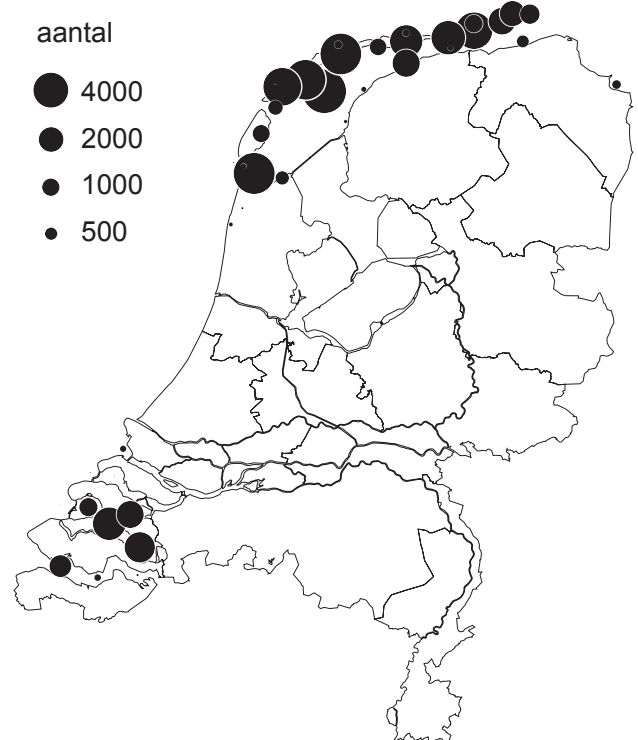
6.4. Kanoet

6.4.1. Aantallen en verspreiding

De Kanoet is in het studiegebied het talrijkst in augustus-september (Figuur 6.13); tussen oktober en december trekt het overgrote deel van de in het najaar aanwezige Kanoeten weg naar overwinteringsgebieden elders, en in het voorjaar is van een doortrekgolf nauwelijks iets te merken. Dit patroon komt in grote lijnen overeen met dat in de gehele Nederlandse Waddenzee. In het najaar maken de aantallen in Pinkegat en Zoutkamperlaag zo'n 15%



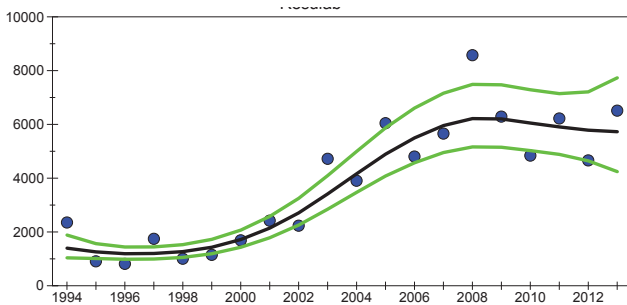
Figuur 6.13. Seizoenspatroon van de Kanoet o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).



Figuur 6.14. Verspreiding van niet-broedende Kanoeten in Nederland (gemiddelde aantallen).

uit van het totaal in de Nederlandse Waddenzee, maar in de wintermaanden niet meer dan enkele procenten. In deze periode verblijven de grootste aantallen elders in de Waddenzee, vooral in het westelijke deel (Figuur 6.14).

Ten opzichte van de jaren negentig zijn de seizoensgemiddelde aantallen Kanoeten in Pinkegat en Zoutkamperlaag in het afgelopen decennium toegenomen, maar in de meest recente jaren zijn ze vrij stabiel (Figuur 6.15). In de Nederlandse Waddenzee als geheel bleven de aantallen sinds de eeuwwisseling min of meer stabiel (Van der Jeugd *et al.* 2014),



Figuur 6.15. Aantalontwikkeling van de Kanoet (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

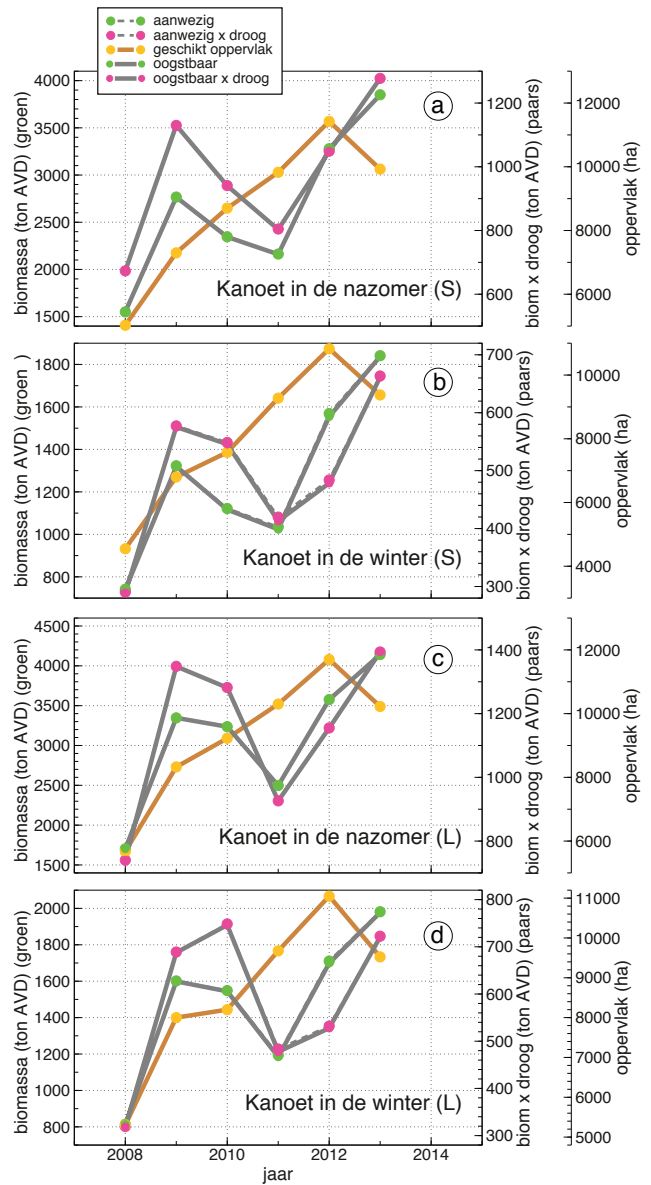
maar er vond wel een relatieve verschuiving plaats van de westelijke naar de oostelijke Waddenzee (Ens *et al.* 2009).

Het is onduidelijk hoe de aantallen Kanoeten tijdens de nazomerpiek zijn verdeeld over doortrekkers die hier opvetten *en route* naar overwinteringsgebieden in West-Afrika (ondersoort *canutus*), en vogels die overwinteren in Europa (ondersoort *islandica*) en eerst bij ons (een deel van) de vleugelrui doormaken. Wel duidelijk is dat in de nazomer beide ondersoorten aanwezig zijn, al is het vermoeden dat *canutus* is afgenomen (Kraan *et al.* 2010). Op basis van het seizoenspatroon zijn augustus en januari gekozen als ‘rekenmaanden’ voor het oogstbare voedselaanbod. In augustus zijn Kanoeten het talrijkst en aan het opvetten of bezig met de vleugelrui; in januari hebben de vogels door de lage temperatuur een verhoogde voedselbehoefte, terwijl de conditie van de belangrijke schelpdierprooien, en daarmee hun kwaliteit voor Kanoeten, aanzienlijk is gedaald.

6.4.2. Proxies voor draagkracht

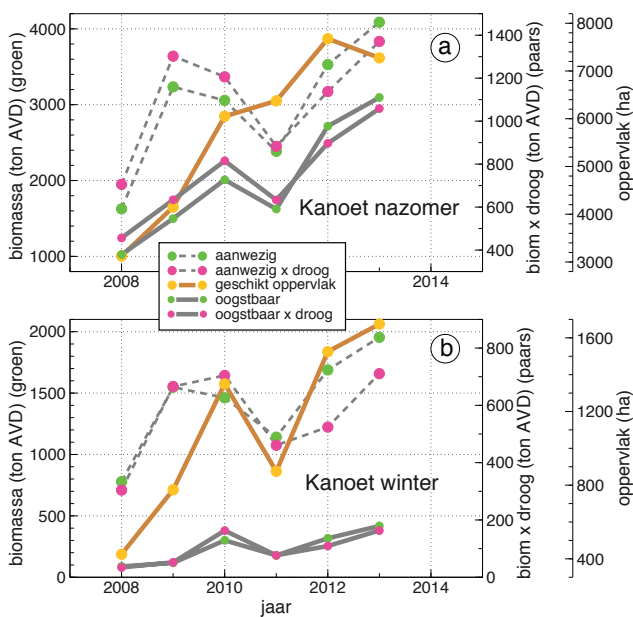
Voor de Kanoet zijn de proxies voor draagkracht niet alleen berekend op basis van de algemene functionele respons (Figuur 6.16), maar ook op basis van het *Digestive Rate Model* (Figuur 6.17). De biomassa proxies op basis van de algemene functionele res-

pons vertonen een opvallend gelijk patroon, zowel voor de nazomer als voor de winter en er is ook nauwelijks verschil tussen de korte en de lange prooilijs (Figuur 6.16). Zeer opvallend is dat de lijnen tussen het aanwezige voedselaanbod en het oogstbare voedselaanbod vrijwel identiek zijn, onafhankelijk of nu voor de beschikbaarheid in termen van droogvalduur



Figuur 6.16. Verloop van de verschillende proxies voor draagkracht in de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag voor de Kanoet voor (a) korte prooilijs in de nazomer, (b) korte prooilijs in de winter, (c) lange prooilijs in de nazomer, (d) lange prooilijs in de winter. De waarden voor de aanwezige biomassa (grote groene stippen) en beschikbare biomassa (kleine groene stippen) zijn weergegeven op de linker Y-as. De waarden voor de oogstbare biomassa (grote paarse stippen) en beschikbare oogstbare biomassa (kleine paarse stippen) zijn weergegeven op de rechter Y-as. De waarden voor het areaal geschikt foerageerhabitat (gele stippen) zijn weergegeven op de schaalverdeling rechts naast de grafiek.

wordt gecorrigeerd of niet. Het jaar 2008 is laag, 2009 en 2010 zijn hoog, 2011 en 2012 zijn weer laag en 2013 eindigt hoog. Ook hier is het patroon voor het geschikte oppervlak foerageerhabitat sterk verschillend: 2008 is laag en daarna volgt een toename tot 2012, waarbij 2013 dan weer lager is. Als niet met de algemene functionele respons wordt gerekend, maar met het *Digestive Rate Model* ziet het beeld er niet heel erg anders uit, met één zeer opvallend verschil: als de oogstbaarheid in rekening wordt gebracht leidt dit tot veel lagere waarden van de proxy (Figuur 6.17), onafhankelijk van het in rekening brengen van beschikbaarheid in termen van droogliggen.

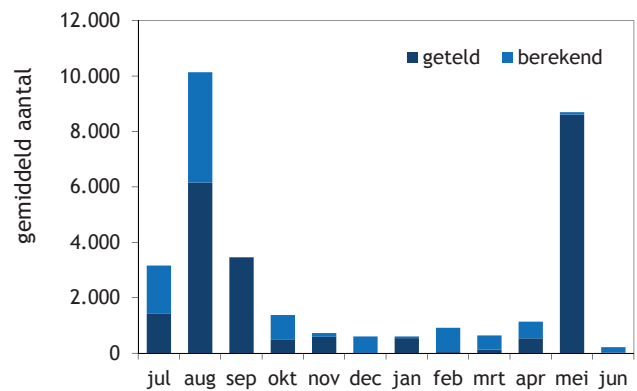


Figuur 6.17. Verloop van de verschillende proxies voor draagkracht in de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag voor de Kanoet berekend volgens het *Digestive Rate Model* voor (a) de nazomer, (b) de winter. De waarden voor de aanwezige biomassa (grote groene stippen) en beschikbare biomassa (kleine groene stippen) zijn weergegeven op de linker Y-as. De waarden voor de oogstbare biomassa (grote paarse stippen) en beschikbare oogstbare biomassa (kleine paarse stippen) zijn weergegeven op de rechter Y-as. De waarden voor het areaal geschikt foerageerhabitat (gele stippen) zijn weergegeven op de schaalverdeling rechts naast de grafiek.

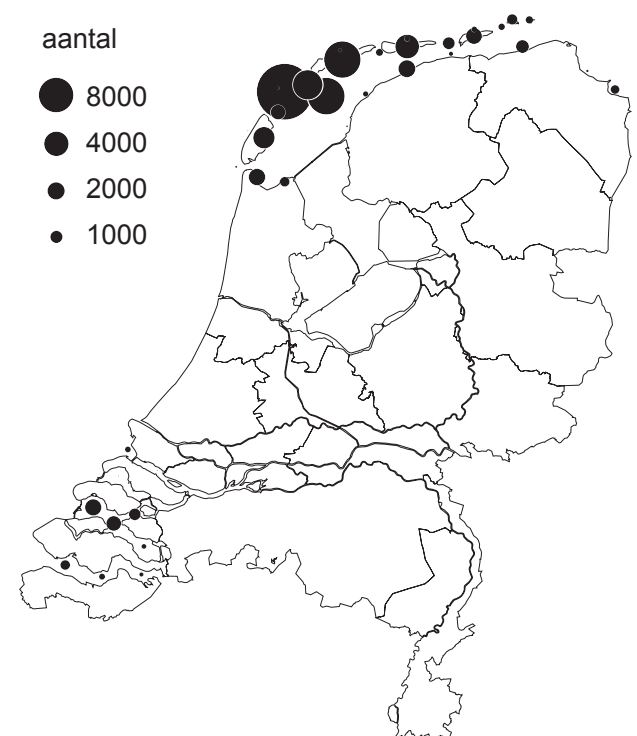
6.5. Rosse Grutto

6.5.1. Aantallen en verspreiding

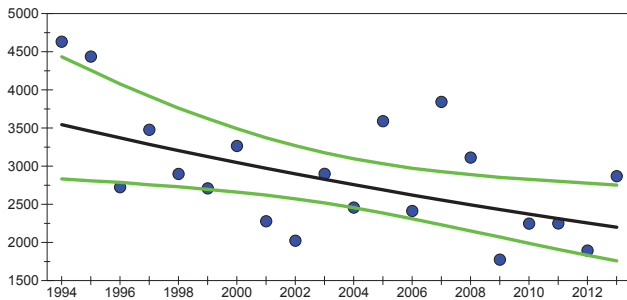
Rosse Grutto's zijn in het studiegebied vooral aanwezig in de doortrekperiodes in de nazomer en in het voorjaar. Ten opzichte van het seizoenspatroon in de Nederlandse Waddenzee als geheel (Hornman *et al.* 2015) is in Pinkegat en Zoutkamperlaag de najaarspiek groot (ruim 10% van het Waddentotaal in deze periode), maar het aandeel overwinteraars opvallend klein (ca. 1%). Met name door dat laatste hoort het studiegebied op jaarbasis niet tot de beste gebieden



Figuur 6.18. Seizoenspatroon van de Rosse Grutto o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).



Figuur 6.19. Verspreiding (gemiddelde aantallen) van niet-broedende Rosse Grutto's in Nederland.



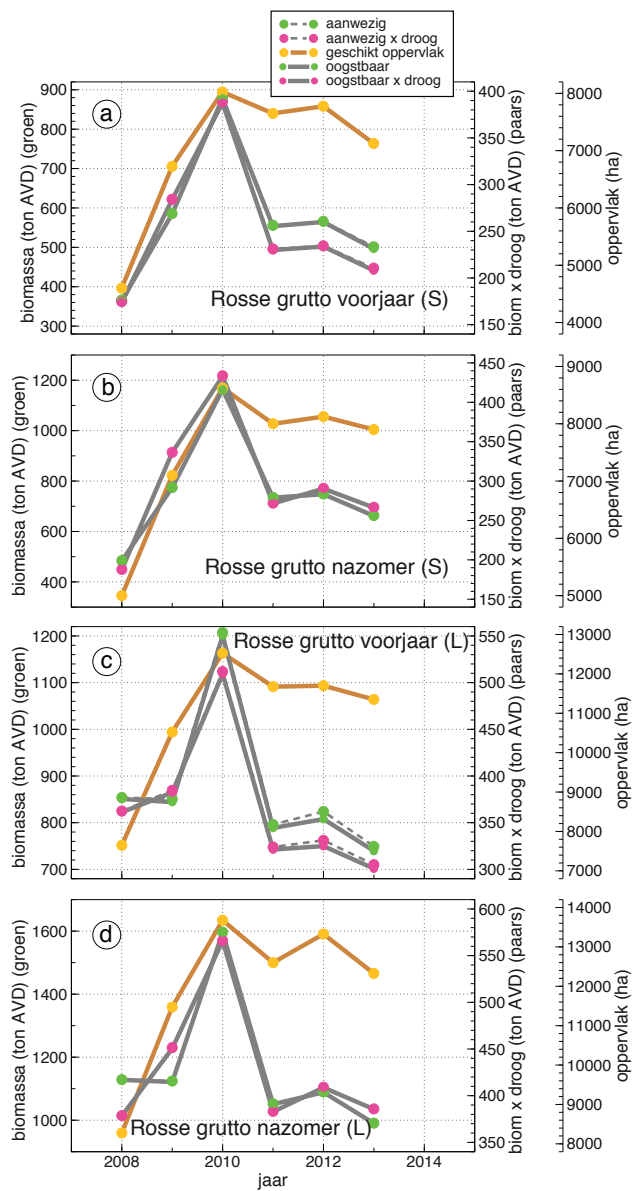
Figuur 6.20. Aantalsontwikkeling van de Rosse Grutto (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

voor Rosse Grutto's in Nederland (Figuur 6.19). De aantallen Rosse Grutto's in Pinkegat en Zoutkamperlaag fluctueren, maar vertonen gezien over de afgelopen twintig jaar een duidelijke neerwaartse trend (Figuur 6.20). Deze contrasteert met de ontwikkeling van in de jaargemiddelden in de gehele Nederlandse Waddenzee, die toenemend is met in de laatste vijf seizoenen een stabilisatie (Van der Jeugd *et al.* 2014).

Als rekenmaanden voor de Rosse Grutto zijn augustus en mei gekozen, de maanden waarin de aantallen pieken in het studiegebied. In augustus vet een deel van de vogels (ondersoort *taimyrensis*) in de Waddenzee op voor een trekvlucht naar West-Afrika, terwijl vogels die in Europa overwinteren (ondersoort *lapponica*) hier de vleugelrui beginnen. In mei wordt de bulk van de vogels gevormd door *taimyrensis* die opvetten voor de lange vlucht naar de Siberische broedgebieden. Deze vogels halen overigens niet al hun voedsel uit de Waddenzee, maar voor een deel ook uit graslanden op de eilanden. Hier zijn dan veel emelten te vinden, terwijl het voedselaanbod op de wadplaten wellicht wat karig is vanwege een ten opzichte van het najaar geringere conditie van de prooidieren.

6.5.2. Oogstbare voedselaanbod

De biomassa proxies op basis van de algemene functionele respons vertonen een opvallend gelijk patroon, zowel voor het voorjaar als de nazomer en er is ook weinig verschil tussen de korte en de lange prooilijs (Figuur 6.21). Zeer opvallend is dat net als bij de Kanoet de lijnen tussen het aanwezige voedselaanbod en het oogstbare voedselaanbod vrijwel identiek zijn, onafhankelijk of nu voor de beschikbaarheid in termen van droogvalduur wordt gecorrigeerd of niet. Het jaar 2010 vertoont een opvallende piek en andere jaren zijn duidelijk lager. Net als bij alle tot nu toe behandelde soorten is het patroon voor het geschikte oppervlak foerageerhabitat sterk verschillend van het patroon voor de op biomassa



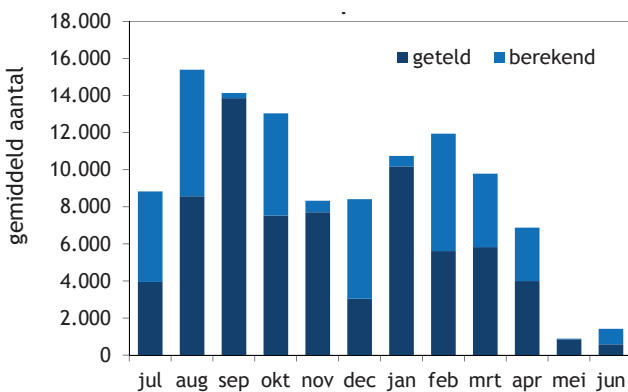
Figuur 6.21. Verloop van de verschillende proxies voor draagkracht in de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag voor de Rosse Grutto voor (a) korte prooilijs in het voorjaar, (b) korte prooilijs in de nazomer, (c) lange prooilijs in het voorjaar, (d) lange prooilijs in de nazomer. De waarden voor de aanwezige biomassa (grote groene stippen) en beschikbare biomassa (kleine groene stippen) zijn weergegeven op de linker Y-as. De waarden voor de oogstbare biomassa (grote paarse stippen) en beschikbare oogstbare biomassa (kleine paarse stippen) zijn weergegeven op de rechter Y-as. De waarden voor het areaal geschikt foerageerhabitat (gele stippen) zijn weergegeven op de schaalverdeling rechts naast de grafiek.

gebaseerde proxies: 2008 is laag en daarna volgt een toename tot 2010, waarna de waarden op een hoog niveau blijven.

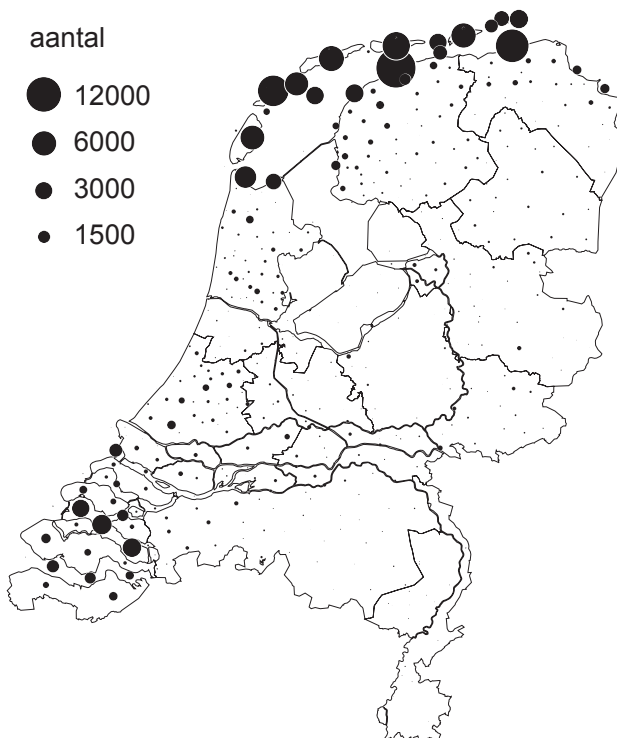
6.6. Wulp

6.6.1. Aantallen en verspreiding

Het seizoenspatroon van de Wulp in het studiegebied vertoont een tweetoppig verloop dat sterk overeenkomt met dat in de gehele Nederlandse Waddenzee. Grote aantallen Wulpen arriveren in de loop van juli-augustus en maken in het gebied de vleugelrui door. Na oktober verdwijnt ongeveer een derde van deze vogels naar elders, maar in de tweede helft van de winter nemen de aantallen weer wat toe. In maart en april volgt de wegtrek naar de

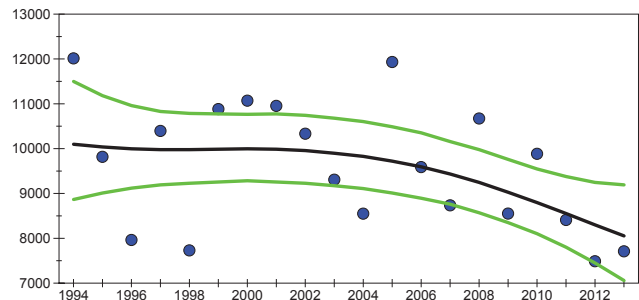


Figuur 6.22. Seizoenspatroon van de Wulp o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).



Figuur 6.23. Verspreiding van de niet-broedende Wulpen in Nederland.

(overwegend Scandinavische en Russische) broedgebieden (Figuur 6.22). Pinkegat en Zoutkamperlaag herbergen zo'n 10% van het totale aantal Wulpen in de Nederlandse Waddenzee, zowel in de nazomer als in de winter (Figuur 6.23). De aantallen fluctueren, maar in recente jaren lijkt sprake van een afname (Figuur 6.24). In de Nederlandse Waddenzee als geheel is de trend nog toenemend, al lijkt wel een afvlakking gaande.

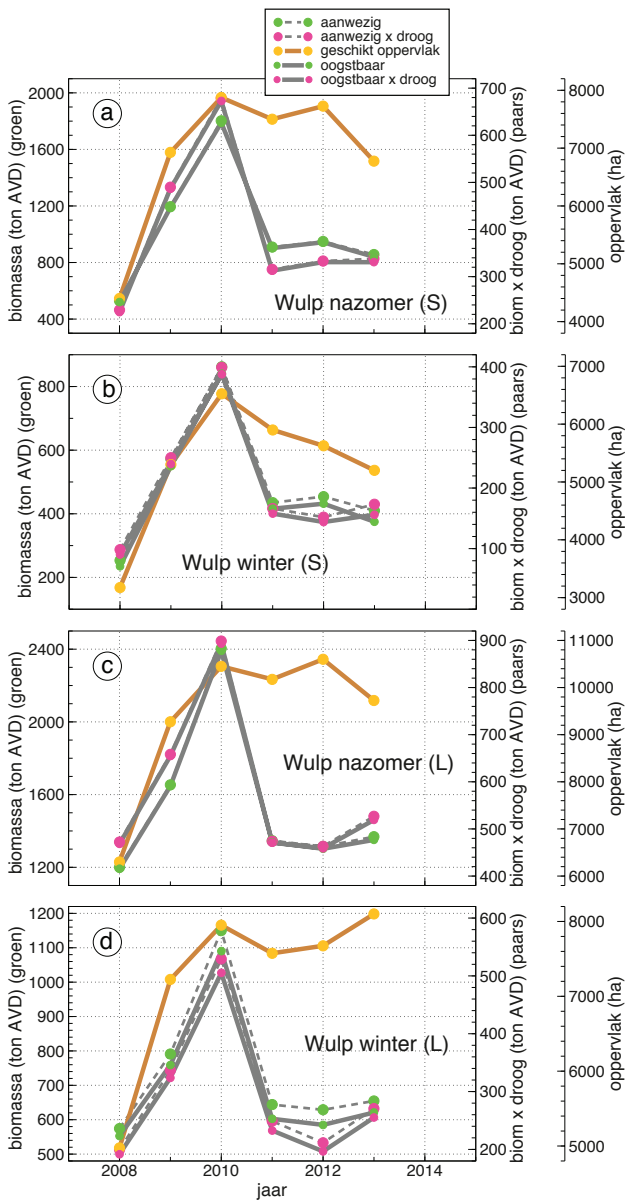


Figuur 6.24. Aantalsontwikkeling van de Wulp (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

Als rekenmaanden voor de Wulp zijn september en januari gekozen. September valt in de nazomerpiek en de ruiperiode van de vogels. Hoewel in de nawinter de aantallen het grootst en het voedselaanbod vermoedelijk het kleinste zijn in februari, is januari gekozen als rekenmaand omdat uit deze maand jaarlijks tellingen voorhanden zijn, die in een later stadium kunnen worden vergeleken met de ontwikkeling van het voedselaanbod.

6.6.2. Proxies voor draagkracht

De biomassa proxies op basis van de algemene functionele respons vertonen een opvallend gelijk patroon, zowel voor de nazomer als de winter en er is ook weinig verschil tussen de korte en de lange prooi lijst (Figuur 6.25). Zeer opvallend is dat net als bij de Kanoet en de Rosse Grutto de lijnen tussen het aanwezige voedselaanbod en het oogstbare voedselaanbod vrijwel identiek zijn, onafhankelijk of nu voor de beschikbaarheid in termen van droogvalduur wordt gecorrigeerd of niet. Het jaar 2010 vertoont een opvallende piek en andere jaren zijn duidelijk lager. Net als bij alle tot nu toe behandelde soorten is het patroon voor het geschikte oppervlak foerageerhabitat sterk verschillend van het patroon voor de op biomassa gebaseerde proxies: 2008 is laag en daarna volgt een toename tot 2010, waarna de waarden op een hoog niveau blijven.

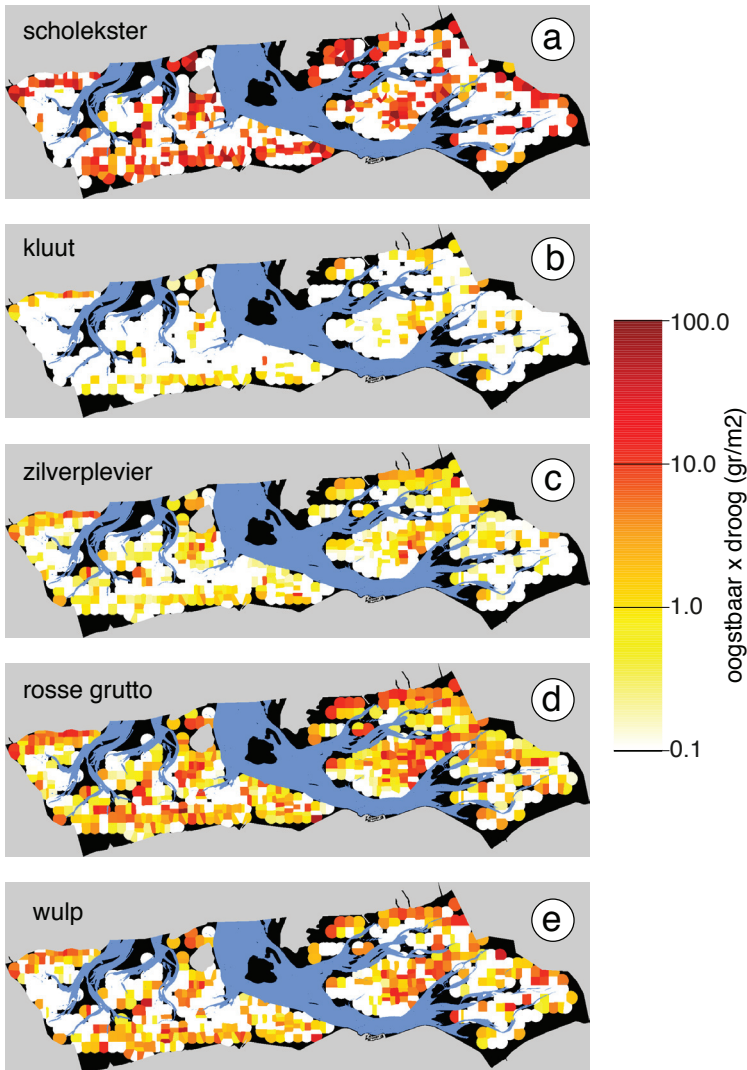


Figuur 6.25. Verloop van de verschillende proxies voor draagkracht in de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag voor de Wulp voor (a) korte prooilijst in de nazomer, (b) korte prooilijst in de winter, (c) lange prooilijst in de nazomer, (d) lange prooilijst in de winter. De waarden voor de aanwezige biomassa (grote groene stippen) en beschikbare biomassa (kleine groene stippen) zijn weergegeven op de linker Y-as. De waarden voor de oogstbare biomassa (grote paarse stippen) en beschikbare oogstbare biomassa (kleine paarse stippen) zijn weergegeven op de rechter Y-as. De waarden voor het areaal geschikt foerageerhabitat (gele stippen) zijn weergegeven op de schaalverdeling rechts naast de grafiek.

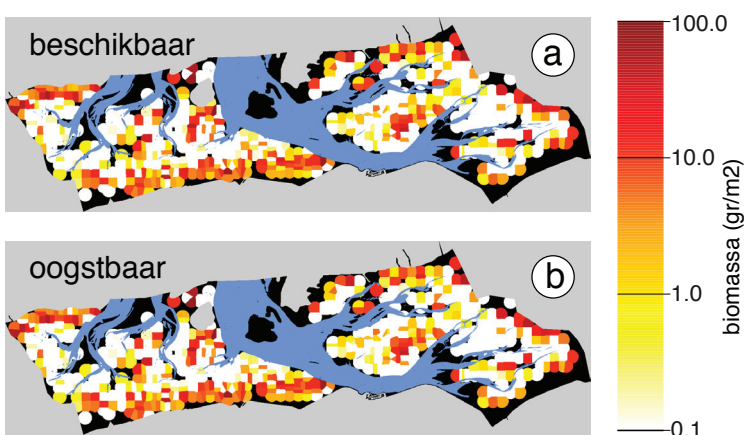
6.7. Ruimtelijke verspreiding van het voedselaanbod

De proxies voor draagkracht worden berekend op basis van een kaartbeeld van de habitatkwaliteit. Elk monsterpunt wordt daarbij gewogen naar het bijbehorende oppervlak. In Figuur 6.26 is te zien hoe dat bijbehorende oppervlak is bepaald. Er is een maximum afstand ingesteld tot waar het monsterpunt re-

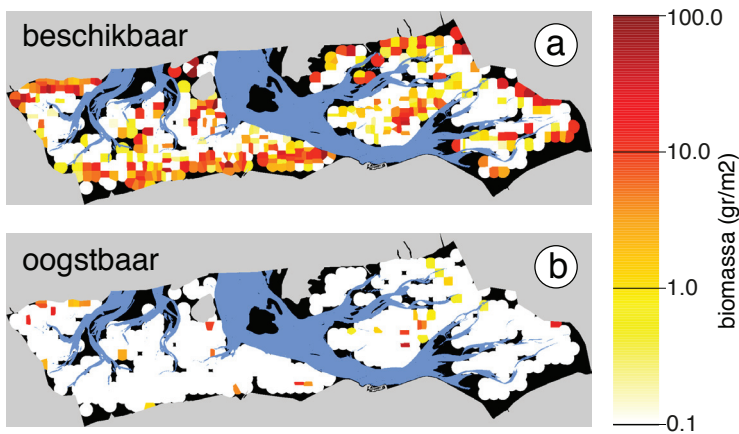
presentatief geacht wordt voor het omringende wad. Voor die afstand is 400 m gekozen. Dat betekent dat om vrij liggende punten een cirkelvormig gebied ontstaat. Wanneer punten dicht bij elkaar liggen dan twee maal de maximale afstand, dan wordt een grenslijn bepaald op gelijke afstand van de twee punten. Aan droogvallend wad op grotere afstand dan 400 m van het dichtstbijzijnde monsterpunt wordt dus geen waarde voor habitatkwaliteit toegekend.



Figuur 6.26. Ruimtelijke verdeling van het oogstbare beschikbare voedselaanbod in 2009 berekend volgens de algemene functionele respons en de lange prooilijs voor de nazomer voor (a) Scholekster, (b) Kluut, (c) Zilverplevier, (d) Rosse Grutto en (e) Wulp. De beschikbaarheid is verdisconteerd door op elke locatie het oogstbare voedselaanbod te vermenvuldigen met de fractie van de tijd dat de betreffende locatie droogligt.



Figuur 6.27. Ruimtelijke verdeling van het voedselaanbod in 2009 voor de Kanoet berekend volgens de algemene functionele respons en de lange prooilijs: (a) het beschikbare voedselaanbod (d.w.z. het aanwezige voedselaanbod gewogen naar de droogvalduur), (b) het beschikbare oogstbare voedselaanbod (d.w.z. het oogstbare voedselaanbod gewogen naar de droogvalduur).



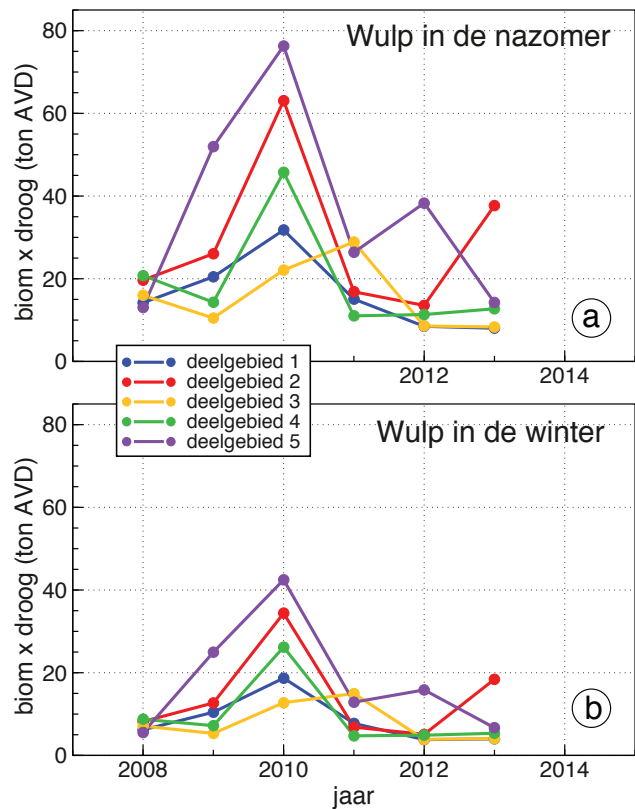
Figuur 6.28. Ruimtelijke verdeling van het voedselaanbod in 2009 voor de Kanoet berekend volgens het digestive rate model: (a) het beschikbare voedselaanbod (d.w.z. het aanwezige voedselaanbod gewogen naar de droogvalduur), (b) het beschikbare oogstbare voedselaanbod (d.w.z. het oogstbare voedselaanbod gewogen naar de droogvalduur).

Dit zijn de zwarte gebieden in Figuur 6.26. Wanneer monsterpunten dicht bij elkaar liggen ontstaat een grillig mozaïek van oppervlakjes.

De kaartbeelden maken interessante vergelijkingen mogelijk. Volgens de algemene functionele respons is het beschikbare oogstbare voedselaanbod op het oostelijke deel van het Brakzand in 2009 hoog en op het zuidelijke deel juist laag voor alle zes de onderzochte wadvogelsoorten (Figuur 6.26, Figuur 6.27). Voor de Kanoet is er in 2009 weinig verschil of voor het beschikbare voedselaanbod ook de oogstbaarheid in rekening wordt gebracht uitgaande van de algemene functionele respons (Figuur 6.27). Wanneer er wordt gerekend met het *digestive rate model* is er wel een groot verschil – wanneer de oogstbaarheid in rekening wordt gebracht blijft er nauwelijks gebied over waar de Kanoeten terecht kunnen (Figuur 6.28).

6.8. Aandachtsgebieden

Het is ook mogelijk om op basis van de habitatkaarten draagkrachtproxies uit te rekenen voor de eerder onderscheiden aandachtsgebieden (Figuur 4.1). Als voorbeeld is dit uitgevoerd voor de Wulp. De beschikbare oogstbare biomassa in de jaren 2008-2013 is voor alle vijf deelgebieden uitgerekend voor de nazomer en de winter (Figuur 6.29).



Figuur 6.29. Het beschikbare oogstbare voedselaanbod voor de Wulp in de nazomer en winter (lange prooilijs) berekend voor de vijf onderscheiden aandachtsgebieden.

7. Discussie

7.1. Integratie monitoring data

In het kader van gaswinning met de hand aan de kraan vindt een uitgebreide monitoring plaats van de kombergingen waar bodemdaling door gaswinning zal optreden: het Pinkegat en de Zoutkamperlaag. Doel van deze eerste rapportage “nieuwe stijl” in het kader van de jaarlijkse rapportages in het kader van de monitoring van de MLV winningen was een *proof of concept* te leveren dat de jaarlijkse metingen aan wadplaathoogte, waterstanden en bodemdieren geïntegreerd kunnen worden tot een getal dat indicatief is voor de draagkracht van het gebied voor geselecteerde wadvogelsoorten. Het is niet mogelijk om op simpele wijze de draagkracht zelf te berekenen. Dat kan alleen middels uitgebreide simulaties met gevalideerde draagkrachtmodellen (Stillman 2008, Rappoldt & Ens 2013). Wat wel kan is een proxy voor draagkracht te berekenen op basis van de monitoring gegevens en uit de literatuur geschatte parameters over met name dieet, voedselbehoefte en foerageergedrag van geselecteerde wadvogelsoorten. Er zijn met succes berekeningen uitgevoerd voor de jaren 2008 t/m 2013 voor zes geselecteerde wadvogelsoorten op basis van het in Figuur 5.1 weergegeven schema en *work flow*, inclusief een strikt versie beheer van de parameter files en data files. De structuur is zodanig opgezet dat aangepaste parameter files of parameter files voor nieuwe vogelsoorten en data files met gegevens voor een extra jaar gemakkelijk kunnen worden toegevoegd. Dat betekent niet dat de huidige berekeningsmethode niet verbeterd kan worden. Zo zijn er verschillende praktische problemen met de input gegevens die op een meer geraffineerde manier opgelost kunnen worden. Daarnaast dwingt de eenvoud waarmee een groot aantal verschillende proxies berekend kunnen worden ons tot een keuze van de beste proxy. In het ideale geval beperken wij ons tot de proxy die het sterkste correleert met de draagkracht voor de betreffende vogelsoort. Het probleem is dat wij onvoldoende kennis hebben om te bepalen welke proxy dat is. In het vervolg van de discussie zullen wij deze problemen in meer detail bespreken en eindigen met suggesties voor de volgende stap.

7.2. Input data

7.2.1. LiDAR

De LiDAR hoogtekarten zijn gebruikt zoals ze werden aangeleverd. Lokaal bleken deze kaarten soms sterke hoogteverschillen te bevatten op korte afstand (Figuur 5.2a). Aan de juistheid van deze hoogte-

verschillen moet worden getwijfeld en het verdient daarom aanbeveling in komende jaren de kaarten uitgebreid te controleren voordat ze gebruikt worden in de berekeningen. Een tweede probleem is dat niet voor alle seizoenen een LiDAR kaart beschikbaar was. In deze rapportage is ervoor gekozen om dan de in tijd meest nabijgelegen kaart te gebruiken. Een alternatieve benadering is te interpoleren tussen een eerdere en een latere LiDAR kaart.

7.2.2. Amplitude kaart

De interpolaties van de waterstanden zijn in deze rapportage uitgevoerd zonder te corrigeren voor de lokale amplitude van het getij. In het kader van het WaLTER project <http://www.walterwaddenmonitor.org/> wordt een amplitude kaart ontwikkeld, maar deze was ten tijde van dit rapport nog niet beschikbaar.

7.2.3. Correctiefactoren bodemdieren

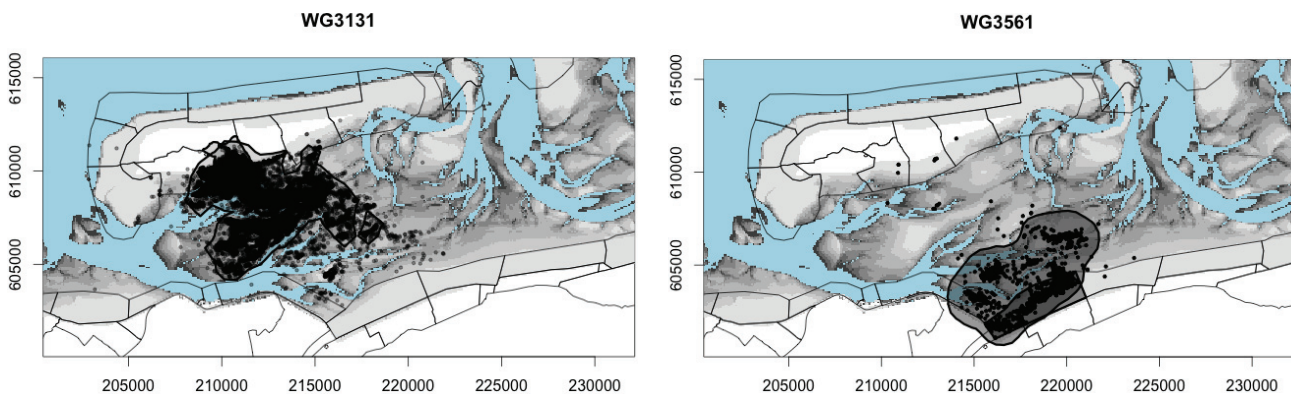
De surveys van de bodemdieren door IMARES en NIOZ vallen niet samen met de in dit rapport geïdentificeerde kritieke perioden voor de vogels. Er moet dus een correctie plaatsvinden wat betreft de aantallen, de grootte en de conditie van de bodemdieren. In dit rapport is een simpele algemene correctiefactor toegepast. In het komende jaar kunnen wij verder werken aan een gedetailleerde analyse per soort (ook rekening houdend met onder meer jaar op jaar verschillen in recrutering, seizoensafhankelijke groei, etc.) en zullen dan zien of dat grote verschillen gaat opleveren met de generieke benadering die nu gebruikt is.

7.2.4. Verweving IMARES schelpdiersurveys en SIBES bodemdierenbemonstering

In de berekeningen voor dit rapport zijn de gegevens van SIBES als volgt aangevuld met de IMARES schelpdiersurvey: voor Scholekster en Kanoet zijn monsterpunten uit de IMARES moskok survey binnen de door IMARES vastgestelde contouren van de mossel- en oesterbanken toegevoegd aan het SIBES grid. Er zijn twee verbeteringen mogelijk: (1) toevoeging voor de in het kader van de moskok survey bemonsterde schelpdieren van alle monsterpunten uit de moskok survey aan het SIBES grid, (2) toevoeging van mosselbanken en oesterbanken als habitat voor vogelsoorten die geen mossels of oesters eten, maar wel de prooidieren die zich verbergen tussen die mossels en oesters.

7.2.5. Correctiefactoren abiotisch wadvogelhabitat

In de in dit rapport gepresenteerde berekeningen is nog niet gecorrigeerd voor de abiotische component



Figuur 7.1. Relatie tussen laagwaterfoerageergebieden en hoogwatervluchtplaatsen voor twee Sovon hoogwater- telgebieden. De punten geven de individuele GPS-fixes weer. De contour omvat 95% van de punten. Links de vogels die overtijen in Sovon telgebied WG3131 op Schiermonnikoog en rechts de vogels die overtijen in Sovon telgebied WG3132 langs de Groningse kust. Overgenomen uit Ens et al. (2015), waar ook in detail de berekeningsmethodiek wordt uitgelegd.

van het wadvogelhabitat. Vooral voor de Kluut zal dit tot een overschatting hebben geleid van de berekende draagkrachtproxies. Probleem is dat algemeen bekend is dat Kluten afhankelijk zijn van slikkig wad, maar dat wij in de literatuur geen grenswaarden hebben kunnen vinden die aangehouden zouden kunnen worden in de berekeningen. Mogelijk dat een zoektocht naar ongepubliceerde gegevens meer resultaat heeft.

Er zijn ook voor geen enkele soort gebieden uitgesloten die te ver uit de kust liggen om er naar voedsel te zoeken. Indruk is dat deze kwestie voor geen van de in dit rapport behandelde soorten speelt. In het geval van de Scholekster weten wij dat ook met zekerheid dankzij uitgebreid onderzoek aan met UvA-BiTS¹ uitgeruste Scholeksters (Ens et al. 2015). Zo blijken Scholeksters die in Sovon hoogwater- telgebied WG3131 op Schiermonnikoog overtijen te foerageren in deelgebieden 11, 12, 13 en 14, terwijl de vogels die in deelgebied 10 foerageren in Sovon hoogwater- telgebied WG3561 overtijen (Figuur 7.1).

7.3. Welke proxy?

Voor elk van de zes wadvogelsoorten is met het habitatmodel een groot aantal verschillende proxies voor draagkracht doorgerekend voor de jaren 2008 t/m 2013. Bestudering van de resultaten leidt tot de volgende conclusies:

1. De proxies die gebaseerd zijn op biomassa (aanwezige biomassa, aanwezige beschikbare biomassa, oogstbare biomassa en oogstbare beschik-

bare biomassa) vertonen vaak een sterk op elkaar lijkend verloop. Daarbij maakt het vaak weinig verschil of alleen gerekend is met het stapelvoedsel, of ook met de aanvullende voedselbronnen. En ook de tijd van het jaar heeft weinig effect op het patroon. Er is natuurlijk wel een effect op het absolute niveau.

2. Bij bijna alle soorten is de trend in geschikt foerageerhabitat (oppervlakte wad waar het voedsel in oogstbare dichtheden voorkomt) sterk verschillend van de trend in de proxies gebaseerd op biomassa.
3. Als niet de algemene functionele respons wordt gebruikt, maar het digestive rate model, dan zijn de waarden voor het oogstbare voedselaanbod aanzienlijk lager dan die voor het aanwezige voedselaanbod, onafhankelijk of de beschikbaarheid (in termen van droogvalduur) ook in de berekening wordt betrokken.

Wanneer wij ons in toekomstige rapportages willen beperken tot één proxy voor draagkracht per vogelsoort, dan zijn er dus twee belangrijke vragen:

1. Moeten wij kiezen voor een proxy gebaseerd op biomassa of op oppervlakte geschikt foerageerhabitat?
2. Moeten wij uitgaan van maximalisatie van de opnamesnelheid van voedsel (zoals in de algemene functionele respons), of moeten wij ook de beperkingen door de begrensde verteringsnelheid van voedsel in rekening brengen (zoals in het digestive rate model).

Het antwoord op de tweede vraag is bevestigend voor de Kanoet. Deze soort slikt de mollusken met

¹ UvA-BiTS is een afkorting voor een door de Universiteit van Amsterdam ontwikkeld Bird Tracking System. Op de rug van de vogel wordt een tracker bevestigd die op instelbare momenten de geografische positie en de beweging vastlegt. Uitgebreide informatie over het systeem is te vinden in Bouten et al. (2013) en de toepassing op Scholeksters in Shamoun-Baranes et al. (2012) en Ens et al. (2014).

schelp en al in en dat betekent dat de verteringsnelheid een doorslaggevende rol speelt in de prooikeuze van deze soort (van Gils *et al.* 2005b). Ook soorten die alleen het vlees eten en niet de schelpen inslikken, zoals de Scholekster, hebben te maken met een *digestive bottleneck*, dat wil zeggen dat de dieren soms sneller voedsel kunnen vinden dan dat ze het kunnen verteren (Kersten & Visser 1996, Zwarts *et al.* 1996c). Echter, als er voor deze soorten geen grote verschillen bestaan in de verteerbaarheid van de verschillende prooi-soorten (en daar gaan we van uit), dan zal dit ook geen rol spelen in de prooikeuze. Zulke vogelsoorten kunnen het foerageren onderbreken met verteringspauzes en/of de vangsnelheid verlagen, bijvoorbeeld door minder snel te zoeken en/of gebieden te bezoeken waar de vangsnelheid minder hoog is. Dat betekent dat er mogelijk een effect is op de schatting van de parameters in de functionele respons. De volgende discussie daarover brengt ons uiteindelijk terug bij de eerste vraag.

7.3.1. Schatting functionele respons

Het gebruik van op velddata gebaseerde schattingen van functionele responsparameters is in de wetenschappelijke literatuur recent bekritiseerd. Duijns *et al.* (2014) beargumenteren dat schattingen van de zoeksnelheid a en de *handling* tijd h op basis van metingen over langere foerageerperioden in het veld vaak (veel) te laag uitvallen doordat de opnamesnelheid in die situatie in werkelijkheid niet beperkt wordt door a en/of h maar door de snelheid waarmee prooien door het verteringsapparaat kunnen worden verwerkt. Dat dit in het veld veel voorkomt wordt ondersteund door eerdere observaties dat wadvogels die foerageren met de maximale opnamesnelheid, doorgaans toch maar een beperkt deel van de tijd bezig zijn met het verwerken van prooien; o.a. Goss-Custard *et al.* (2006). Als zo afgeleide parameterschattingen worden gebruikt om de opnamesnelheid te voorspellen bij lage prooidichtheden (waarbij deze '*digestive constraint*' nog niet optreedt), kan deze hierdoor fors worden onderschat. Duijns *et al.* (2014) stellen dat voor zulke extrapolaties eigenlijk alleen onder gecontroleerde laboratoriumcondities gemeten waarden van a en h gebruikt zouden moeten worden. Hoe groot het probleem is dat ontstaat door een verkeerde inschatting van de opnamesnelheid bij lage prooidichtheden hangt echter af van de toepassing van de voorspellingen. Kraan *et al.* (2009) en Duijns *et al.* (2014) combineerden de functionele respons met resultaten van de benthosbemonsteringen (SIBES) om te voorspellen op welk aandeel van het totale oppervlak van de Waddenzee Kanoeten en Rosse Grutto's profijtelijk kunnen foerageren, d.w.z. een opnamesnelheid kunnen halen van minstens de minimaal benodigde waarde bepaald door energiebehoefte

en foerageertijd. Dit komt overeen met één van de voedselbeschikbaarheidsmaten berekend in dit rapport (het areaal geschikt foerageerhabitat). Op deze maat hebben fouten in de voorspelde opnamesnelheid bij lage prooidichtheden relatief veel invloed, omdat vooral monsterpunten met lagere prooidichtheden net wel of net niet boven de drempelwaarde zullen uitkomen. Op twee andere in deze rapportage berekende maten, de oogstbare prooibiomassa en de beschikbare oogstbare prooibiomassa, zal de invloed kleiner zijn. Een onevenredig groot deel van de totale voedselhoeveelheid zal immers liggen op plekken met hoge prooidichtheden, waar de berekende opnamesnelheid de drempelwaarde zal overschrijden ongeacht de gebruikte responsparameters.

7.3.2. Validatie

Het inzicht dat mogelijke foutenbronnen in de schatting van de parameters van de functionele respons naar verwachting verschillend uitwerken voor verschillende proxies is waardevol, maar levert geen antwoord op de vraag welke proxy het beste correleert met draagkracht. Daarvoor moeten wij ons richten op de aantallen vogels. Er zijn tot nu toe twee studies waarin een direct verband gelegd is tussen de ontwikkelingen in de aantallen vogels in een gebied en de ontwikkelingen in een proxy voor draagkracht. In de gedetailleerde studie langs de Friese kust werden de ontwikkelingen in het voor Scholeksters oogstbare voedselaanbod gerelateerd aan de veranderingen in de aantallen Scholeksters die tijdens laagwater in het gebied werden geteld voor de jaren 1977 t/m 1986. Er was een sterke positieve correlatie tussen de aantallen Scholeksters in een gegeven jaar en het voor Scholeksters oogstbare voedselaanbod in dat jaar (Zwarts *et al.* 1996d). In de studie aan Kanoeten in de westelijke Waddenzee werd niet de omvang van het oogstbare voedselaanbod bepaald, maar de oppervlakte geschikt foerageerhabitat. Dit nam met 55% af in de periode 1996-2005. Ook de aantallen tijdens hoogwater getelde Kanoeten namen af, maar de berekende dichtheden op geschikt foerageerhabitat bleven gelijk (Kraan *et al.* 2009). Het zou interessant zijn om voor beide studies ook de andere proxy te berekenen en te vergelijken met het verloop in de aantallen vogels, omdat de berekeningen voor dit rapport suggereren dat het verloop van beide proxies zeer verschillend is.

Meer in het algemeen verdient het aanbeveling om ter validatie de berekende proxies te vergelijken met de vogelaantallen. Dit kan op verschillende manieren:

1. De gemiddelde verdeling van de vogels over de Waddenzee op basis van hoogwatertellingen kan worden vergeleken met de gemiddelde verdeling van het voedsel over de Waddenzee.
2. De trend in vogelaantallen in het studiegebied op basis van hoogwatertellingen kan worden ver-

geleken met de trend in draagkracht proxy. Op dit moment is de tijdserie voor de draagkracht proxies daar nog wat kort voor.

3. De metingen in de aandachtsgebieden (Figuur 6.29) zouden vergeleken kunnen worden met nog te organiseren laagwatertellingen van de vogels in die gebieden. De waddenunit heeft een laagwatertelprogramma, maar dit overlapt op dit moment niet met de aandachtsgebieden. Of het model gebruikt kan worden om verantwoorde draagkracht berekeningen uit te kunnen voeren voor alle soorten op kleinere schaal dan komberging niveau is onderwerp van komende werksessies. Hierbij dient de input van de data langs de grens van de deelgebieden zeker nog verbeterd te worden.

Misschien de beste manier is om de ontwikkelingen in draagkracht te berekenen met een stevig in de empirie verankerd draagkrachtmodel en de berekende draagkracht te vergelijken met de verschillende proxies. Voor de Waddenzee zijn de effecten van kokkelvisserij en bodemdaling op de draagkracht voor Scholeksters uitgerekend met het draagkrachtmodel WEBTICS (Rappoldt *et al.* 2008, Rappoldt & Ens 2013). Recent onderzoek aan met UvA-BiTS uitgeruste Scholeksters maakt duidelijk dat de voor deze berekeningen gebruikte versie van WEBTICS op de volgende punten verbeterd kan worden (Ens *et al.* 2015): (1) de vogels gaan niet meteen voluit foerageren als het eerste stukje wad droogligt, maar

wachten tot er goede voedselgebieden droogvallen, (2) er lijkt sprake van een waterlijn effect – een verhoogde opnamesnelheid van voedsel als het wad nog een beetje onder water staat of net begint droog te vallen, (3) foerageerbeslissingen lijken niet alleen bepaald te worden door energetische overwegingen, maar ook door het risico van snavelbreuk. Dat het risico van snavelbreuk van invloed is op prooikeuze is in eerder onderzoek vastgesteld (Rutten *et al.* 2006). Voordat WEBTICS kan worden ingezet om proxies te valideren is dus eerst nog een verbeteringslag nodig. Een alternatieve benadering is om WEBTICS niet in te zetten voor een volledige validatie van de proxies, maar om het relatieve belang van voedsel bij verschillende droogvalduren te bestuderen. Het veronderstelde effect van bodemdaling op de wadvogels loopt via de effecten op de droogvalduur van de wadplaten. In dit rapport is de beschikbaarheid geschat door een hoeveelheid voedsel te vermenigvuldigen met de droogvalduur als fractie van de tijd. Dat moet echter als een tamelijk grove eerste benadering gezien worden. Het is ontegenzeggelijk waar dat voedsel dat niet droogvalt van geen belang is voor de vogels, maar een lineaire relatie tussen droogvalduur en “nut” is niet erg waarschijnlijk. Met WEBTICS kan worden bestudeerd wat het relatieve belang van verschillende droogvalduren gemiddeld is en op die manier kan een ecologisch meer verantwoorde weging tot stand komen.

8. Aanbevelingen voor de volgende stap

In de loop van deze discussie zijn al verschillende suggesties voor de volgende stap in de modelontwikkeling naar voren gekomen:

1. Verbeteren invoegen LiDAR hoogtekaarten.
2. Verbeteren interpolatie waterstanden middels amplitudekaart.
3. Verbeteren correctiefactoren bodemdieren.
4. Verbeteren verweving IMARES schelpdiersurveys en SIBES benthosbemonstering
5. Verbeteren correctiefactoren voor de abiotische componenten van het wadvogelhabitat.
6. Validatie van de verschillende proxies voor draagkracht, inclusief onderzoek naar de beste manier om beschikbaarheid (in termen van droogvalduur) te incorporeren.

Hieraan kan nog het volgende worden toegevoegd:

7. Verbeteren van de parameter files voor de functionele respons van een aantal van de nu onderzochte wadvogelsoorten. Waar mogelijk moeten soortspecifieke metingen worden gebruikt in plaats van de algemene functionele respons. Hierbij moet

gedacht worden aan Scholekster (Ens *et al.* 2015), Wulp (Ens *et al.* 2006) en Rosse Grutto (Duijns 2014).

8. Uitbreiding van het aantal onderzochte vogelsoorten. Hierbij kan als eerste stap gedacht worden aan soorten waarvoor in Engeland berekeningen zijn uitgevoerd met het model WaderMORPH (West *et al.* 2010). Naast de soorten die in dit rapport besproken worden zijn dat: Bonte Strandloper, Bontbekplevier en Tureluur.
9. In dit verslag is het verloop van de verschillende proxies op het oog vergeleken. Voor een dergelijke vergelijking zou een meer systematische gevoeligheidsanalyse ontworpen kunnen worden. Met zo'n gevoeligheidsanalyse zou ook bepaald kunnen worden welk deel van de variatie tussen jaren in de waarde van een draagkracht proxy het gevolg is van variatie in de bodemdieren, de met LiDAR gemeten plaathoogte of de gemeten waterstanden (voor proxies waarin de beschikbaarheid is meegewogen). Oftewel, welke variabelen bepalen de waargenomen trends in de verschillende proxies?

NaamCode	SibesName	Latin	English	Dutch1	Dutch2	Group	FileNameStem
Abraalb	Abra alba	Abra alba	white furrow shell	witte dunschaal	-	bivalve	Abraalb
AbraTen	Abra tenuis	Abra tenuis	abra tenuis	tene dunschaal	-	bivalve	AbraTen
Barcan	Barnea candida	Barnea candida	white piddock	witte boommossel	-	bivalve	Barcan
Ceredu	Cerastoderma edule	Cerastoderma edule	cockle	kokkel	-	bivalve	Ceredu
Cerpla	Cerastoderma glaucum	Cerastoderma glaucum	ligon cockle	brakwaterkokkel	-	bivalve	Cerpla
Craggy	Crassostrea gigas	Crassostrea gigas	japanese oyster	japanse oester	-	bivalve	Craggy
Donit	Donax vittatus	Donax vittatus	banded wedge shell	zaagje	-	bivalve	Donit
Ensidr	Ensis directus	Ensis directus	atlantic jack knife clam	amerikaanse zwaardschede	zwaardschede	bivalve	Ensidr
Hydrob	Hydrobia ulvae	Hydrobia ulvae	mudsnail	waalslajje	-	bivalve	Hydrob
Macbal	Macoma balthica	Macoma balthica	baltic tellin	nonneetje	-	bivalve	Macbal
Maccor	Macra corallina	Macra stultorum	rayed trough shell	grote strandschelp	-	bivalve	Maccor
Myaare	Mya arenaria	Mya arenaria	sand gaper	strandgaper	-	bivalve	Myaare
Mysbid	Mysella bidentata	Mysella bidentata	mysella bidentata	tweetandmosseltje	-	bivalve	Mysbid
Mytedu	Mytilus edulis	Mytilus edulis	common mussel	mossel	-	bivalve	Mytedu
Petpho	Petricola pholadiformis	Petricola pholadiformis	american piddock	Amerikaanse boommossel	-	bivalve	Petpho
Scipla	Scrobicularia plana	Scrobicularia plana	peppery furrow shell	platte slijkschelp	slijkgaper	bivalve	Scipla
Spisub	Spisula subtruncata	Spisula subtruncata	cut trough shell	halveknotte strandschelp	-	bivalve	Spisub
Tellab	Tellina fabula	Tellina fabula	bean-like tellin	linksgestrepte plaatschelp	-	bivalve	Tellab
Tellen	Tellina tenuis	Tellina tenuis	thin tellin	tene plaatschelp	-	bivalve	Tellen
VenSen	Venerupis senegalensis	Venerupis corrugata	pullet carpet shell	tapjischelp	-	bivalve	VenSen
Bartsp	Bathyporeia spec.	Bathyporeia spec.	-	kokksprietvlokkereel	-	crustaceans	Bartsp
BodSCO	Bodotria scorioides	Bodotria scorioides	-	cumacee	-	crustaceans	BodSCO
Callae	Callinopus laevisculus	Callinopus laevisculus	-	amphipode	-	crustaceans	Callae
Canpag	Cancer pagurus	Cancer pagurus	-	noortzeekrab	-	crustaceans	Canpag
Caplin	Caprella linearis	Caprella linearis	-	spookkreeftje	-	crustaceans	Caplin
Carmae	Carcinus maenas	Carcinus maenas	-	strandkrab	-	crustaceans	Carmae
Chestin	Cheirocratus sundefalli	Cheirocratus sundefalli	-	vlokkereel	-	crustaceans	Chestin
Corach	Monocorophium acherusicum	Monocorophium acherusicum	-	vlokkereel	-	crustaceans	Corach
Conins	Monocorophium insidiosum	Monocorophium insidiosum	-	vlokkereel	-	crustaceans	Conins
Consp	Corophium sp.	Corophium sp.	-	langsprietkreeftje	slijkgamaal	crustaceans	Consp
Cracra	Crangon crangon	Crangon crangon	brown shrimp	gamaal	-	crustaceans	Cracra
Duopug	Diogenes pugilator	Diogenes pugilator	-	boxertje	-	crustaceans	Duopug
Furpul	Fundicella pulchra	Euridice pulchra	small hermit crab	zagtapssebed	-	crustaceans	Furpul
Gammar	Gammarus spec.	Gammarus spec.	-	vlokkereel	-	crustaceans	Gammar
Haicare	Haustorium arenarium	Haustorium arenarium	-	-	-	crustaceans	Haicare
HemSan	Hemigapsus sanguineus	Hemigapsus sanguineus	-	Blaasjeskrab	-	crustaceans	HemSan
Hemtak	Hemigapsus takanoi	Hemigapsus takanoi	-	perseelkrab	-	crustaceans	Hemtak
Idtebal	Idotea balthica	Idotea balthica	-	zeepissebed	-	crustaceans	Idtebal
Idtche	Idotea cheilipes	Idotea cheilipes	-	Zeevase zeepissebed	-	crustaceans	Idtche
Idtlin	Idotea linearis	Idotea linearis	-	Lange zeepissebed	-	crustaceans	Idtlin
Jaealib	Jaeira albimanis	Jaeira albimanis	-	witkopsebed	-	crustaceans	Jaealib
Lamfas	Lampyrus fasciata	Lampyrus fasciata	-	cumacee	-	crustaceans	Lamfas
Louid	Leucothoe liljeborgi	Leucothoe liljeborgi	-	vlokkereel	-	crustaceans	Louid
Mielgal	Melita palmata	Melita palmata	-	vlokkereel (met dik diekantiq schaaarsegment)	vlokkereel	crustaceans	Mielgal
Messla	Mesopodopsis slabberi	Mesopodopsis slabberi	-	steelong aasgamaal	-	crustaceans	Messla
Micmac	Microputopus maculatus	Microputopus maculatus	-	vlokkereel	-	crustaceans	Micmac
Mysspe	Mysidacea sp.	Mysidacea sp.	-	aasgamaal spec.	-	crustaceans	Mysspe
Necint	Neomysis integer	Neomysis integer	-	aasgamaal	-	crustaceans	Necint
Payber	Pagurus bernhardus	Pagurus bernhardus	-	heremietkreeft	-	crustaceans	Payber
Palele	Palaemon elegans	Palaemon elegans	-	sturgamaal	-	crustaceans	Palele
Pinpis	Pinnotheres psum	Pinnotheres psum	-	ewtenkrabbeetje	-	crustaceans	Pinpis
Pislon	Psidium longicornis	Psidium longicornis	-	porceleinkrabbeetje	-	crustaceans	Pislon
Ponalt	Pontocrates altamarinus	Pontocrates altamarinus	-	vlokkereel	-	crustaceans	Ponalt
Saccar	Saccolina carcini	Saccolina carcini	-	krabbezakje	-	crustaceans	Saccar
Sphrug	Lekanesphaera rugicauda	Lekanesphaera rugicauda	-	ruwe zeepissebed	-	crustaceans	Sphrug
Thocra	Thoracis cranchii	Thoracis cranchii	-	kleine sturgamaal	-	crustaceans	Thocra
Uruspe	Urothoe spec.	Urothoe spec.	-	-	-	crustaceans	Uruspe
Aksuc	Aitta succinea	Aitta succinea	-	ambergelje zeezuizendpoot	ambergelje zager	polychaete	Aksuc
Alvir	Aitta vires	Aitta vires	-	groene zeezuizendpoot	groene zager	polychaete	Alvir
Ampacu	Ampharete acutifrons	Ampharete acutifrons	-	lijdt op Pectinaria	-	polychaete	Ampacu
Amplig	Neomphalite ligulus	Neomphalite ligulus	-	-	-	polychaete	Amplig
Anoxy	Anonides oxycephala	Anonides oxycephala	-	spionide worm	-	polychaete	Anoxy
Aphmar	Aphelochaeta manoni	Aphelochaeta manoni	-	-	-	polychaete	Aphmar
Aredel	Arenicola deloziens	Arenicola deloziens	-	zwarte zeeper	-	polychaete	Aredel
Aremar	Arenicola marina	Arenicola marina	Lugworm	wadper	-	polychaete	Aremar
Avimin	Aricidea minuta	Aricidea minuta	-	verwant aan Scoloplos	-	polychaete	Avimin
Autlan	Autolytus langerhansii	Autolytus langerhansii	-	-	-	polychaete	Autlan
Autpro	Autolytus prolifer	Myrianida prolifera	-	(was Autolytus prolifer)	-	polychaete	Autpro
Bylsar	Byligides sarsi	Byligides sarsi	-	grote zeeper (bij Arenicola)	-	polychaete	Bylsar
Capcap	Capitella capitata	Capitella capitata	-	-	-	polychaete	Capcap
Carcir	Carattulus tentaculata	Carattulus tentaculata	-	(krullebol als Aphelochaeta)	-	polychaete	Carcir
Etelon	Eteone longa	Eteone longa	-	-	-	polychaete	Etelon
Eteosp	Eteone sp.	Eteone sp.	-	-	-	polychaete	Eteosp
Eulvir	Eulalia viridis	Eulalia viridis	-	groene blaakruisworm	-	polychaete	Eulvir
Eumsan	Eumida sanguinea	Eumida sanguinea	-	(Phyllodoceidae)	-	polychaete	Eumsan
Funlon	Eumiris longissima	Eumiris longissima	-	-	-	polychaete	Funlon
Glyalb	Glycera alba	Glycera alba	-	-	-	polychaete	Glyalb
Glyrou	Glycera roulei	Glycera roulei	-	(was Glycera roulei)	-	polychaete	Glyrou
Haimb	Harmothoe imbricata	Harmothoe imbricata	-	zeerups op hardsubstraat	-	polychaete	Haimb
Haimp	Harmothoe impar	Harmothoe impar	-	zeerups op hardsubstraat	-	polychaete	Haimp
Haimsp	Harmothoe spec.	Harmothoe spec.	-	zeerups	-	polychaete	Haimsp
Heddiv	Hediste diversicolor	Hediste diversicolor	Rapworm	veelkleurige zeezuizendpoot	Nereis	polychaete	Heddiv
Hetil	Heteromastus filiformis	Heteromastus filiformis	-	draadworm	-	polychaete	Hetil
Lancan	Lance conchilega	Lance conchilega	-	schelpkokerworm	-	polychaete	Lancan
Lepsru	Lepidodotus squamatus	Lepidodotus squamatus	-	zeerups (12 p schubben)	-	polychaete	Lepsru
Magspe	Magelona spec.	Magelona spec.	-	-	-	polychaete	Magspe
Mallid	Malacoconus fuliginosus	Malacoconus fuliginosus	-	Spionide, lijdt op Spiophanes	-	polychaete	Mallid
Mallju	Malmgreniella lungmani	Malmgreniella lungmani	-	zeerups	-	polychaete	Mallju
Mallun	Malmgreniella lunulata	Malmgreniella lunulata	-	kleine zeerups (bij Lance)	-	polychaete	Mallun
Marvir	Marenzelleria viridis	Marenzelleria viridis	-	amerikaanse spionide	Marenzelleria	polychaete	Marvir
Micsim	Microphthalmus similis	Microphthalmus similis	-	interstiebel mini wompje	-	polychaete	Micsim
Myspic	Mysta picta	Mysta picta	-	-	-	polychaete	Myspic
Nepcae	Nephtys caeca	Nephtys caeca	-	-	-	polychaete	Nepcae
Nepcir	Nephtys cirrosa	Nephtys cirrosa	-	-	-	polychaete	Nepcir
Nephom	Nephtys hombergii	Nephtys hombergii	-	zandzager	-	polychaete	Nephom
Nephsp	Nephtys spec.	Nephtys spec.	-	-	-	polychaete	Nephsp
Neplon	Nephtys longisetosa	Nephtys longisetosa	-	-	-	polychaete	Neplon
Neresp	Nereide sp.	Nereide sp.	-	-	-	polychaete	Neresp
Peckor	Pectinaria koreni	Pectinaria koreni	-	goudkammetje	-	polychaete	Peckor
Phomin	Pholoe minuta	Pholoe minuta	-	rupse	-	polychaete	Phomin
Phymac	Phyllodoce maculata	Phyllodoce maculata	-	gestippelde dieselreanworm	-	polychaete	Phymac
Phymuc	Phyllodoce mucosa	Phyllodoce mucosa	-	gestippelde dieselreanworm	-	polychaete	Phymuc
Physpe	Phyllodoce spec.	Phyllodoce spec.	-	dieselreanworm spec.	-	polychaete	Physpe
Polcae	Polydora comuta	Polydora comuta	-	-	-	polychaete	Polcae
Polspe	Polydora spec.	Polydora spec.	-	-	-	polychaete	Polspe
Psepul	Pseudopolydora pulchra	Pseudopolydora pulchra	-	spionide worm	-	polychaete	Psepul
Pygesp	Pygospio elegans	Pygospio elegans	-	zandkokerworm	-	polychaete	Pygesp
Sabspi	Sabellaria spinulosa	Sabellaria spinulosa	-	-	-	polychaete	Sabspi
Scoarm	Scoloplos armiger	Scoloplos armiger	-	wapenworm	-	polychaete	Scoarm
Scospe	Scolecopsis squamata	Scolecopsis squamata	-	gemshoornworm	-	polychaete	Scospe
Spibom	Spiophanes bombyx	Spiophanes bombyx	-	-	-	polychaete	Spibom
Spespe	Spio spec.	Spio spec.	-	-	-	polychaete	Spespe
Sthbna	Sthenelais boa	Sthenelais boa	-	lange zeerups	-	polychaete	Sthbna
Sthshr	Streblospio shrubsolii	Streblospio shrubsolii	-	-	-	polychaete	Sthshr
Strweb	Streptosyllis websteri	Streptosyllis websteri	-	-	-	polychaete	Strweb
Trafor	Travisia forbesii	Travisia forbesii	-	dikke rode worm	-	polychaete	Trafor
Venven	Ventrosia ventrosa	Ventrosia ventrosa	spire snail	opgezwollen brakwaterhoren	-	polychaete	Venven
Lepcin	Lepidochitonina cinerea	Lepidochitonina cinerea	grey chiton	grauwe keverslak	-	crustaceans	Lepcin
Crefor	Crepidula fornicata	Crepidula fornicata	common slipper limpet	muilje	-	crustaceans	Crefor
Ratobt	Retusa obtusa	Retusa obtusa	arctic barrel-bubble	buselhoren	-	crustaceans	Ratobt
Litlit	Littorina littorea	Littorina littorea	winkle	alkruik	-	crustaceans	Litlit
Teller	Tellimya ferruginosa	Tellimya ferruginosa	-	ovale zeeklitschelp	-	crustaceans	Teller

9. Appendices

9.1. Benthos soortenlijst

De benthos soortenlijst (hiernaast) is bedoeld om alle namen die in gebruik zijn te kunnen herleiden tot een Nederlandse, Latijnse of Engelse naam. De lijst is gebaseerd op de soortenlijst van de SIBES be-monstering en aangevuld met namen die in gebruik zijn in de files met vogel parameters (dieet, functionele respons, etc.).

De verschillend kolommen betekenen het volgende :

- NaamCode - De naam in de SIBES files
- SibesName - De soms verouderde latijnse namen in gebruik door SIBES
- Latin - De officiële Latijnse naam
- English - De Engelse naam
- Dutch1 - De Nederlandse naam
- Dutch2 - Nog een Nederlandse naam
- Group - de taxonomische groep, het wadslakje wordt hier voor het gemak onder de bivalves gerekend, maar dat is natuurlijk niet terecht.
- FileNameStem - verwijst naar een file met parameters voor de betreffende soort

9.2. Dieet & selectie van prooigrootte

9.2.1. Scholekster

Hulscher (1996) geeft een gedetailleerd overzicht van belangrijke en minder belangrijke prooien en de wijze waarop de Scholeksters deze prooien bemachtigen. De meest kenmerkende eigenschap van de Scholekster is de lange sterke snavel waarmee het dier schelpdieren open kan snijden of hameren. Andere vogelsoorten die schelpdieren eten slikken het schelpdier in het geheel in en kraken de schelp in de maag. Op basis van de overzichten van Hulscher (1996), Zwarts *et al.* (1996b) en eigen gepubliceerde (Ens *et al.* 2015) en ongepubliceerde waarnemingen kan Tabel 9.1 over de prooidieren worden samengesteld. In de tabel zijn alleen prooidieren opgenomen die relevant zijn voor Scholeksters die afhankelijk zijn van de Waddenzee. Daarbij is een onderscheid gemaakt tussen de zomerperiode, wanneer grote aantallen Scholeksters in het binnenland broeden, en de winterperiode, wanneer ook de in het binnenland broedende Scholeksters afhankelijk zijn van de wadgebieden.

De grootselectie van Scholeksters is uitgebreid onderzocht (Zwarts *et al.* 1996a, Zwarts *et al.* 1996b, Johnstone & Norris 2000). Scholeksters kunnen schelpdieren die dicht zitten open hameren. Als de

schelpdieren openstaan kunnen ze ook hun snavel naar binnen steken en de sluitspier doorsnijden. Dat wordt *stabbing* genoemd.

Op basis van de eerder genoemde literatuur kunnen de volgende vuistregels over grootselectie door scholeksters worden geformuleerd:

- De *profitability* van prooidieren neemt sterk toe met de grootte; alleen voor hamerende, maar niet voor de *stabbede*, scholeksters neemt de *profitability* weer af voor de hele grote schelpdieren als gevolg van de problemen bij het open hameren van de schelpdieren.
- De *profitability* van prooidieren neemt af naarmate de prooidieren sterker bepantserd zijn.
- De *profitability* van prooidieren neemt af naarmate de dieren dieper ingegraven leven en beneden een bepaalde diepte zijn de prooidieren simpelweg niet beschikbaar.

Op basis van de eerder genoemde literatuur kan Tabel 9.2 over grenswaarden worden vervaardigd. Zoals gezegd is dit een extreme versimpeling van de onderzoeksresultaten. In de tabel is allereerst een ondergrens aangegeven. Prooidieren kleiner dan deze ondergrens zijn nooit aantrekkelijk als prooidier. Daarnaast is een range aangegeven waarbinnen sprake is van positieve selectie, onafhankelijk van het precieze mechanisme van selectie. Voor Kokkels en Mossels is daarbij een onderscheid gemaakt tussen Scholeksters die hameren en scholekster die stabben. Een bovengrens die tussen haakjes staat betekent dat de maximale grootte van de gegeten dieren overeenkomt met de maximale grootte in het aanbod. In feite is dus niet bekend of er ook een grens is waarboven een negatieve selectie plaatsvindt.

Een belangrijke conclusie uit de tabel is dat nuljarige Mossels en Kokkels geen aantrekkelijke prooidieren zijn. Alleen als de jonge schelpdieren in hun eerste zomer heel hard gegroeid zijn (wat lokaal in sommige jaren kan optreden) kunnen ze een grootte hebben bereikt die interessant is voor Scholeksters. In de meeste gevallen zullen de nuljarige Kokkels en Mossels echter geen belangrijke rol spelen in het voedselaanbod voor de Scholekster.

Het overzicht maakt ook duidelijk dat we zouden moeten weten hoeveel Scholeksters met hameren en hoeveel Scholeksters door middel van *stabben* hun Kokkels of Mossels openen. Uit het overzicht van Zwarts *et al.* (1996b) blijkt dat waarnemingen aan Scholeksters die Mossels eten in de Waddenzee vrijwel uitsluitend betrekking hebben op dieren die *stabben*. Voor de Kokkel etende Scholeksters is in de door Zwarts *et al.* (1996b) beschreven studies niet

Tabel 9.1. Overzicht van de verschillende prooidieren van de scholekster. Gebaseerd op de overzichten in Hulscher (1996), Zwarts et al. (1996b) en eigen gepubliceerde (Ens et al. 2015) en ongepubliceerde waarnemingen.

Nederlandse naam	Latijnse naam	Belang als voedselbron in de zomer	belang als voedselbron in de winter
Mossel	<i>Mytilus edulis</i>	belangrijke voedselbron voor aan de kust broedende dieren	zeer belangrijk stapelvoedsel: hele winter bereikbaar
Kokkel	<i>Cardium edule</i>	belangrijke voedselbron voor aan de kust broedende dieren	zeer belangrijk stapelvoedsel: hele winter bereikbaar
Strandgaper	<i>Mya arenaria</i>	matig belang voor aan de kust broedende dieren	in sommige jaren belangrijke alternatieve voedselbron: alleen de kleinere dieren zijn bereikbaar en maar af en toe is er een sterke jaarklasse
Slijkgaper	<i>Scrobicularia plana</i>	beperkt belang voor aan de kust broedende dieren	beperkt belang: maar af en toe een sterke jaarklasse en in winter dieper ingegraven en daardoor goeddeels onbereikbaar
Nonnetje	<i>Macoma balthica</i>	belangrijke voedselbron voor aan de kust broedende dieren	betrouwbare, maar minder aantrekkelijke alternatieve prooi: 's winters dieper ingegraven dan in de zomer en daardoor minder profijtelijk, maar t.o.v. andere prooidieren weinig fluctuaties in dichtheid van jaar op jaar en bijna overal aanwezig
Amerikaanse Zwaardschede	<i>Ensis directies</i>	beperkt belang voor aan de kust broedende dieren: alleen beschikbaar laag in de getijzone	beperkt belang: alleen beschikbaar laag in de getijzone, maar kan dan massaal gegeten worden
Japane Oester	<i>Crassostrea gigas</i>	onbelangrijk: wordt vermoedelijk alleen door enkele specialist gegeten	onbelangrijk: wordt alleen door enkele specialist gegeten
Strandkrab	<i>Carcinus maenas</i>	beperkt belang voor aan de kust broedende dieren	onbelangrijk: krabben overwinteren in de geulen en zijn niet beschikbaar
Zeeduizend-poot	<i>Nereis diversicolor</i>	belangrijke voedselbron voor aan de kust broedende dieren	onbelangrijk: niet beschikbaar omdat gangen dieper zijn en wormen minder activiteit vertonen in de winter
Wadpier	<i>Arenicola marina</i>	beperkt belang voor aan de kust broedende dieren	onbelangrijk: sterk verminderde activiteit in de winter
Regenworm	<i>Lumbricus, Allolobophora etc. sp.</i>	stapelvoedsel voor broedvogels in het binnenland	alternatieve prooi, vooral na regenbuien; minder betrouwbaar dan wadprooien omdat weilanden eerder dichtvriezen dan wadplaten
Emelt	<i>Tipula sp.</i>	stapelvoedsel voor broedvogels in het binnenland	alternatieve prooi, vooral na regenbuien; minder betrouwbaar dan wadprooien omdat weilanden eerder dichtvriezen dan wadplaten

gedocumenteerd of ze stabben dan wel hameren. Het is echter algemeen bekend dat in de Waddenzee, Scholeksters vooral middels *stabben* Kokkels openen (Ens, pers. obs.; Hulscher, pers. med.; Hulsman, pers. med.; Rutten, pers. med.; Oosterbeek, pers. med.; Zwarts, pers. med.). Scholeksters die Kokkels hameren komen voor in de Waddenzee (Ens et al. 1996b), maar hun voorkomen is beperkt tot hard zandig wad (Ens, pers. obs.). In zacht slikkig wad kunnen de vogels de schelpdieren niet open hame-

ren, omdat de schelpdieren tijdens het hameren weg zouden zakken in het slik. Het onderzoeksgebied van Ens et al. (1996b), het zogenaamde NIOZ-wadje bij Texel, betrof zo'n hard zandig stuk wad. Zelfs daar werden nog veel Kokkels door *stabben* geopend en geen enkel individu bemachtigde Kokkels uitsluitend door hameren. Onder 18 onderzochte individuen waren er daarentegen wel 5 die uitsluitend de *stabbing* techniek toepasten. De conclusie is derhalve dat in de Waddenzee het gros der Scholeksters hun

Tabel 9.2. Grenswaarde (lengte in mm) van een aantal scholekster prooien. De ondergrens geeft de minimale grootte aan van profijtelijke prooien. De kolom positieve selectie geeft de range aan waarbinnen sprake is van positieve selectie. Een waarde tussen haakjes betekent dat het niet bekend is of er sprake is van een grens.

Soort	methode	Ondergrens (mm)	positieve selectie (mm)	Opmerkingen
Mossel	hamer	20	25-45	grote exemplaren hebben een te dikke schelp om open te hameren
Mossel	stab	20	30-(60)	
Kokkel	hamer	10	15-25	grote exemplaren hebben een te dikke schelp om open te hameren
Kokkel	stab	10	25-30	
Strandgaper		15	15-40	grote en zeer profijtelijke exemplaren zitten meestal te diep
Slijkgaper		15	20-30	grote en zeer profijtelijke exemplaren zitten meestal te diep
Nonnetje		10	15-(25)	Nonnetjes worden uit bovenste 4 cm van substraat gehaald
Amerikaanse Zwaardschede				Soms massale predatie op kleine exemplaren, maar goed in staat om grote exemplaren te bemachtigen als deze dicht aan het oppervlak zitten
Strandkrab				weinig waarnemingen: selecteert waarschijnlijk alleen de grote exemplaren (breedte van de carapax 40-60 mm)

Kokkels en Mossels middels *stabbing* openen. Dat betekent weer dat voor deze Scholeksters geldt dat de grootste Kokkels en Mossels het meest profijtelijk zijn.

Tot slot moet worden opgemerkt dat Tabel 9.2 betrekking heeft op het winterseizoen. Dat is de periode waarin de grootste aantallen Scholeksters in de Waddenzee verblijven. Het blijkt dat de prooi-selectie van Scholeksters in de winter goed begrepen kan worden vanuit energetische overwegingen. De grootste Kokkels en Mossels zijn het meest profijtelijk voor stabbende Scholeksters en dat zijn ook de prooien die in de wintermaanden geselecteerd worden. Dit is niet het geval in de zomermaanden. Dan lijkt er zelfs sprake van een actieve selectie tegen de allergrootste Kokkels en Mossels (Cayford & Goss-Custard 1990, Ens *et al.* 1996a). De precieze reden van deze selectie verandering is onduidelijk. Ens *et al.* (1996a) concluderen dat in de winter maximalisatie van fitness bereikt kan worden door maximalisatie van de energie winst tijdens het foerageren, maar dat in de zomer energie blijkbaar niet het grootste probleem is en andere factoren een minstens net zo grote rol spelen. Daarbij moet gedacht worden aan de volgende drie factoren: (1) de kans om parasieten op te lopen bij het eten van bepaalde prooien, (2) de biochemische samenstelling van de prooien, (3) de kans om de snavel te beschadigen bij het openen van de prooi. Voor dat laatste is bewijs gevonden voor Scholeksters die op Kokkels foerageren: het risico van snavelbreuk neemt toe met de grootte (Rutten *et al.* 2006). Dat betekent dat ook in de winter de allergrootste Kokkels gemeden worden.

9.2.2. Kluut

Aan de bestaande studies aan het dieet van de Kluut, samengevat in het overzicht van Leopold *et al.* (2004), is in recente jaren niet veel meer toegevoegd. Uit het overzicht blijkt dat wormen, met de Zeeduizendpoot *Hediste diversicolor* als voornaamste soort, het hoofdvoedsel van Kluten in de Waddenzee vormen. Andere, overwegend kleine prooien zoals Slangpier *Capitella capitata*, Slijkgarnaal *Corophium volutator* en kleine schelpdieren of hun siphonen, vullen het dieet aan. In de (na)zomer worden ook geregeld Garnalen *Crangon crangon* gegeten, vermoedelijk is dit de gezochte prooi wanneer Kluten groepsgewijs (sociaal) foerageren in ondiepe geulen en prielen, soms samen met Zwarte Ruiters.

9.2.3. Zilverplevier

Sinds het overzicht van Leopold *et al.* (2004), zijn geen belangrijke nieuwe studies aan het dieet van Zilverplevieren in West-Europa verschenen. Het dieet van deze soort blijft daarmee (ten opzichte van de andere in dit rapport behandelde soorten) relatief weinig gedetailleerd beschreven. Zilverplevieren zijn oogjagers die stilstaand het wadoppervlak afspeuren en waargenomen prooien bemachtigen met een korte sprint en een pik van de korte snavel in het wadoppervlak. Ze zijn dus afhankelijk van prooisoor-ten die aan het oppervlak leven of daar af en toe actief en zichtbaar zijn. Het merendeel van de prooien bestaat uit grotere wormen zoals Zeeduizendpoten *Hediste diversicolor*, hoewel in sommige studies ook kleinere wormensoorten veel werden gegeten.

Gegeven de nogal 'traag' ogende foerageertmethode van deze toch vrij forse soort ligt het wellicht voor de hand dat de gevangen prooien een relatief grote energieopbrengst moeten hebben. Ook diverse soorten schelpdieren (Wadslakje *Peringia ulvae*, Mossel *Mytilus edulis*, Kokkel *Cardium edule*, Nonnetje *Macoma balthica*; kleinere exemplaren of siphonen) zijn wel in het menu aangetroffen, evenals kleine Strandkrabben *Carcinus maenas* en Slijkgarnalen *Corophium volutator*, maar deze soorten lijken zelden van groot belang te zijn.

9.2.4. Kanoet

Het dieet van de Kanoet is zeer goed bekend. Dit heeft ermee te maken dat Kanoeten vooral schelpdieren eten, die ze in hun geheel inslikken, en dat uit de schelpresten in de faeces het dieet kan worden gereconstrueerd (DeKoning & Piersma 1993). Veldwaarnemingen bevestigen zonder uitzondering het dieet dat uit een analyse van de faeces wordt gereconstrueerd.

Kanoeten hebben een grote gespierde maag om hun prooien te kraken, die in het geheel worden ingeslikt. De spiermaag atrofieert als de vogels onvoldoende prooien met een harde schelp te eten krijgen (Piersma *et al.* 1993b). Daarnaast hebben Kanoeten in hun snaveltop een uniek detectie mechanisme, waarmee ze op afstand ingegraven schelpdieren kunnen ontdekken (Piersma *et al.* 1998).

Tweekleppigen (vooral Nonnetjes *Macoma balthica*, aangevuld met kleine Kokkels *Cerastoderma edule* en Mosselen *Mytilus edulis* en soms Strandgapers *Mya arenaria*) vormen vrijwel altijd het hoofdvoedsel van de Kanoet. Nonnetje, Mossel en Alikruik in het voorjaar in Noord-Noorwegen (Wilson & Strann 2005). Mossel en Alikruik in voorjaar IJsland (Alerstam *et al.* 1992). Nonnetje en Wadslakje in voorjaar in Nederlandse en Duitse Waddenzee (Tulp & Verkuil 1993). Nonnetje, Kokkel en Wadslakje in najaar in Nederlandse Waddenzee (Poot & Roelen 1993). Op de rotskusten van Schotland werden vooral Mossels en Alikruiken *Littorina spec.* gegeten (Summers & Smith 1983). In de Taag werd vooral *Hydrobia* gegeten en in mindere mate Platte Slijkgaper *Scrobicularia plana* (Moreira 1994). Wormen ontbreken vrijwel geheel als prooi voor deze soort. Alleen Zwarts & Blomert (1992) vonden enkele kaken van de Zeeduizendpoot *Hediste diversicolor* in Kanoet faeces voor de Friese kust, en zagen Kanoeten deze wormen ook eten, terwijl Evans *et al.* (1979) in het modderige estuarium van de Tee zelfs in 45% van de door hen uitgezochte Kanoet braakballen kaken van de Zeeduizendpoot vonden. Ook kreeftachtigen worden slechts in zeer geringe mate gegeten, maar zijn wel in meerdere studies gevonden. In de nazomer kunnen Garnalen *Crangon crangon* een belangrijke prooi zijn (Zwarts *et al.*

2011). Kanoeten foerageren vermoedelijk niet op *Artemia* vanwege zout stress (Masero 2002).

Prooien zijn profijtelijker voor de Kanoet naarmate ze meer vlees en minder schelp bevatten. Kanoeten met een dieet van schelpdieren in een te lage conditie kunnen niet op gewicht blijven (Piersma *et al.* 2000). Nonnetjes zijn daarom de geprefereerde prooi (Zwarts & Blomert 1992, Piersma *et al.* 1993a, Piersma *et al.* 1994). Alternatieve prooien zijn Kokkel, Mossel en Wadslakje (Piersma *et al.* 1993a) en soms *Tellina* (Quaintenne *et al.* 2013). In de westelijke Waddenzee zijn Kokkels de belangrijkste prooi in jaren dat er weinig dunschalige schelpdieren zijn zoals Nonnetjes en Strandgapers (van Gils *et al.* 2004). Door van Gils *et al.* (2006) is aangetoond dat kokkelvisserij een negatief effect heeft op de kwaliteit van Kokkels, gemeten als de verhouding tussen vlees en schelp, en daarmee ook op de overlevingsmogelijkheden van de Kanoet.

Gegevens over *handling time* en *profitability* van de verschillende prooi-soorten worden gegeven door van Gils *et al.* (2005b).

Van alle belangrijke prooi-soorten zijn gegevens bekend over de grootselectie: Wadslakje (Zwarts & Blomert 1992, Poot & Roelen 1993, Tulp & Verkuil 1993, Piersma *et al.* 1993a, Moreira 1994, Ieno *et al.* 2004), Nonnetje (Zwarts & Blomert 1992, Poot & Roelen 1993, Tulp & Verkuil 1993, Piersma *et al.* 1993a, Piersma *et al.* 1994), Kokkel (Poot & Roelen 1993, Piersma *et al.* 1993a), Strandgaper (van de Kam *et al.* 2004) en Mossel en Alikruik (Alerstam *et al.* 1992).

USL = *Upper Size Limit* (niet door te slikken)
Zwarts & Blomert (1992): Nonnetje 16 mm, Kokkel 12 mm, Strandgaper 17 mm, Slijkgaper 19 mm, Mossel 21 mm.

LSL = *Lower Size Limit* (energetisch niet lonend)
Zwarts & Blomert (1992): Wadslakje 3 mm, Nonnetje 5 mm, Kokkel 5 mm, Strandgaper 7 mm, Slijkgaper 6 mm, Mossel 4 mm

9.2.5. Rosse Grutto

Onderzoek aan het dieet van Rosse Grutto's in de Waddenzee was schaars tot aan het einde van de vorige eeuw, en grotendeels beperkt tot studies aan de hand van zichtwaarnemingen en maaginhouden met een beperkte temporele en ruimtelijke schaal. Hieruit kwam naar voren dat vooral grotere wormen (Wadpier *Arenicola marina*, Veelkleurige Zeeduizendpoot *Hediste diversicolor*, Wapenworm *Scoloplos armiger*) van belang zijn als prooi, en dat daarnaast onder meer ook geregeld kleinere wormen (Draadworm *Heteromastus filiformis*), Nonnetje *Macoma balthica*, Strandkrab *Carcinus maenas* en Garnaal *Crangon crangon* worden gegeten (over-

zicht o.a. in Scheiffarth (2001) en Leopold *et al.* (2004)). Sinds de eeuwwisseling zijn twee studies verschenen die een gedetailleerdere en kwantitatieve methode van dieetbeschrijving paren aan een langduriger of geografisch uitgebreidere bemonstering. Scheiffarth (2001) beschreef het dieet van Rosse Grutto's bij Sylt in de Duitse Waddenzee in de maanden augustus tot en met april (van 1991/92), aan de hand van veldwaarnemingen en analyse van prooiresten in faeces. Hij vond in totaal 17 verschillende gegeten prooi-soorten, maar de enige zeer regelmatig aangetroffen soorten waren vier soorten borstelwormen (Wadpier, Zeeduizendpoot, Wapenworm en Zandzager *Nephtys hombergii*) en de Strandkrab. Wadpieren werden voornamelijk gegeten in de nazomer en wel door de langsnaveliger vrouwtjes, maar verloren gedurende het najaar aan belang doordat ze zich dieper ingroeven tot buiten het bereik van de vogels. Het winterdieet bestond daardoor voor meer dan 99% uit Zeeduizendpoten, Zagers en Wapenwormen. In het voorjaar voegden de vrouwtjes hieraan Schelpkokerwormen *Lanice conchilega* toe, en de kortsnaveliger mannetjes tot 20% Nonnetjes. Duijns *et al.* (2013) analyseerden faeces van Rosse Grutto's die overwinterden (oktober-februari 2010/11) in vijf verschillende wadgebieden in West-Europa van Dublin Bay in het westen tot Sylt/Rømø in de Duitse/Deense Waddenzee, waaronder ook de Westelijke Nederlandse Waddenzee. Ze combineerden dit met bemonsteringen van het ter plekke aanwezige prooiaanbod zodat de selectiviteit van de vogels kon worden gekwantificeerd. Van de 18 verschillende geïdentificeerde prooi-soorten werd de Zeeduizendpoot het meest gegeten en was ook de enige soort die positief werd geselecteerd; gemiddeld over alle gebieden vormde deze prooi driekwart van het dieet (Westelijke Waddenzee 80%). Relatief

belangrijk waren ook Groene Zeeduizendpoot *Alitta virens* en Wadpier, en in enkele gebieden ook het Wadslakje *Peringia ulvae*. Overige prooien vormden minder dan 1% van het dieet.

Duijns *et al.* (2013) vergelijken ook de grootteverdeling van de gegeten exemplaren van enkele prooi-soorten met die aanwezig in de wadbodem. Tweekleppigen met een schelpenlengte groter dan ca. 13 mm werden nauwelijks aangetroffen in de faecesmonsters, terwijl ze wel aanwezig waren in het sediment. Hetzelfde gold voor Wadpieren langer dan 55 mm, maar anders dan bij de schelpdieren werd bij deze soort de maximale eetbare grootte niet bepaald door de beperkingen van het keelgat van de vogels, maar doordat grotere exemplaren 's winters zo diep ingegraven leven dat ze voor de vogels onbereikbaar zijn. Zeeduizendpoten graven zich veel minder diep in en blijven binnen het bereik van de snabels van in ieder geval de vrouwelijke Rosse Grutto's, met uitzondering van de allergrootste exemplaren (110-130 mm).

9.2.6. Wulp

In het kader van EVA II een uitgebreid overzicht gemaakt van de literatuur over het dieet van de steltlopers in de Waddenzee (Leopold *et al.* 2004). De conclusie voor de Wulp luidt als volgt:

“Uit al dit werk, vaak gebaseerd op zeer veel observaties, uitgezochte braakballen, faeces of magen, komt een zeer divers dieet naar voren, bestaande uit veel, en allerlei verschillende tweekleppige schelpdieren, vrij veel en meest grote wormen (*Hediste*, *Arenicola*) en zo'n 20% andere prooien, vooral krabben en garnalen, en tijdens slecht weer of hoogwater, ook regenwormen en andere weiland-prooien. Wulpen zijn groot; kleine wormpjes of wadslakjes zijn voor hen onbelangrijk.”

Tabel 9.3. Inschatting van het dieet van de Wulp op basis van alle 34517 prooivangsten waargenomen in de studie langs de Friese kust (Ens *et al.* 1990) en het uitgebreide literatuuroverzicht in het kader van EVA II (Leopold *et al.* 2004).

Prooi-soort (NL naam)	Prooi-soort (Latijnse naam)	Friese kust (aantallen)	Friese kust (biomassa)	Review EVA II
Zeeduizendpoot	<i>Hediste diversicolor</i>	43%	28%	20%
Strandkrab	<i>Carcinus maenas</i>	20%	27%	15%
Strandgaper	<i>Mya arenaria</i>	15%	31%	10%
Platte Slijkgaper	<i>Scrobicularia plana</i>	7%	1%	5%
Garnaal	<i>Crangon crangon</i>	6%	5%	4%
Wadpier	<i>Arenicola marina</i>	4%	7%	10%
Schelpkokerworm	<i>Lanice conchilega</i>	1%	0%	5%
Losse klep	mollusc spec.	4%	0%	0%
Nonnetje	<i>Macoma balthica</i>	0%	0%	15%
Kokkel	<i>Cerastoderma edule</i>	0%	0%	15%

Aan de basis van deze conclusie ligt een door Cor Smit vervaardigde overzichtstabel van de verschillende studies. Op basis van die overzichtstabel is een inschatting gemaakt van het gemiddelde dieet. Die inschatting is weergegeven in Tabel 9.3 en vergeleken met het gemiddelde dieet op basis van 34517 waargenomen prooivangsten in de studie langs de Friese kust (Ens *et al.* 1990). Op basis van de prooi-biomassa's zoals die worden gehanteerd door Ens *et al.* (1990) kan het dieet ook worden uitgedrukt in percentage biomassa. De getallen zijn niet helemaal onafhankelijk, want in het EVA II overzicht zit een deel van de waarnemingen langs de Friese kust verwerkt.

Er lijkt geen twijfel dat Zeeduizendpoten een zeer belangrijk prooidier vormen voor de Wulp. Volgens de Friese kust studie is het belang echter aanzienlijk hoger dan volgens het EVA II overzicht. Het EVA II overzicht is niet helemaal volledig en een tweetal in het EVA II overzicht ontbrekende studie bevestigt het belang van de Zeeduizendpoot als voedsel. Wulpen op de Ventjagersplaten aten vrijwel uitsluitend Zeeduizendpoten (Zwarts 1974). Hetzelfde werd waargenomen op door wind droogvallende platen bij Hiddensee (Rippe & Dierschke 1997).

Volgens het EVA II overzicht zou een belangrijk deel van het dieet uit levende Nonnetjes en Kokkels bestaan. Hoewel beide prooien in sommige jaren algemeen voorkwamen langs de Friese kust is nooit waargenomen dat hierop werd gevoerageerd. Wel werd waargenomen hoe Wulpen vlak voor en vlak na een verteringspauze lege kleppen van schelpdieren inslikten, mogelijk om de vertering te stimuleren. Er zijn verschillende studies die melden dat Kokkels en/of Nonnetjes een belangrijk aandeel in het dieet vormen (van der Baan *et al.* 1957, Voss & Koolhaas 1969, Goss-Custard & Jones 1976). In alle gevallen is het dieet echter afgeleid uit braakballen en niet uit veldwaarnemingen. Op grond van braakbalstudies kan geen onderscheid gemaakt worden tussen schelpdieren die levend worden ingeslikt en losse kleppen. In dit rapport gaan we er daarom vanuit dat Nonnetjes en Kokkels geen prooi van betekenis vormen. De drie belangrijkste prooien voor de Wulp op het wad zijn dus de Zeeduizendpoot, de Strandkrab en de Strandgaper. Lokaal zijn Wadpieren en mogelijk ook Schelpkokerwormen een belangrijke prooi. Omdat de studie langs de Friese kust het meest intensief was in zomer en herfst is het belang van krabben en garnalen waarschijnlijk overschat.

Enerzijds mag verwacht worden dat het dieet verschilt tussen gebieden, omdat het prooiaanbod tussen gebieden verschilt. Anderzijds is het aannemelijk dat Wulpen alleen voorkomen in gebieden waar voldoende voedsel is te vinden, oftewel waar de prooien voorkomen die het meest profij-

telijk zijn voor de soort. Dit wordt geïllustreerd door een vergelijking van de Friese kust met de Westerschelde. Op basis van braakballen verzameld in de Westerschelde concludeerde Ruiters (1992) dat het hoofdvoedsel van Wulpen daar uit Zeeduizendpoten en Strandkrabben bestond. Tijdens de studie in het kader van het Zeekennis project in de Westerschelde werden 110 prooivangsten waargenomen. In 57% van de gevallen ging het om Zeeduizendpoot, in 22% om Strandkrabben en in 2% om Strandgapers. Dit illustreert het belang van Zeeduizendpoten en Strandkrabben, terwijl het lage aandeel Strandgapers het gevolg kan zijn van een laag aanbod op de platen waar het onderzoek werd verricht.

Zwarts (1974) bestudeerde een groot aantal vogelsoorten op de Ventjagersplaten die daar allemaal Zeeduizendpoten aten. Op grond van aantallen prooivangsten in combinatie met de op grond van de literatuur geschatte energiebehoefte berekende hij dat Wulpen de grootste exemplaren aten. Daadwerkelijke metingen aan prooigrootte selectie hebben natuurlijk sterk de voorkeur. Zulke metingen zijn schaars.

De grootte-selectie kan worden bepaald aan de hand van meetbare, grootte-gerelateerde prooifragmenten in braakballen. Kaaklengte van Zeeduizendpoten is b.v. nauw gerelateerd aan lichaamslengte (Zwarts & Esselink 1989). De grootte van Nonnetjes, Kokkels, Strandgapers en Slijkgapers kon worden bepaald door het meten van de umbo; de ijklijn voor Nonnetje is gegeven door (Zwarts & Blomert 1992). Op dezelfde wijze zijn ijklijnen geconstrueerd voor de Garnaal, Slijkgarnaal en twee vissoorten (Schol en Wadgrondel).

Een aantal braakballen en poepjes werden verzameld bij een aantal op Zeeduizendpoten foeragerende territoriale mannetjes Wulpen nadat ze uren lang waren geprotokoleerd. Dit gaf de mogelijkheid om de prooigrootte-schattingen te ijken (Zwarts & Esselink 1989). De veldschattingen kwamen goed overeen met de uit de braakballen berekende grootteverdeling (Zwarts & Esselink 1989).

Een klein deel van metingen langs de Friese kust is gebruikt om een functionele respons te construeren voor Wulpen die op Zeeduizendpoten foerageren. Het betreft niet-territoriale Wulpen in een gebied met vakjes van 25 m² in 1980 (Esselink 1983). Zeeduizendpoten kunnen op twee manieren gevangen worden. Wormen die zich gedeeltelijk uit hun hol wagen om algen van het omliggende wad te grazen worden met een snelle pik gevangen, terwijl wormen die zich onderin hun hol bevinden met diepe boringen worden bemachtigd (Zwarts & Esselink 1989). Wulpen die veel boren lopen langzamer en zoeken dus minder gebied af dan Wulpen die veel pikken (Zwarts & Esselink 1989). De ingraafdiepte

en activiteit van Zeeduizendpoten varieert in de loop van het seizoen (Esselink & Zwarts 1989) en dit betekent dat ook de opnamesnelheid bij een gegeven prooidichtheid zal variëren in de loop van seizoen (Zwarts & Esselink 1989).

Een heel enkele maal slikken Wulpen een Strandgaper met schelp en al in, maar meestal worden onder de grond stukken vlees uit de schelp getrokken. Deze schelpen kunnen achteraf worden opgegraven, zodat het mogelijk is de lengte te meten (Ens & de Vries 1983). Op deze manier kon de *profitability* worden bepaald voor Strandgapers van verschillende grootte. Strandgapers beneden 25 mm lengte zijn niet profijtelijk voor de Wulp en *profitability* neemt toe met lengte, met uitzondering van de allergrootste Strandgapers.

De Strandkrab is een favoriete prooi van de Wulp in nazomer en herfst. In de loop van de herfst trekken de Strandkrabben naar dieper water en zijn dan niet meer beschikbaar voor de Wulpen. De beschikbaarheid van Strandkrabben kan ook sterk variëren tussen dagen wat te maken heeft met temperatuur. Op warme zonnige dagen in de zomer kunnen er aan het wadoppervlak anaerobe condities ontstaan. Om dit te overleven pompen de krabben dan lucht over hun kieuwen, maar dat heeft als gevolg dat ze opeens erg gemakkelijk te vinden zijn voor de Wulpen (Bloksma *et al.* 1980).

Wulpen slikken kleine krabben in het geheel in, maar van grote krabben worden eerste alle poten losgeschud, waarna poten en schild afzonderlijk worden ingeslikt. Losschudden kost tijd, dus de *profitability* van krabben waarvan de poten worden losgeschud is lager dan de *profitability* van krabben

waarbij dit niet gebeurt. Echter, de Wulpen hebben geen keus omdat ze de grotere krabben simpelweg niet in kunnen slikken zonder de poten los te schudden. Van de allergrootste krabben is het schild zelfs te groot om nog in te slikken. Op basis van de beschikbare gegevens is niet aan te geven bij welke onder- en bovengrens de krabben niet meer profijtelijk zijn, omdat alle *profitabilities* ver boven de gemiddelde opnamesnelheid van voedsel liggen. Om de grenzen te bepalen zoals de Wulpen die hanteren zouden de braakbalgegevens geanalyseerd kunnen worden van het onderzoek langs de Friese kust. Wadpieren leven zo diep ingegraven dat ze bijna altijd buiten het bereik van Wulpen snavels blijven. Alleen als ze in hun gang omhoog komen om te defaeceren kunnen ze worden gevangen door foeragerende Wulpen. Behalve de dichtheid Wadpieren zal dus ook de activiteit van de Wadpieren van invloed zijn op het foerageersucces van de Wulpen. Deze activiteit varieert van dag op dag en in de loop van het seizoen (Cadée 1976). In het onderzoek langs de Friese kust is uitgebreid onderzoek gedaan naar de activiteit van de Wadpieren en naar de opnamesnelheid van de Wulpen die op Wadpieren foerageerden. Op basis van die gegevens kon een functionele respons berekend worden. Door omstandigheden was er nauwelijks overlap van dagen met gegevens over de activiteit van de Wadpieren met dagen met gegevens over de opnamesnelheid van de op Wadpieren foeragerende Wulpen (Roukema 1984). Op basis van de kennis over de seizoensvariatie in de activiteit van de Wadpieren (Cadée 1976) zal bepaald moeten worden of er ook seizoensvariatie in de functionele respons moet worden ingebouwd.

9.3. Input files

In deze appendix worden twee voorbeelden gegeven van de vogel parameter files zoals gebruikt in de berekeningen met het habitat model. In Tabel 9.4 staat parameter file voor de berekeningen met de algemene functionele respons voor de Kanoet. De file bevat alle parameters die nodig zijn voor het berekenen

van een opname snelheid en het vergelijken ervan met de noodzakelijke energieopname. Commentaar staat achter uitroeptekens. In Tabel 9.5 is versie 2015.002 te zien met de parameters voor het *digestive rate model* afkomstig uit van Gils *et al.* (2005b).

Tabel 9.4. De parameter file voor de Kanoet volgens de algemene functionele respons gebaseerd op het review van Goss-Custard *et al.* (2006) en de in de tekst beschreven verbetering van de parameter schattingen.

```
! Red knot foraging parameters
! 2015.001 initial version
!
Author = 'Hans Schekkerman'
Version = 2015.001
Date = 17-March-2015      ! changes in: energyrequirements, prey list, paramsB
! NeededPerDay : [kJ]   daily metabolic energy requirement (vGils ea 2003 J Exp Biol)
!
!      jan   feb   mrt   apr   mei   jun   jul   aug   sep   oct   nov   dec
NeededPerDay = 316.0, 309.0, 296.0, 277.0, 251.0, 240.0, 230.0, 229.0, 241.0, 260.0, 291.0, 306.0
!
ForagingTime = 12.0      ! [ h ] foraging time used to evaluate intake rate
BirdMass      = 120.0    ! [ g ] currently not used
DigestionEff  = 0.725    ! [ - ] fraction of food intake available for metabolic use
FoodJoulePerMG = 22.0   ! [kJ/g] energy content of food per AFDW in gram (or Joule per milligram)
!
siltPerc = 0.0, 100.0 ! [ % ] guessed range (nog niet uitgezocht)
!
-----
Prey          Main  ParamA1  ParamA2  ParamA3  ParamB1  ParamB2  ParamB3  USL
!
'kokkel'     1    -1.947  0.245   0.365   -2.96    1.423    -1.121   12.
'nonnetje'   1    -1.947  0.245   0.365   -2.96    1.423    -1.121   16.
'wadslakje'  1    -1.947  0.245   0.365   -2.96    1.423    -1.121   10.
'strandgaper' 0    -1.947  0.245   0.365   -2.96    1.423    -1.121   16.
'slijkgaper' 0    -1.947  0.245   0.365   -2.96    1.423    -1.121   16.
'tere dunschaal' 0    -1.947  0.245   0.365   -2.96    1.423    -1.121   16.
'tere platschelp' 0    -1.947  0.245   0.365   -2.96    1.423    -1.121   16.
'witte dunschaal' 0    -1.947  0.245   0.365   -2.96    1.423    -1.121   16.
'strandkrab' 0    -1.947  0.245   0.365   -2.96    1.423    -1.121   15.
'garmaal'   0    -1.947  0.245   0.365   -2.96    1.423    -1.121   30.
!
-----
! Formulas all prey species (interspecific prediction by Goss-Custard et al. 2006 Biol. Rev. 81:501-529)
! =====
! IntakeRateN (Nprey/s) = IntakeRateMg / PreyAFDW
! IntakeRateMg (mgAFDW/s) = if PreyLengthmm <= USL, (Asymptote * PreyDensity / (Halfasympt + PreyDensity), else 0
! Asymptote = exp(ParamA1 + ParamA2 * ln(BirdMass) + ParamA3 * ln(PreyAFDW))
! Halfasympt = exp(ParamB1 + ParamB2 * ln(BirdMass) + ParamB3 * ln(PreyAFDW))
```

Tabel 9.5. De parameter file voor de Kanoet volgens het Digestive Rate Model (van Gils et al. 2005b).

```

! Red Knot foraging parameters
!
! 2015.002 Digestive Rate Model DRM
! parameters for:
! - funct response model: van Gils et al (2005ab) DRM model instead of Goss-Custard interspecific prediction.
! - energy requirements month-specific, based on van Gils ea (2003) instead of 2.5*BMR all year.
!
Author = 'Hans Schekkerman'
Version = 2015.002
Date = 19-March-2015      ! changes: energy requirements, digestive capacity

! =====
! ModelName = 'knotVanGils'
! =====
! NeededPerDay : [kJ] daily metabolic energy requirement (vGils ea 2003 J Exp Biol)
! MaxBallastRate: [mg/s] ballast/s max. digestive capacity (vGils ea 2003)

!
!          jan   feb   mrt   apr   mei   jun   jul   aug   sep   oct   nov   dec
NeededPerDay = 316.0, 309.0, 296.0, 277.0, 251.0, 240.0, 230.0, 229.0, 241.0, 260.0, 291.0, 306.0 ! [kJ]
MaxBallastRate = 3.79, 5.61, 5.38, 4.22, 3.17, 1.76, 1.76, 2.30, 2.58, 4.53, 4.29, 5.57 ! [mg/s]

ForagingTime = 12.0 ! [ h ] foraging time used to evaluate intake rate
BirdMass = 120.0 ! [ g ] currently not used
DigestionEff = 0.725 ! [ - ] fraction of food intake available for metabolic use
FoodJoulePerMG = 22.0 ! [kJ/g] energy content of food per AFDW in gram (or Joule per milligram)

siltPerc = 0.0, 100.0 ! [ % ] guessed range (nog niet uitgezocht)

!-----
! Prey          Main   a       ce       xe       ch       sh   xh       ck       xk       USL
!-----
'kokkel'       1     0.00105 0.00181 3.402 3.24   10.0 2.0   0.0278 3.545 12.
'nonnetje'    1     0.00105 0.00349 3.564 2.23   10.0 2.0   0.00608 3.999 17.
'strandgaper' 1     0.00105 0.01377 2.617 2.23   10.0 2.0   0.0857 2.512 16.
'wadslakje'   1     0.00105 0.07211 2.076 0.28   1.0 0.0   0.4159 1.926 10.
'strandkrab'  1     0.00105 0.1140 2.303 0.03396 1.0 2.937 0.1452 2.486 15.
'garmaal'     1     0.00105 0.02553 1.866 0.0000023 1.0 4.407 0.02032 1.931 25.
!-----

! Formulas all prey species
! =====
! MEIR = metabolisable energy intake rate (w)
! i = prey type (species&size)
! BIR = ballast intake rate (mg/s)
! D = PreyDensity (#/m2)
! L = PreyLength (mm)
! a = instantaneous area of discovery (m2/s) [hence aD = encounter rate (#/s)]
! p = probability of acceptance at encounter (determined by selection procedure; constraint: p=0 if L>USL)
! e = metabolisable energy content of prey (J)
! h = handling time (s)
! k = ballast mass of prey (mg)
! c = max. digestive capacity (mg ballast/s)
! USL = upper size limit of ingestible prey (mm)
!
! IntakeRateN (Nprey/s) = MEIR / e
! MEIR = sum[i=1..n](a[i] D[i] p[i] e[i]) / (1 + (sum[i=1..n](a[i]D[i] p[i] h[i]))
! BIR = sum[i=1..n](a[i] D[i] p[i] k[i]) / (1 + (sum[i=1..n](a[i]D[i] p[i] h[i]))
! BIR =< c
! a = 0.00105 m2/s [van Gils ea 2005a,b]
! e[i] = 0.725 * 22 * ce[i] * L **xe[i] [van Gils ea 2005a,b]
! h[i] = ch[i] * (L/sh[i]) **xh[i] [Piersma 1995, van Gils ea 2005a,b; for Macoma assumed burying depth=2cm]
! k[i] = ck[i] * L **xk[i] [van Gils ea 2005a,b]
!
! p[i] is found with the graphical procedure explained in van Gils ea 2005a.Steps involved include:
! 1. Ranking prey types (=species/length combinations) by descending digestive quality (=e/k)
! 2. Calculating expected MEIR and BIR for all combinations of prey types in the diet
! See fig1 in van Gils et al for further details of procedure

```

10. Literatuur

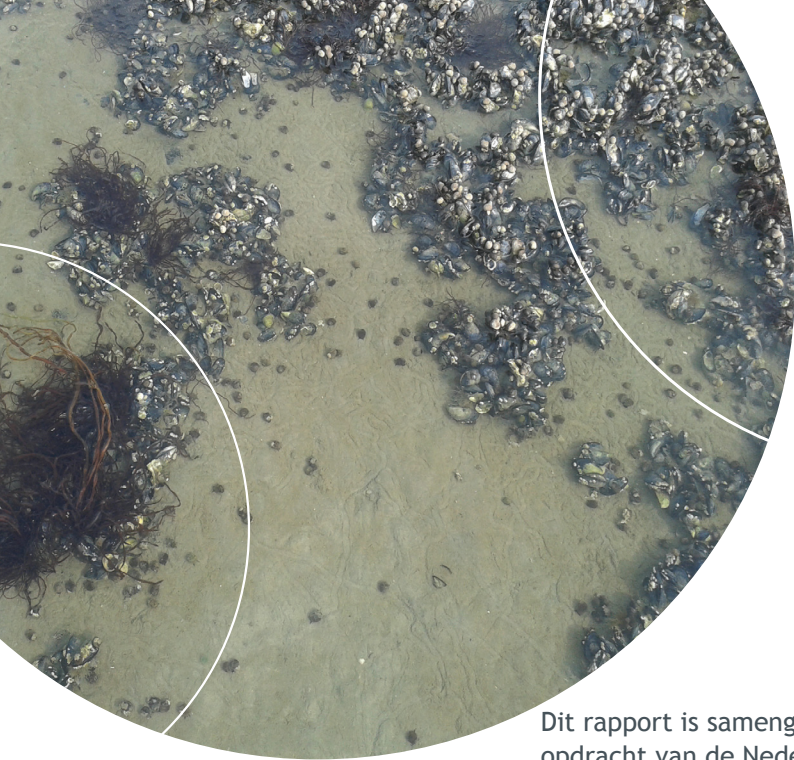
- ALERSTAM T., GUDMUNDSSON G.A. & JOHANNESON K. 1992. Resources for long-distance migration: intertidal exploitation of *Littorina* and *Mytilus* by Knots *Calidris canutus* in Iceland. *Oikos* 65: 179-189.
- AUDITCOMMISSIE 2014a. Advies evaluatie 2007 t/m 2012 en rapportage 2013 van de Auditcommissie Monitoring van aardgaswinning onder de Waddenzee vanaf de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen. Rapport 2796-83. Commissie voor de milieueffectrapportage, Utrecht.
- AUDITCOMMISSIE 2014b. Bijlage bij brief 2796-87, advies over monitoringprogramma 2014 t/m 2019 gaswinning onder de Waddenzee vanaf de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen. Brief CMer 2796-87. Utrecht.
- AUDITCOMMISSIE 2014c. Brief aan minister van EZ over Monitoringsprogramma 2014 t/m 2019 gaswinning Waddenzee Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen. Brief CMer 2796-87/Ha/jr. Utrecht.
- BELL M.C. 1995. UINDEX4: a computer programme for estimating population index numbers by the Underhill method. The Wilfdowl & Wetlands Trust, Slimbridge.
- BEUKEMA J.J. 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 8: 94-107.
- BIJLEVELD A.I., VAN GILS J.A., VAN DER MEER J., DEKINGA A., KRAAN C., VAN DER VEER H.W. & PIERSMA T. 2012. Designing a benthic monitoring programme with multiple conflicting objectives. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 526-536.
- BLOKSMA J., DE VRIES M. & ENS B.J. 1980. Voedsel生态学 van de wulp op het Friese wad. Werkdocument 1980-35 Abw. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- BOUTEN W., BAAIJ E.W., SHAMOUN-BARANES J. & CAMPHUYSEN C.J. 2013. A flexible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *Journal of Ornithology* 154: 571-580.
- BRYANT D.M. & TATNER P.A.U.L. 1991. Intraspecific variation in avian energy expenditure: correlates and constraints. *Ibis* 133: 236-245.
- CADÉE G.C. 1976. Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 10: 440-460.
- CAYFORD J.T. & GOSS-CUSTARD J.D. 1990. Seasonal changes in the size selection of Mussels, *Mytilus edulis*, by Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*: an optimality approach. *Animal Behaviour* 40: 609-624.
- CHARNOV E.L. 1976. Optimal Foraging - Attack Strategy of A Mantid. *American Naturalist* 110: 141-151.
- COMPTON T.J., VAN DER MEER J., HOLTHUIJSEN S., KOOLHAAS A., DEKINGA A., TEN HORN J., KLUNDER L., MCSWEENEY N., BRUGGE M., VAN DER VEER H.W. & PIERSMA T. 2013. Synoptic intertidal benthic surveys across the Dutch Wadden Sea 2008-2011. NIOZ-rapport 2013-1. Royal Netherlands Institute for Sea Research, t' Horntje.
- DE VLAS J. 2011. Samenvatting. Monitoring effecten van bodemdaling op Ameland-Oost 2005-2010, p. 1-46. NAM, Assen.
- DEKINGA A., DIETZ M.W., KOOLHAAS A. & PIERSMA T. 2001. Time course and reversibility of changes in the gizzards of red knots alternatively eating hard and soft food. *Journal of Experimental Biology* 204: 2167-2173.
- DEKINGA A. & PIERSMA T. 1993. Reconstructing diet composition on the basis of faeces in a mollusc-eating wader, the Knot *Calidris canutus*. *Bird Study* 40: 144-156.
- DRENT R.H. & PIERSMA T. 1990. An exploration of the energetics of leap-frog migration in arctic-breeding waders. In: E. Gwinner (*red*), *Bird Migration*, p. 399-412. Springer, Berlin.
- DUIJNS S. 2014. Sex-specific foraging. The distributional ecology of a polychaete-eating shorebird. Thesis Rijksuniversiteit Groningen.
- DUIJNS S., HIDAYATI N.A. & PIERSMA T. 2013. Bar-tailed Godwits *Limosa l. lapponica* eat polychaete worms wherever they winter in Europe. *Bird Study* 60: 509-517.
- DUIJNS S., KNOT I.E., PIERSMA T. & VAN GILS J.A. 2014. Field measurements give biased estimates of functional response parameters, but help explain foraging distributions. *Journal of Animal Ecology* n/a-n/a.
- ELIAS E. & WANG Z.B. 2013. Abiotische gegevens voor monitoring effect bodemdaling. Rapport. Deltares, Delft.
- ENS B.J., BOM R.A., DOKTER A.M., OOSTERBEEK K., DE JONG J. & BOUTEN W. 2014. Nieuwe ontdekkingen en mogelijkheden in het onderzoek aan Scholeksters dankzij het UvA Bird Tracking Systeem. *Limosa* 87: 117-128.
- ENS B.J. & DE VRIES R. 1983. Voedsel生态学 van de Wulp op het Friese wad, deel II. Werkdocument R.I.J.P. 1983-114 Abw. Rijksdienst IJsselmeerpolders, Lelystad.
- ENS B.J., DIRKSEN S., SMIT C.J. & BUNSKOEKE E.J. 1996a. Seasonal changes in size selection and

- intake rate of oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on the bivalve *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. *Ardea* 84a: 159-176.
- ENS B.J., DOKTER A.M., RAPPOLDT C. & OOSTERBEEK K. 2015. Wat bepaalt de draagkracht van de Waddenzee voor wadvogels: onderzoek naar het verspreidingsgedrag van Scholeksters. Sovon-rapport 2015/02. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- ENS B.J., ESSELINK P. & ZWARTS L. 1990. Kleptoparasitism as a problem of prey choice: a study of mudflat-feeding Curlews, *Numenius arquata*. *Animal Behaviour* 39: 219-230.
- ENS B.J., MERCK T., SMIT C.J. & BUNSKOEKE E.J. 1996b. Functional and numerical response of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on shellfish populations. *Ardea* 84A: 441-452.
- ENS B.J., OOSTERBEEK K.H. & RAPPOLDT C. 2008. WEBTICS voor Kanoeten. Rapportage over de werkzaamheden die nodig zijn om het simulatiemodel WEBTICS toe te passen op de Kanoet. SOVON-onderzoeksrapport 2008/13. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- ENS B.J., RAPPOLDT C. & ZWARTS L. 2006. WEBTICS voor Wulpen. Rapportage over de werkzaamheden die nodig zijn om het simulatiemodel WEBTICS toe te passen op de Wulp. SOVON-onderzoeksrapport 2006-11/EcoCurves rapport 3. SOVON Vogelonderzoek Nederland/EcoCurves, Beek-Ubbergen/Haren.
- ENS B.J., VAN WINDEN E.A.J., VAN TURNHOUT C.A.M., VAN ROOMEN M.W.J., SMIT C.J. & JANSEN J.M. 2009. Aantalontwikkeling van wadvogels in de Nederlandse Waddenzee in 1990-2007: verschillen tussen Oost en West. *Limosa* 82: 100-112.
- ESSELINK P. 1983. De verspreiding van Wulpen (*Numenius arquata*) tijdens laagwater fouragerend op Zeeduizendpoten (*Nereis diversicolor*). Werkdocument 1982-261 Abw. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- ESSELINK P. & ZWARTS L. 1989. Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series* 56: 243-254.
- EVANS P.R., HERDSON D.M., KNIGHTS P.J. & PIENKOWSKI M.W. 1979. Short-term effects of reclamation of parts of Seal Sands, Teesmouth, on wintering waders and shelduck. I. Shorebird diets, invertebrate densities, and impact of predation on the invertebrates. *Oecologia* 41: 183-206.
- GOSS-CUSTARD J.D. 1980. Competition for food and interference among waders. *Ardea* 68: 31-52.
- GOSS-CUSTARD J.D. & JONES R.E. 1976. The diets of Redshank and Curlew. *Bird Study* 23: 233-243.
- GOSS-CUSTARD J.D., WEST A.D., YATES M.G., CALDOW R.W.G., STILLMAN R.A., BARDSLEY L., CASTILLA J., CASTRO M., DIERSCHKE V., DURELL S.E.A.L.V.D., EICHHORN G., ENS B.J., EXO K.M., UDAYANGANI-FERNANDO P.U., FERNS P.N., HOCKEY P.A.R., GILL J.A., JOHNSTONE I., KALEJTA-SUMMERS B., MASERO J.A., MOREIRA F., NAGARAJAN R.V., OWENS I.P.F., PACHECO C., PEREZ-HURTADO A., ROGERS D., SCHEIFFARTH G., SITTERS H., SUTHERLAND W.J., TRIPLET P., WORRALL D.H., ZHARIKOV Y., ZWARTS L. & PETTIFOR R.A. 2006. Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macro-invertebrates. *Biological Reviews* 81: 501-529.
- HIRAKAWA H. 1995. Diet Optimization with a Nutrient Or Toxin Constraint. *Theoretical Population Biology* 47: 331-346.
- HOLLING C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- HORNMAN M., HUSTINGS F., KOFFLIJBERG K., KLAASSEN O., KLEEFSTRA R. & VAN WINDEN E. 2015. Watervogels in Nederland in 2012/2013. Sovon rapport 2015/01. RWS-rapport BM 14.27. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- HORNMAN M., HUSTINGS F., KOFFLIJBERG K., VAN WINDEN E., SOVON GANZEN- EN ZWANENWERK GROEP & SOLDAAT L. 2011. Watervogels in Nederland in 2008/2009. SOVON-monitoringrapport 2011/03. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- HULSCHER J.B. 1996. Food and feeding behaviour. In: J.D. Goss-Custard (*red*), *The Oystercatcher: From Individuals to Populations*, p. 7-29. Oxford University Press, Oxford.
- IENO E., ALEMANY D., BLANCO D.E. & BASTIDA R.R. 2004. Prey size selection by red knot feeding on mud snails at Punta Rasa (Argentina) during migration. *Waterbirds* 27: 493-498.
- JOHNSTONE I.G. & NORRIS K. 2000. Not all Oystercatchers *Haematopus ostralegus* select the most profitable Common Cockles *Cerastoderma edule*: a difference between feeding methods. *Ardea* 88: 137-153.
- KERSTEN M. & PIERSMA T. 1987. High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75: 175-187.
- KERSTEN M. & VISSER W. 1996. The rate of food processing in the Oystercatcher: food intake and energy expenditure constrained by a digestive bottleneck. *Functional Ecology* 10: 440-448.
- KOFFLIJBERG K., DIJKSEN L., HÄLTERLEIN B., LAURSEN K., POTEI P. & SÜDBECK P. 2006. Breeding Birds in the Wadden Sea in 2001 - Results of the total survey in 2001 and trends in numbers between 1991-2001. Wadden Sea Ecosystem No. 22. Common Wadden Sea

- Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Joint Monitoring Group of Breeding Birds in the Wadden Sea, Wilhelmshaven.
- KRAAN C., VAN GILS J.A., SPAANS B., DEKINGA A., BIJLEVELD A.I., VAN ROOMEN M., KLEEFSTRA R. & PIERSMA T. 2009. Landscape-scale experiment demonstrates that Wadden Sea intertidal flats are used to capacity by molluscivore migrant shorebirds. *Journal of Animal Ecology* 78: 1259-1268.
- KRAAN C., VAN GILS J.A., SPAANS B., DEKINGA A. & PIERSMA T. 2010. Why Afro-Siberian Red Knots *Calidris canutus canutus* have stopped staging in the western Dutch Wadden Sea during southward migration. *Ardea* 98: 155-160.
- KROL J. 2013. Evaluatierapport Wadsedimentatiemetingen Ameland, Engelsmanplaat, Paesens en Schiermonnikoog 2007-2012. Rapport. Natuurcentrum Ameland, Ameland.
- LEOPOLD M.F., SMIT C.J., GOEDHART P.W., VAN ROOMEN M., VAN WINDEN A.J. & VAN TURNHOUT C. 2004. Langjarige trends in aantallen wadvogels, in relatie tot de kokkelvisserij en het gevoerde beleid in deze. Eindverslag EVA II (Evaluatie schelpdiervisserij tweede fase). Deelproject C2. Alterra rapport 954; SOVON-onderzoeksrapport 2004/07. Alterra, Wageningen.
- MASERO J.A. 2002. Why don't Knots *Calidris canutus* feed extensively on the crustacean *Artemia*? *Bird Study* 49: 304-306.
- MEESTERS H.W.G., DIJKEMA K.S., VAN DUIN W.E., SMIT C.J., DANKERS N., REIJNDERS P.J.H., KATS R.K.H. & DE JONG M.L. 2006. Natuurwaarden in de Kombergingsgebieden Pinkegat en Zoutkamperlaag en mogelijke effecten van bodemdaling door gaswinning. Alterra-rapport 1310. Alterra, Wageningen.
- MOREIRA F. 1994. Diet and Feeding Rates of Knots *Calidris canutus* in the Tagus Estuary (Portugal). *Ardea* 82: 133-135.
- NAM 2007. Winning waddengas vanaf de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen. Monitoringprogramma 2007-2012. NAM document nummer EP200701201533. Nederlandse Aardoliemaatschappij BV, Assen.
- NAM 2010. Uitwerking lodingsgegevens RWS 2003-2008 (4e cyclus, incl LIDAR data). Nulsituatie voor de Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen winningen. Rapport EP201005301455. NAM, Assen.
- NAM 2013. Gaswinning Moddergat, Lauwersoog, Vierhuizen (MLV); Integrale beoordeling monitoring 2007-2012. Rapport. NAM, Assen.
- NAM 2014a. Gaswinning Moddergat, Lauwersoog, Vierhuizen (MLV); Integrale beoordeling monitoring 2007-2012. Rapport. NAM, Assen.
- NAM 2014b. Monitoringprogramma 2014 t/m 2019 in het kader van de gaswinning van de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen. Versie 7 juli 2014. Rapport EP201407210103. NAM, Assen.
- PERIPLUS 2009. Gevolgen en omvang van verschillen LRK en waterstandgecorrigeerde dieptemetingen. Periplus Consultancy BV Rapport 2006-005. Periplus Consultancy BV, Amsterdam.
- PIERSMA T., DEKINGA A., VAN GILS J.A., ACHTERKAMP B. & VISSER G.H. 2003. Cost-benefit analysis of mollusc eating in a shorebird I. Foraging and processing costs estimated by the doubly labelled water method. *The Journal of experimental Biology* 206: 3361-3368.
- PIERSMA T., HOEKSTRA R., DEKINGA A., KOOLHAAS A., WOLF P., BATTLE P. & WIERSMA P. 1993a. Scale and intensity of intertidal habitat use by knots *Calidris canutus* in the western Wadden Sea in relation to food, friends and foes. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 331-357.
- PIERSMA T., KOOLHAAS A. & DEKINGA A. 1993b. Interactions Between Stomach Structure and Diet Choice in Shorebirds. *Auk* 110: 552-564.
- PIERSMA T., KOOLHAAS A., DEKINGA A. & GWINNER E. 2000. Red blood cell and white blood cell counts in sandpipers (*Philomachus pugnax*, *Calidris canutus*): effects of captivity, season, nutritional status, and frequent bleedings. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 78: 1349-1355.
- PIERSMA T., VAN AELST R., KURK K., BERKHOUDT H. & MAAS L.R.M. 1998. A new pressure sensory mechanism for prey detection in birds: the use of principles of seabed dynamics? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265: 1377-1383.
- PIERSMA T., VAN GILS J.A., DE GOEIJ P. & VAN DER MEER J. 1995. Hollings Functional-Response Model As A Tool to Link the Food-Finding Mechanism of A Probing Shorebird with Its Spatial-Distribution. *Journal of Animal Ecology* 64: 493-504.
- PIERSMA T., VERKUIL Y. & TULP I. 1994. Resources for Long-Distance Migration of Knots *Calidris-Canutus Islandica* and *C-C-Canutus* - How Broad Is the Temporal Exploitation Window of Benthic Prey in the Western and Eastern Wadden Sea. *Oikos* 71: 393-407.
- POOT M.J.M. & ROELEN B.A.J. 1993. Feeding ecology of knots at schiermonnikoog during autumn 1990: Deep macoma force knots' foraging effort to great heights. NIOZ Rapport 1993-7. NIOZ, Texel.
- QUANTENNE G., BOCHER P., PONSERO A., CAILOT E. & FEUNTEUN E. 2013. Contrasting benthos communities and prey selection by Red

- Knot *Calidris canutus* in three nearby bays on the Channel coast. *Ardea* 101: 87-98.
- QUAINTENNE G., VAN GILS J.A., BOCHER P., DEKINGA A. & PIERSMA T. 2010. Diet selection in a molluscivore shorebird across Western Europe: does it show short- or long-term intake rate-maximization? *Journal of Animal Ecology* 79: 53-62.
- RAPPOLDT C. & ENS B.J. 2013. Het effect van bodemdaling op overwinterende scholeksters in de Waddenzee. Een modelstudie met WEBTICS. EcoCurves rapport 17/ Sovon-rapport 2013/19. EcoCurves / Sovon Vogelonderzoek Nederland, Haren / Nijmegen.
- RAPPOLDT C., ENS B.J. & BRINKMAN A.G. 2008. Het kokkelbestand 2001-2007 en het aantal scholeksters in de Waddenzee. Een beknopte modelstudie naar het effect van visserij. EcoCurves rapport 8 / SOVON-onderzoeksrapport 2008/09. EcoCurves / SOVON-Vogelonderzoek Nederland, Haren / Beek-Ubbergen.
- RAPPOLDT C., ENS B.J., KERSTEN M. & DIJKMAN E. 2004. Wader Energy Balance & Tidal Cycle Simulator WEBTICS. Technical Documentation version 1.1. Alterra rapport 869. Alterra, Wageningen.
- RAPPOLDT C., ROOSENSCHOON O.R. & VAN KRAALINGEN D.W.G. 2014. Intertides: maps of the intertidal by interpolation of tidal gauge data. EcoCurves Rapport 19. EcoCurves BV, Haren.
- RIPPE H. & DIERSCHKE V. 1997. Picking out the plum jobs: feeding ecology of curlews *Numenius arquata* in a Baltic Sea wind flat. *Marine Ecology Progress Series* 159: 239-247.
- ROUKEMA B. 1984. Exploitatie van *Arenicola* door de Wulp: het probleem van prooibesikbaarheid. Werkdocument 1984-139 Abw. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- RUITERS P.S. 1992. Relaties tussen verspreiding en dieetkeus van steltlopers en het voorkomen van macrozoöbenthos in de Westerschelde: Verslag van veldwerk dat in het voorjaar van 1992 werd uitgevoerd in de Westerschelde. NIOO rapporten en verslagen 1992-04. NIOO, Yerseke.
- RUTTEN A.L., OOSTERBEEK K., ENS B.J. & VERHULST S. 2006. Optimal foraging on perilous prey: risk of bill damage reduces optimal prey size in oystercatchers. *Behavioral Ecology* 17: 297-302.
- SCHEIFFARTH G. 2001. The diet of Bar-tailed Godwits *Limosa lapponica* in the Wadden Sea: Combining visual observations and faeces analyses. *Ardea* 89: 481-494.
- SHAMOUN-BARANES J., BOM R., VAN LOON E.E., ENS B.J., OOSTERBEEK K. & BOUTEN W. 2012. From sensor data to animal behaviour: an oystercatcher example. *PLoS ONE* 7: e37997-
- SOLDAAT L., VISSER H., VAN ROOMEN M. & VAN STRIEN A. 2007. Smoothing and trend detection in waterbird monitoring data using Structural Time-Series Analysis and the Kalman filter. *Journal for Ornithology* DOI 10.1007/s10336-007-0176-7:
- STEPHENS D.W. & KREBS J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton.
- STILLMAN R.A. 2008. MORPH - An individual-based model to predict the effect of environmental change on foraging animal populations. *Ecological Modelling* 216: 265-276.
- SUMMERS R.W. & SMITH S.M. 1983. The Diet of the Knot (*Calidris-Canutus*) on Rocky Shores of Eastern Scotland in Winter. *Ardea* 71: 151-153.
- TULP I. & VERKUIL Y. 1993. Premigratory fattening in knots: food conditions, feeding time and intake rates. NIOZ-rapport 1993-6. NIOZ, Texel.
- VAN ASCH M., VAN DEN ENDE D., BRUMMELHUIS E.B.M. & TROOST K. 2014. Het kokkelbestand in de Nederlandse kustwateren in 2014. Rapport C108.14. IMARES Wageningen UR, Yerseke.
- VAN DE KAM J., ENS B.J., PIERSMA T. & ZWARTS L. 1999. *Ecologische atlas van de Nederlandse wadvogels*. Haarlem.
- VAN DE KAM J., ENS B.J., PIERSMA T. & ZWARTS L. 2004. *Shorebirds. An illustrated behavioural ecology*. Utrecht.
- VAN DEN ENDE D., TROOST K., VAN STRALEN M. & VAN ZWEEDEN C. 2012. Het mosselbestand en het areaal aan mosselbanken op de droogvallende platen van de Waddenzee in het voorjaar van 2012. Rapport C149/12. IMARES Wageningen UR, Yerseke.
- VAN DEN ENDE D., VAN ASCH M. & TROOST K. 2014. Het mosselbestand en het areaal aan mosselbanken op de droogvallende platen van de Waddenzee in het voorjaar van 2014. Rapport C131/14. IMARES Wageningen UR, Yerseke.
- VAN DER BAAN G., BLOK A., NIJHOF P. & SWENNEN C. 1957. Een inleidend onderzoek naar de betrekkingen tussen wadvogels en bodemfauna. Verslag NJN Vogelwerkgroep. NJN Vogelwerkgroep, Amsterdam.
- VAN DER JEUGD H.P., ENS B.J., VERSLUJMS M. & SCHEKKERMAN H. 2014. Geïntegreerde monitoring van vogels van de Nederlandse Waddenzee. Vogeltrekstation report 2014-01 / Sovon-rapport 2014/18. Vogeltrekstation / Sovon Vogelonderzoek Nederland, Wageningen / Nijmegen.
- VAN DER MEER J. & ENS B.J. 1997. Models of Interference and Their Consequences for the Spatial Distribution of Ideal and Free Predators. *Journal of Animal Ecology* 66: 846-858.
- VAN GILS J.A., BATTLE P.F., PIERSMA T. & DRENT R. 2005a. Reinterpretation of gizzard sizes of red knots world-wide emphasises over-

- riding importance of prey quality at migratory stopover sites. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272: 2609-2618.
- VAN GILS J.A., DE ROOIJ S.R., VAN BELLE J., VAN DER MEER J., DEKINGA A., PIERSMA T. & DRENT R. 2005b. Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots *Calidris canutus*. I. Prey choice. *Journal of Animal Ecology* 74: 105-119.
- VAN GILS J.A., DEKINGA A., SPAANS B., VAHL W.K. & PIERSMA T. 2005c. Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots *Calidris canutus*. II. Patch choice and length of working day. *Journal of Animal Ecology* 74: 120-130.
- VAN GILS J.A., PIERSMA T., DEKINGA A. & DIETZ M.W. 2003. Cost-benefit analysis of mollusc-eating in a shorebird II. Optimizing gizzard size in the face of seasonal demands. *The Journal of experimental Biology* 206: 3369-3380.
- VAN GILS J.A., PIERSMA T., DEKINGA A., SPAANS B. & KRAAN C. 2006. Shellfish Dredging Pushes a Flexible Avian Top Predator out of a Marine Protected Area. *PLoS Biology* 4: e376-
- VAN GILS J.A., PIERSMA T. & SPAANS B. 2004. Consequenties van schelpdiervisserij voor een kenmerkende predator, de kanoet *Calidris canutus*. Bijlage 2 bij Koninklijk NIOZ - intern rapport van Kraan *et al.* NIOZ, Den Burg.
- VAN ZWEEDEN C., TROOST K., VAN DEN ENDE D. & VAN STRALEN M. 2012. Het areaal aan mosselbanken op de droogvallende platen in de Waddenzee in het voorjaar van 2011. Rapport C097/12. Wageningen IMARES, Yerseke.
- VAN ZWEEDEN C., VAN ASCH M., VAN DEN ENDE D. & TROOST K. 2013. Het kokkelbestand in de Nederlandse kustwateren in 2013. Rapport C115/13. IMARES Wageningen UR, Yerseke.
- VESTJENS G. 2015. Facsheet fotogrammetrie en LIDAR.
- VISSER H. 2004. Estimation and detection of flexible trends. *Atmospheric Environment* 38: 4135-4145.
- VOSS A. & KOOLHAAS J. 1969. Verslag van het Wulpenonderzoek op Schier-3, 1966. Schierboek 3. NJN-VWG,
- WEST A.D., STILLMAN R.A., DREWITT A., FROST N.J., MANDERSON M., MILES C., LANGSTON R., SANDERSON W.G. & WILLIS J. 2010. WaderMORPH - a user-friendly individual-based model to advise shorebird policy and management. *Methods in Ecology and Evolution*
- WILSON J. & STRANN K.-B. 2005. The migration of Red Knots through Porsangerfjord in spring 2005: a progress report on the Norwegian Knot Project. *Wader Study Group Bulletin* 108: 66-69.
- ZWARTS L. 1974. Vogels van het brakke getijgebied. *Ecological studies on the birds of a Dutch brackish tidal area*. Amsterdam.
- ZWARTS L. & BLOMERT A.-M. 1992. Why knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available. *Marine Ecology Progress Series* 83: 113-128.
- ZWARTS L., BLOMERT A.-M., BOS D. & SIKKEMA M. 2011. Exploitation of intertidal flats in the Oosterschelde by estuarine birds. A&W rapport 1657. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek, Feanwâlden.
- ZWARTS L., CAYFORD J.T., HULSCHER J.B., KERSTEN M., MEIRE P.M. & TRIPLET P. 1996a. Prey size selection and intake rate. In: J.D. Goss-Custard (*red*), *The Oystercatcher: From Individuals to Populations*, p. 30-55. Oxford University Press, Oxford.
- ZWARTS L., ENS B.J., GOSS-CUSTARD J.D., HULSCHER J.B. & DURELL S.E.A.L.V.D. 1996b. Causes of variation in prey profitability and its consequences for the intake rate of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 229-268.
- ZWARTS L., ENS B.J., GOSS-CUSTARD J.D., HULSCHER J.B. & KERSTEN M. 1996c. Why Oystercatchers *Haematopus ostralegus* cannot meet their daily energy requirements in a single low water period. *Ardea* 84A: 269-290.
- ZWARTS L. & ESSELINK P. 1989. Versatility of male Curlews *Numenius arquata* preying upon *Nereis diversicolor*: deploying contrasting capture modes dependent on prey availability. *Marine Ecology Progress Series* 56: 255-269.
- ZWARTS L. & WANINK J.H. 1993. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 441-476.
- ZWARTS L., WANINK J.H. & ENS B.J. 1996d. Predicting seasonal and annual fluctuations in the local exploitation of different prey by Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: a ten-year study in the Wadden Sea. *Ardea* 84A: 401-440.



Dit rapport is samengesteld in opdracht van de Nederlandse Aardolie Maatschappij



Sovon Vogelonderzoek Nederland

Postbus 6521
6503 GA Nijmegen
Toernooiveld 1
6525 ED Nijmegen
T (024) 7 410 410

E info@sovon.nl
I www.sovon.nl

