

Scholekster populatie studies

Scholekster populatie studies

Bijdrage aan de zoektocht naar de oorzaken van de sterke achteruitgang van de Scholekster in het Waddengebied

Kees H. Oosterbeek, Martijn van de Pol, Martin L. de Jong, Cor J. Smit & Bruno J. Ens

**Alterra-Rapport 1344, ISSN 1566-7197
SOVON-onderzoeksrapport 2006/05, ISSN 1382-6271**

Alterra, Wageningen, 2006

REFERAAT

Kees H. Oosterbeek, Martijn van de Pol, Martin L. de Jong, Cor J. Smit & Bruno J. Ens, 2006. Scholekster populatie studies; *Bijdrage aan de zoektocht naar de oorzaken van de sterke achteruitgang van de Scholekster in het Waddengebied*. Wageningen/Beek-Ubbergen, Alterra/SOVON Vogelonderzoek Nederland, Alterra-Rapport 1344/SOVON-onderzoeksrapport 2006/05. 62 blz.; 27 fig.; 4 tab.; 58 ref.

Sinds 1990 is het aantal Scholeksters dat in Nederland broedt met 50% afgenomen. Een vergelijkbare afname van meer dan 40% heeft zich voorgedaan in het Waddengebied. Dit rapport beschrijft de resultaten van intensief bestudeerde en eveneens sterk afgenomen broedpopulaties van de Scholekster *Haematopus ostralegus* op Schiermonnikoog en Texel. Vanaf 1984 zijn in beide populaties elk jaar zoveel mogelijk dieren individueel gemerkt en zijn van alle dieren de overleving en het broedsucces bepaald. Met behulp van de gegevens over mortaliteit en reproductie is een simpel populatie model gebouwd. Het model is gebruikt om na te gaan welke parameter het meeste effect heeft op de groeisnelheid van de populatie en welke parameterverandering verantwoordelijk is voor de achteruitgang van de populatie.

Trefwoorden: Scholekster, *Haematopus ostralegus*, populatie studie, populatie model, Leslie matrix, mortaliteit, reproductie, Waddenzee, Texel, Schiermonnikoog

ISSN Alterra-rapport 1566-7197

ISSN SOVON-onderzoeksrapport 1382-6271

Dit rapport kunt u bestellen door € 25,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-Rapport 1344. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2006 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Woord vooraf.....	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	11
2 Methoden.....	13
2.1 Onderzoeksgebieden	13
2.1.1 Schiermonnikoog	13
2.1.2 Texel	15
2.2 Broedvogel aantallen en reproductie	17
2.3 Kleurmerken	18
2.3.1 Schiermonnikoog	19
2.3.2 Texel	19
2.4 Opslag van de data	20
2.4.1 Schiermonnikoog	20
2.4.2 Texel	21
2.5 Statistische analyses van o.a. overleving	22
3 Resultaten.....	23
3.1 Omvang broedpopulatie	23
3.2 Overleving	25
3.3 Reproductief succes	26
3.4 Populatie model	28
4 Discussie	33
4.1 Overleving	33
4.2 Reproductie	34
4.3 Aantallen niet-broedvogels	36
4.4 Populatie ontwikkeling	37
5 Aanbevelingen.....	39
Literatuur	41

Bijlage 1 Historie van de populatie studies	47
Bijlage 2 Drijftest	49
Bijlage 3 Overlevingsanalyses	51
Bijlage 4 Leslie-matrix populatiemodel (Population growth of Oystercatchers)	57

Woord vooraf

Dit rapport maakt gebruik van meer dan 20 jaar onafgebroken onderzoek aan populaties individueel gemerkte Scholeksters op Texel en Schiermonnikoog. De kosten voor het veldwerk op Texel zijn steeds gedragen door het ministerie van LNV vanuit wisselende programma's. De kosten voor het veldwerk op Schiermonnikoog zijn tot zeer recent gedragen door de Rijksuniversiteit Groningen en subsidies van NWO (voor promotie-onderzoeken van Marcel Kersten, Bruno Ens, Dik Heg en Leo Bruinzeel) en STW (voor onderzoek naar de lange-termijn effecten van verstoring aan op het wad foeragerende vogels, waarbij de Scholekster als voorbeeld soort diende). Daarnaast hebben zowel op Texel als op Schiermonnikoog grote aantallen studenten en stagiaires een bijdrage geleverd aan het onderzoek.

In 2004 zijn de kosten voor het veldwerk op Texel en Schiermonnikoog gedragen door LNV in het kader van het LNV-bestek broedresultaat binnen de Waddenzee. In 2005 zijn de kosten voor het veldwerk op Texel en Schiermonnikoog gedragen door LNV in het kader van het programma PRODUS (PRogramma Onderzoek DUurzame Schelpdiervisserij). Deze rapportage is betaald vanuit het LNV-bestek broedresultaat binnen de Waddenzee. De mooie foto van een paartje individueel gemerkte Scholeksters is door Jan van de Kam ter beschikking gesteld.

Het onderzoek al die jaren was niet mogelijk geweest zonder de bereidwillige medewerking van de terreineigenaren en beheerders. Op Schiermonnikoog is dat eerst de Dienst der Domeinen en later Natuurmonumenten. Op Texel zijn dat de heer Kikkert (eigenaar van het land met zijn naam), Natuurmonumenten (eigenaar van 't Stoar en de Petten) en de commandant van de Joost Dourleinkazerne (verantwoordelijk voor beheer en gebruik van het terrein rond de Joost Dourleinkazerne, inclusief de kwelders en de duinen). Zonder de steun en het enthousiasme van Rudi Drent, Joost Tinbergen en Otto Overdijk was het niet gelukt om het onderzoek aan de individueel gemerkte Scholeksters op Schiermonnikoog meer dan 20 jaar vol te houden. Veel dank daarvoor.

Samenvatting

Nederland heeft een grote internationale verantwoordelijkheid bij de bescherming van de Scholekster (*Haematopus ostralegus*), aangezien naar schatting 30% van de Europese populatie in Nederland broedt (Hagemeijer & Blair 1997) en overwintert (Van Roomen *et al.* 2005b). Het gaat slecht met de Nederlandse Scholeksters. Sinds 1990 is het aantal in Nederland broedende Scholeksters met 50% afgenomen (Van Dijk *et al.* 2006). Ongeveer een derde van alle Scholeksters in Nederland broedt in het Waddengebied en de afname van deze kustpopulatie is met een afname van meer dan 40% in belangrijke mate gelijk aan de afname van de populatie als geheel (van Dijk *et al.* 2006). In het Waddengebied is de afname het sterkst in de slechte habitats, te weten de duingebieden (Willems *et al.* 2005).

Sinds 1983 worden populaties individueel gemerkte Scholeksters gevolgd op Schiermonnikoog en op Texel. Ook deze populaties zijn de laatste jaren sterk in aantal afgenomen. Onderzoek naar de afname in deze intensief bestudeerde populaties kan daarom mogelijk licht werpen op de oorzaken van de afname in het Waddengebied.

Om dit onderzoek goed te kunnen doen is een simpel populatie model ontwikkeld. Het model is een Leslie matrix die de overgang beschrijft van uitgevlogen kuikens, naar juveniele en onvolwassen vogels, naar adulte vogels die niet aan het broedproces deelnemen, naar adulte vogels die wel aan het broedproces deelnemen en een bepaald aantal vliegvlugge kuikens produceren. Dit model blijkt, bij de gegeven parameterisatie, vooral gevoelig voor parameters die sterk verband houden met de jaarlijkse overlevingskans van adulte vogels. Dit is niet verwonderlijk gegeven het feit dat de Scholekster een langlevende soort is. Het betekent wel dat de inschatting of een populatie zich in stand kan houden in sterke mate afhangt van een moeilijk te schatten parameter die meer aandacht verdient. Zonder de populatie studies zouden wij nu niet over goede schattingen van mortaliteit beschikken. Voortzetting van de studies is derhalve essentieel. Alleen meten van het broedsucces, zoals nu gebeurt in het kader van het reproductiemeetnet Waddenzee (Willems *et al.* 2005), is onvoldoende om in te kunnen schatten of de Scholekster populatie zich kan handhaven.

Halverwege de jaren negentig zijn de beide studiepoblaties sterk gaan afnemen. Om die reden zijn de modelparameters geschat voor de periode 1984-1994 en voor 1995-2005. Volgens de in dit rapport gepresenteerde berekeningen is de lokale overleving van broedvogels op Texel systematisch lager dan de lokale overleving van broedvogels op Schiermonnikoog. Echter, de meldkans op Texel is ook een stuk lager, wat samenhangt met het feit dat de waarnemingsintensiteit op Schiermonnikoog in de meeste jaren aanzienlijk hoger was dan op Texel. Mogelijk is de overleving op Texel onderschat. Dat zou kunnen verklaren waarom het populatie model wel een goede beschrijving geeft van het verloop in het aantal broedvogels op Schiermonnikoog, maar niet voor Texel. Daar liggen de met het model berekende

populatie aantallen sterk onder de werkelijk waargenomen aantallen broedvogels, wat kan kloppen met een overschatting van de mortaliteit.

De sterfte onder Scholeksters is hoog in strenge winters. Daarnaast is er sprake van een afname in de lokale overleving van adulten op Schiermonnikoog in milde en normale winters. De door van de Pol (2006) uitgevoerde berekeningen, waarbij niet alleen zichtmeldingen maar ook doodmeldingen worden gebruikt, wijzen erop dat de afname in lokale overleving veroorzaakt wordt door een toename van de emigratie van adulte dieren. Dergelijke berekeningen zijn niet gedaan voor de populatie op Texel. Dat betekent dat niet kan worden nagegaan of de lagere lokale overleving op Texel het gevolg is van hogere sterfte of hogere emigratie. Ook kan niet worden nagegaan of de sterfte van adulte dieren op Texel is toegenomen.

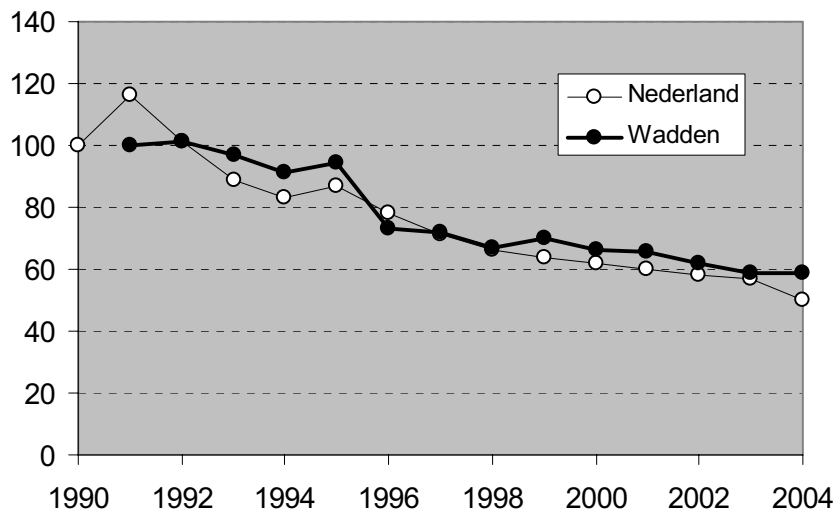
Behalve mortaliteit speelt ook het broedsucces een rol in de afname van de Scholekster. Dat broedsucces is afgenomen. Dit is significant voor Schiermonnikoog, maar niet significant voor Texel. Echter, er is wel een significante positieve correlatie tussen het jaarlijkse broedsucces in beide populaties. Een mogelijke verklaring vormen verslechtingen in het voedselaanbod dicht onder de kust waarvan de Scholeksters afhankelijk zijn tijdens de broedtijd. Het afnemende broedsucces kan in ieder geval niet verklaard worden door intensivering van de landbouw en vervroeging van de maaidatum, zoals het geval lijkt bij de in het binnenland van Friesland broedende Scholeksters (Hulscher & Verhulst 2003). Een alternatieve verklaring is dat een slecht voedselaanbod in de winter leidt tot een slechte conditie aan het einde van de winter en dat deze verlaagde conditie doorwerkt in een verlaagde reproductie. Hiervoor bestaan aanwijzingen (Oosterbeek *et al.* in prep.).

Op basis van de in het rapport gepresenteerde resultaten worden de volgende aanbevelingen gedaan:

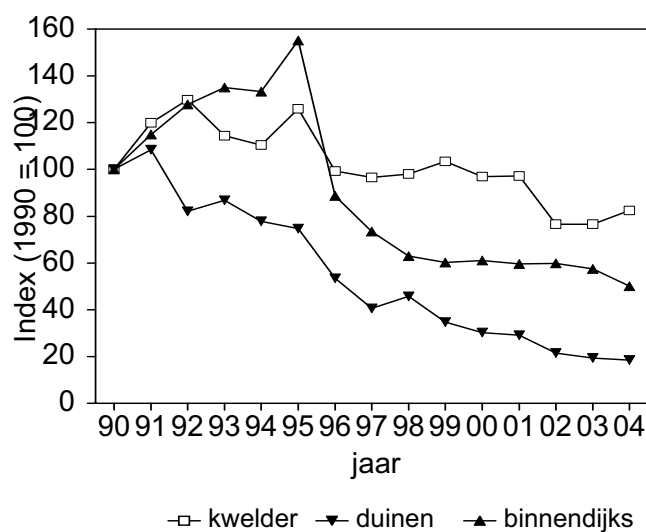
- Nieuwe analyses van mortaliteit in de populatie studie op Texel, waarbij niet alleen de zichtwaarnemingen worden gebruikt, maar ook de doodmeldingen.
- Proberen tot een schatting te komen van het historische verloop van het voedselaanbod in de Mok tijdens de broedtijd.
- Onderzoek naar de oorzaken van de achteruitgang in broedsucces.
- Opzetten van een onderzoeksprogramma aan soosvogels (adulte vogels zonder broedterritorium).
- Uitbreiding van het aantal populatie studies.

1 Inleiding

Nederland heeft een grote verantwoordelijkheid in de bescherming van de Scholekster *Haematopus ostralegus*. In de EBCC Atlas of Breeding Birds wordt het totaal aantal broedparen in Europa geschat op 200.000 – 300.000, waarvan meer dan 30% in Nederland broedt (Hagemeijer & Blair 1997). Het gaat slecht met de Nederlandse Scholeksters. Sinds 1990 is het aantal in Nederland broedende Scholeksters met 50% afgenomen (van Dijk *et al.* 2006; Figuur 1). Ongeveer een derde van alle Scholeksters in Nederland broedt in het Waddengebied en de afname van deze kustpopulatie loopt gelijk aan de afname van de Nederlandse broedpopulatie als geheel (van Dijk *et al.* 2006). Alleen al in de laatste tien jaar bedraagt de afname in de monitoringsgebieden van SOVON bijna 50% (Willems *et al.* 2005). Voor de periode 1998-2000 werd het aantal broedparen in het Waddengebied nog geschat op 39.000 paren (SOVON Vogelonderzoek Nederland 2002). Gezien de afname in de monitoringsgebieden, zou dit voor 2004 een schatting van ongeveer 30.000 paren opleveren. De afname is het sterkst in de duingebieden (Figuur 2). Het is bekend dat duingebieden een marginaal broedbiotoop zijn (Dijksen 1980). Het broedsucces is er laag omdat er in de duinen zelf weinig voedsel voor de jongen is te vinden en de oudervogels dus gedwongen zijn van elders vaak over grote afstand voedsel in te vliegen. Dat in een afnemende populatie de slechte habitats als eerste ontvolken is een algemeen verschijnsel bij vogels (Newton 1998). Het fenomeen dat de aantallen broedparen in goede habitats stabielier zijn dan in slechte habitats werd als eerste beschreven door Kluyver & Tinbergen (1953) en sinds die tijd wordt gesproken over het buffer effect.



Figuur 1. Trend in het aantal broedende Scholeksters in Nederland als geheel, en in het Waddengebied, op basis van monitoring gebieden van SOVON. Overgenomen uit van Dijk *et al.* (2006).



Figuur 2. Trend in het aantal broedende Scholekster in monitorings-gebieden van SOVON in de Waddenzee in 1990-2004, uitgesplitst naar habitat. Overgenomen uit Willems et al. (2005).

Wat is de oorzaak voor deze sterke achteruitgang? In een poging een antwoord op deze vraag te krijgen worden in dit rapport de gegevens geanalyseerd van twee intensief bestudeerde broedpopulaties van de Scholekster in het Waddengebied. Beide populatiestudies zijn in 1983 begonnen en vormen de twee langste ononderbroken meetreeksen aan reproductie en overleving van Scholekster populaties in Nederland. De metingen worden gebruikt om een eenvoudig populatie model te parameteriseren.

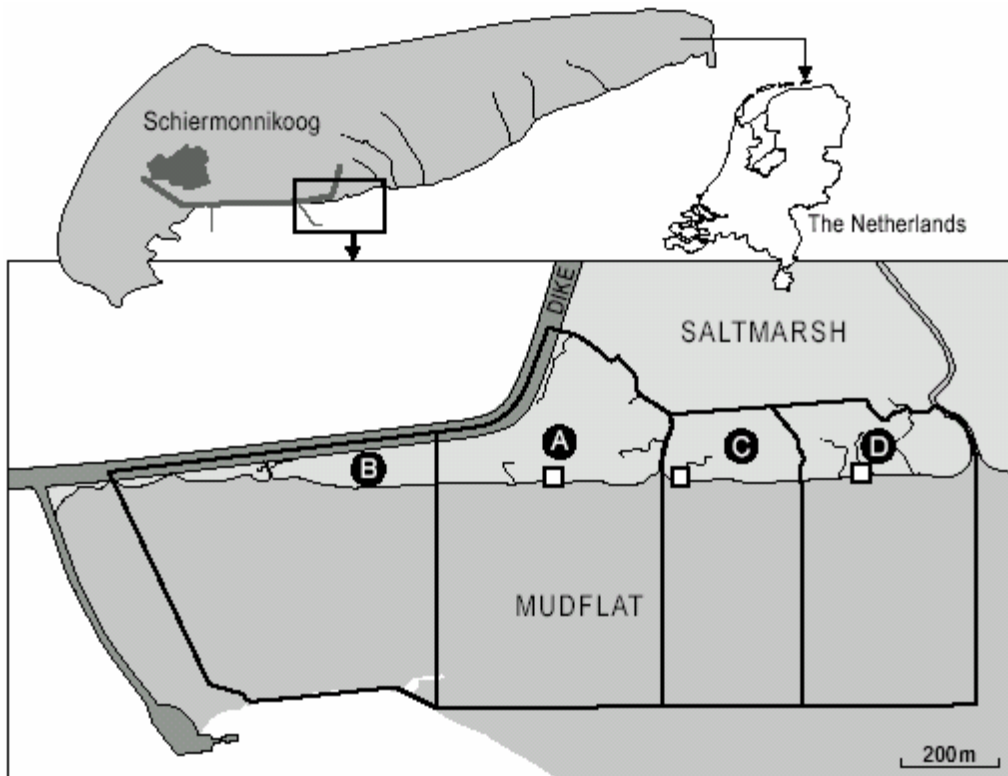
Noch de populatie studie op Schiermonnikoog, noch de populatie studie op Texel is oorspronkelijk begonnen om de oorzaken van populatie veranderingen te onderzoeken (zie Bijlage 1). De huidige continuering van de populatie studies is echter wel gebaseerd op die vraagstelling, mede vanwege de eerder genoemde dramatische afname in de aantallen Scholeksters. In deze rapportage zal daarom niet alleen aandacht worden besteed aan de oorzaken van de populatie afname, maar ook aan de vraag of de huidige populatie studies zodanig zijn opgezet dat er voldoende kans bestaat om de oorzaken van populatie veranderingen te achterhalen. Het rapport eindigt met een aantal aanbevelingen over nadere analyses van het bestaande materiaal alsmede de opzet van toekomstig onderzoek.

2 Methoden

2.1 Onderzoeksgebieden

2.1.1 Schiermonnikoog

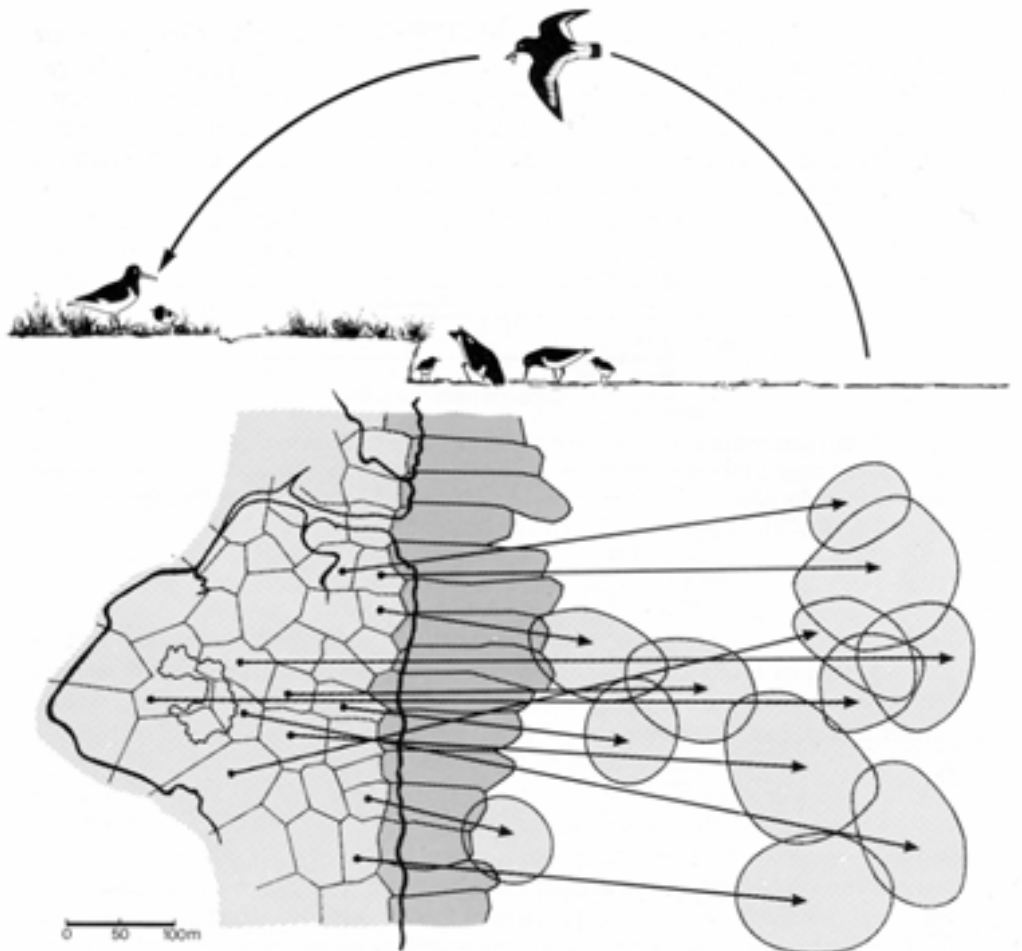
Het studie gebied op Schiermonnikoog ligt buitendijks en bestaat uit de kwelder waar de vogels broeden en aangrenzende wadplaten waar de vogels foerageren; zie Figuur 3. Het broedgedrag van alle broedvogels in het studiegebied wordt gevolgd en alle vogels zijn individueel gemerkt met kleurringen. In deelgebied A (Figuur 3) gebeurt dit vanaf 1984, in C vanaf 1985 en in deelgebieden B en D volledig vanaf 1992.



Figuur 3. Kaart van het onderzoeksgebied op Schiermonnikoog, inclusief de omgrenzing en de benaming van deelgebieden en de vaste locaties van een drietal observatiebuiten.

De Scholeksters gebruiken de hele kwelder als broedgebied, maar er is een opvallende tweedeling in de kwaliteit van de broedterritoria. De broedvogels op de kwelderrand (hokkers) hebben een direct aangrenzend voedselterritorium zodat ze met hun kuikens op het wad kunnen foerageren (Figuur 4). De resterende vogels, wippers, hebben een gescheiden broed- en voedsel territorium waardoor elke prooi

voor de kuikens apart ingevlogen moet worden (Figuur 4). Omdat dit voedseltransport kostbaar is produceren hokkers systematisch veel meer kuikens dan wippers (Ens *et al.* 1992).

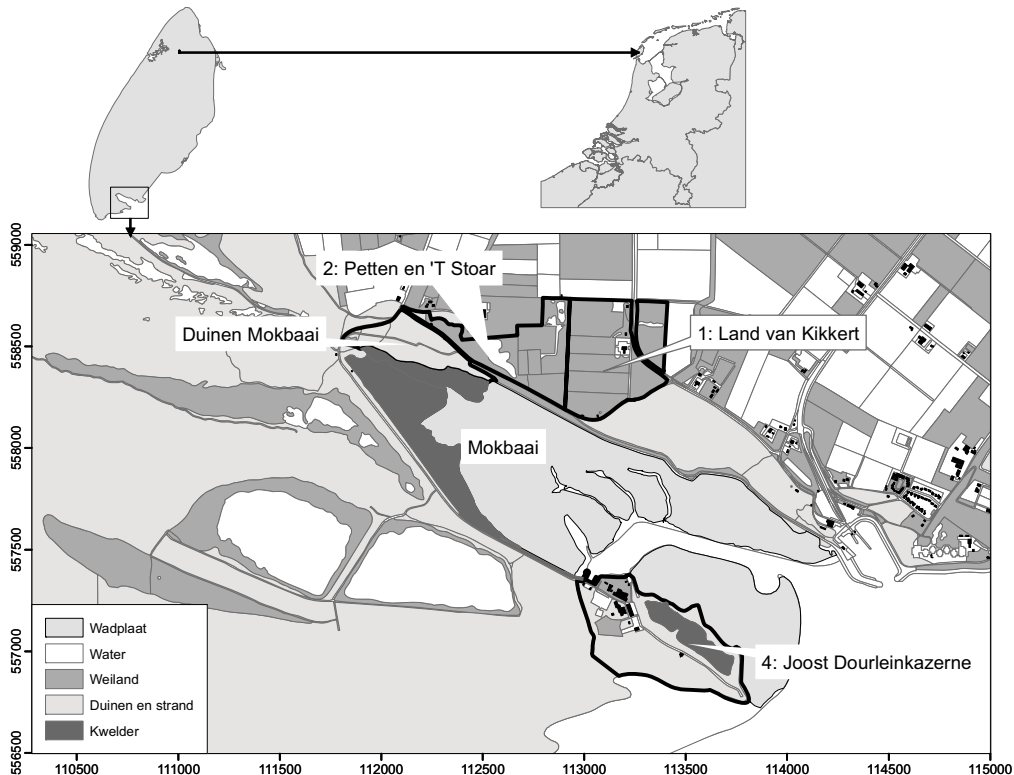


*Figuur 4. Schematische weergave van de ligging van de territoria in het onderzoeksgebied op Schiermonnikoog. In donkergrijs de vogels die een nestterritorium op de rand van de kwelder verdedigen en met hun jongen lopend het aangrenzende wad kunnen bereiken (hokkers). In lichtgrijs de vogels die verder op de kwelder broeden en heen en voor elke wadprooi die ze naar de jongen brengen een heel eind moeten vliegen (wippers). Overgenomen uit Ens *et al.* (1992).*

In 1997 heeft zich een grote kolonie Kokmeeuwen gevestigd in deelgebied A. Omdat Scholeksters niet in deze kolonie broeden ging dit ten koste van een aantal wipperterritoria. Verder zijn er in de loop van de studieperiode geen opvallende veranderingen op de kwelder opgetreden, anders dan een geleidelijk eroderende kwelderrand en een lichte verruiging van gebied A als gevolg van het stopzetten van de beweiding in de beginjaren van het onderzoek. Gebieden A, C en D zijn het hele broedseizoen afgesloten voor publiek en in gebied B vindt in praktijk bijna geen menselijke verstoring plaats. Gebieden C en D worden, op een zone van enkele meters vanaf de kwelderrand na, extensief begraasd door koeien vanaf half mei.

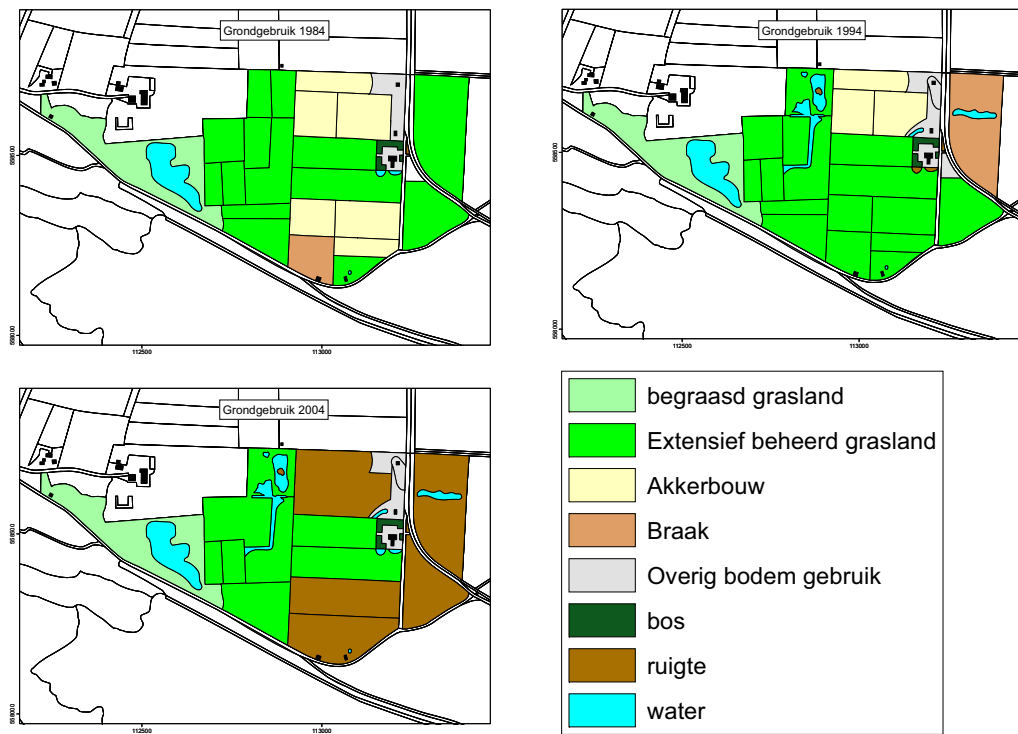
2.1.2 Texel

Op Texel wordt de populatiestudie uitgevoerd in drie deelgebieden rond de Mokbaai aan de zuidkant van het eiland; zie Figuur 5. In gebieden 1 (land van Kikkert) en 2 (Petten en 't Stoar) gebeurt dit continu vanaf 1983 en in gebied 4 (Joost Dourleinkazerne) van 1985 tot 1991 en vanaf 2000 tot heden. In alle gebieden is het grootste deel van de lokale broedvogels vanaf het begin van de studie individueel gemerkt met kleurringen.



Figuur 5. Geografische locatie en benaming van de onderzoekergebieden op Texel.

Gebied 1 ligt binnendijs op de landbouwgrond van het bedrijf van dhr. Kikkert. Het landgebruik van dit gebied is in de loop van de studie sterk veranderd. In het begin bestond het uit een combinatie van aardappel- en graanakkers en door schapen begraaft grasland, waarna het in de periode 1988-1992 geleidelijk verschoof naar vooral extensief beheerd grasland. Na 1994 is een groot deel van het gebied braak komen te liggen; zie Figuur 6. Dit permanent braakliggende land wordt lokaal in toenemende mate overgroeid door Harig Wilgenroosje *Epilobium hirsutum* (Figuur 7). Als gevolg daarvan wordt het gebied steeds minder geschikt als broedgebied voor Scholeksters.



Figuur 6. Verandering in het landgebruik in gebied 1 en 2 op Texel. Afgebeeld is het landgebruik in 1984, 1994 en 2004.



Figuur 7. Foto van het onderzoeksgebied op Texel, deelgebied 1 (land van Kikkert) op 24 juli 2005, genomen van de zeedijk in noordelijke richting. Foto Bruno Ens.

Het direct aan gebied 1 grenzend gebied 2 bestaat uit de door vereniging Natuurmonumenten beheerde vogelreservaten de Petten en 't Stoar. Het reservaat de Petten is een binnendijkse plas met een aantal eilandjes met rondom door schapen begraaasd grasland. Het reservaat 't Stoar bestaat uit extensief beheerd grasland. Aan het begin van de studie werd het in sommige jaren met schapen beweid, tegenwoordig wordt het slechts eenmaal per jaar (na 15 juli) gemaaid. In 1993 is aan de noordkant van dit gebied een tweede plas met eilanden aangelegd (het daarbij vrijkomende zand was nodig om de aan het onderzoeksgebied grenzend vuilnisbelt af te dekken).

Gebied 4 ligt op het terrein van de Joost Dourleinkazerne aan de zuidoost kant van de Mokbaai. Het kazerneterrein bestaat uit een gebouwencomplex met haven (recentelijk uitgebreid), een duingebied en een kwelder en wordt aan de oostkant afgeschermd door een bazaltdijk. Het hele terrein wordt door broedende Scholeksters gebruikt maar de hoogste dichtheid wordt bereikt op de kwelder met de aan de wadkant grenzende strandrug en de aan de landkant grenzende stuifdijk. Geen van de gebieden op Texel is tijdens het broedseizoen vrij toegankelijk voor publiek.

2.2 Broedvogel aantallen en reproductie

Scholeksters zijn langlevend met een sterke plaatstrouw. De soort is zowel sociaal als genetisch monogaam en beide partners zijn actief in de verdediging van het territorium en bij de zorg voor de eieren en de kuikens (Ens *et al.* 1996a; Heg *et al.* 1993; Safriel *et al.* 1996). Een uitvoerige beschrijving van het veldwerk wordt gegeven door Heg & van der Velde (2001). Hieronder een schets op hoofdlijnen.

Om het aantal broedende Scholeksters te bepalen worden jaarlijks alle territoria aan het begin van het broedseizoen gekarteerd. Veranderingen in het broedvogelbestand, door sterfte, partnerwisselingen en nieuwe vestigingen worden het hele broedseizoen bijgehouden.

Op Schiermonnikoog gebeurt dit systematisch voor alle deelgebieden sinds 1992. Het totale aantal hokker- en wipberterritoria in de jaren daarvoor werd bepaald door missende tellingen voor deelgebieden te interpoleren. Op Texel vindt de gebiedsdekkende kartering van territoria (inclusief de paren waarvan nooit eieren worden gevonden) plaats sinds 1996 en daarom is er in sommige gevallen voor gekozen om de populatieomvang niet uit te drukken in aantallen broedparen maar in aantallen eerste legsel. Omdat niet altijd van alle broedparen een legsel wordt gevonden betekent dit in het algemeen een onderschatting van het aantal broedparen.

Scholeksters leggen tussen de 1 en 4 eieren per legsel. De eieren worden met een gemiddeld interval van 28 uur gelegd (Heg & van der Velde 2001). Broeden start na het leggen van het laatste ei en duurt gemiddeld 27 dagen tot de uitkomst van het legsel. De predatie van eieren is tijdens de legfase erg hoog (Ens 1991; Verboven *et al.* 2001). Als het eerste deel van een legsel verloren gaat worden de resterende eieren over het algemeen in een nieuwe nestkom gelegd. Scholeksters die hun bebroede

legsel vroeg in het seizoen verliezen beginnen na gemiddeld tien dagen met een tweede legsel.

Alle broedterritoria worden vanaf eind april met een interval van maximaal 3 dagen systematisch afgezocht op nieuwe nesten¹. Als een nest gevonden is worden de eieren individueel gemeten en gemerkt met een watervaste stift. Het overgrote deel van de nesten wordt tijdens de legfase gevonden. Van nesten die later gevonden worden, wordt de legdatum alsnog geschat aan de hand van een drijfpest (Texel) of het soortelijk gewicht van de eieren (Schiermonnikoog). Beide tests berusten op het principe dat het volume van een ei niet verandert tijdens het broeden, maar dat het gewicht door verdamping en metabolisme van het embryo continu afneemt. Dit betekent dat het soortelijk gewicht afneemt en zelfs zodanig dat een lang bebroed ei gaat drijven. Voor meer details zie Bijlage 2. Van bijna alle broedpaartjes werd een 1^e legsel gevonden. De resterende paartje maakten wel nestkuiltjes en waarschijnlijk werden de eieren voor de vondst van het nest gepreedeerd, maar zeker is dit niet. Zoals reeds eerder genoemd is de predatie van eieren zeer hoog tijdens de eileg (Ens 1991).

Na de vondst worden de nesten regelmatig gecontroleerd om het lot van de eieren te volgen. Rond de te verwachten uitkomstdatum van de eieren worden de nesten extra intensief gecontroleerd om het uitkomst succes van de eieren te bepalen.

Na uitkomst van de nesten worden de territoria regelmatig gecontroleerd op aanwezigheid van kuikens totdat de kuikens na gemiddeld 34 dagen vliegvlug zijn en het broedterritorium verlaten (Heg & van der Velde 2001). Na 5-10 dagen krijgen de kuikens een metalen ring van de Ringcentrale. Kuikens die na 3 weken nog in leven zijn worden gemeten en individueel gemerkt met kleurringen.

De in de resultaten gepresenteerde overleving van eieren en kuikens is alleen gebaseerd op 1^e legfels. De totale kuikenproductie per broedpaar is gebaseerd op alle broedpogingen.

2.3 Kleurmerken

Het individueel herkenbaar zijn van de Scholeksters is van groot belang voor het onderzoek. Het systeem dat op Schiermonnikoog wordt gehanteerd stamt af van het systeem dat in de jaren zeventig en tachtig door Leo Zwarts langs de Friese kust werd gehanteerd voor Scholeksters en Wulpen. Er is een duidelijk verschil met het systeem op Texel en dat laatste systeem is weer de basis van het systeem dat is gehanteerd in het door STW betaalde verstoringsonderzoek, waarbij op allerlei plaatsen in de Waddenzee overwinterende Scholeksters zijn gevangen in de jaren negentig. Beide systemen worden hieronder beschreven.

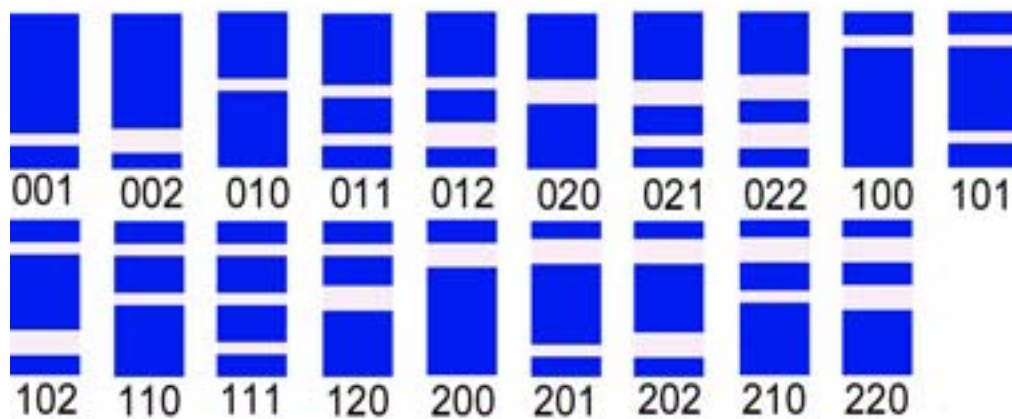
¹ In sommige jaren was het zoekinterval op Texel hoger tot maximaal een week.

2.3.1 Schiermonnikoog

De Scholeksters op Schiermonnikoog zijn gemerkt met een code-ring met horizontale bandjes die in breedte kunnen variëren (Figuur 8). Naast de code-ring hebben de dieren ook één of twee kleurringen. In het laatste geval bevinden de beide kleurringen zich aan hetzelfde deel van de poot. Er zijn zes verschillende combinaties mogelijk van code-ring (die altijd om de tarsus wordt gedaan) en de kleurring(en):

- 1: kleurring linksboven, code-ring linksonder
- 2: kleurring linksboven, code-ring rechtsonder
- 3: kleurring linksonder, code-ring rechtsonder
- 4: kleurring rechtsonder, code-ring linksonder
- 5: kleurring rechtsboven, code-ring linksonder
- 6: kleurring rechtsboven, code-ring rechtsonder

De door Jan van de Kam gemaakt foto op de kaft betreft het paartje WR201Y4 (mannetje) en WR120Y4 (vrouwtje).



Figuur 8. Streepjescode zoals die wordt gehanteerd op de code-ringen die gebruikt worden in het populatie onderzoek aan de Scholeksters op Schiermonnikoog. Behalve de streepjescode is ook de basiskleur van de ring en de kleur van de streepjes belangrijk.

2.3.2 Texel

Aan de tarsus (onderloopbeen) van de vogels zijn de kleurringen bevestigd zodat individuen te onderscheiden zijn. Er zijn hierbij twee methoden:

- Methode 1: Om zowel de linker als rechter tarsus een kleurcodering met inscriptie (Figuur 9).
- Methode 2: Om of de linker of de rechter tarsus een kleurcodering met inscriptie met daaronder een smalle kleurring (Figuur 9).

Beide methoden worden genoteerd met vier letters. Voor methode 1 begin je met de linkerpoot; de kleur van de kleurring gevolgd door de letter van de inscriptie, en vervolgens hetzelfde voor de rechterpoot. De kleuren worden afgekort tot de eerste

letter in het Engels (anders worden Geel en Groen dezelfde letter). De gebruikte kleuren zijn :White, Yellow, Orange met zwarte inscriptie en Red en Green met een witte inscriptie. De gebruikte letters zijn: A, B, C, E, H, J, K, L, N, P, Q, S, T, Y, Z. Letters die te veel op elkaar lijken worden niet gebruikt.

Bij methode 2 wordt de code op de volgende manier genoteerd: eerst een code voor het been waar de kleurring omzit (L of R), vervolgens de kleur van de ring met de letter (White, Yellow, Red, Green, Orange,) de letter op de ring (A, B, C, E, H, J, K, L, N, P, Q, S, T, Y, Z) en als laatste de kleur van de onderste ring (White, Yellow, Red, Green, Orange, Black).



Figuur 9. Tekening van de twee manieren waarop Scholeksters op Texel individueel worden gemarkeerd. Links methode 1; rechts methode 2.

In onderstaand schema is te zien wanneer bij welke vogels de bovenstaande methode is gebruikt.

Periode	Leeftijd	Methode
Winter 1983	Adult en Sub-adult	Methode 1
Vanaf voorjaar 1983 t/m 2001	Alle leeftijden	Methode 2
Vanaf voorjaar 1986 t/m 2001	Kuikens	Methode 1
Vanaf januari 2002	Alle leeftijden	Methode 1

2.4 Opslag van de data

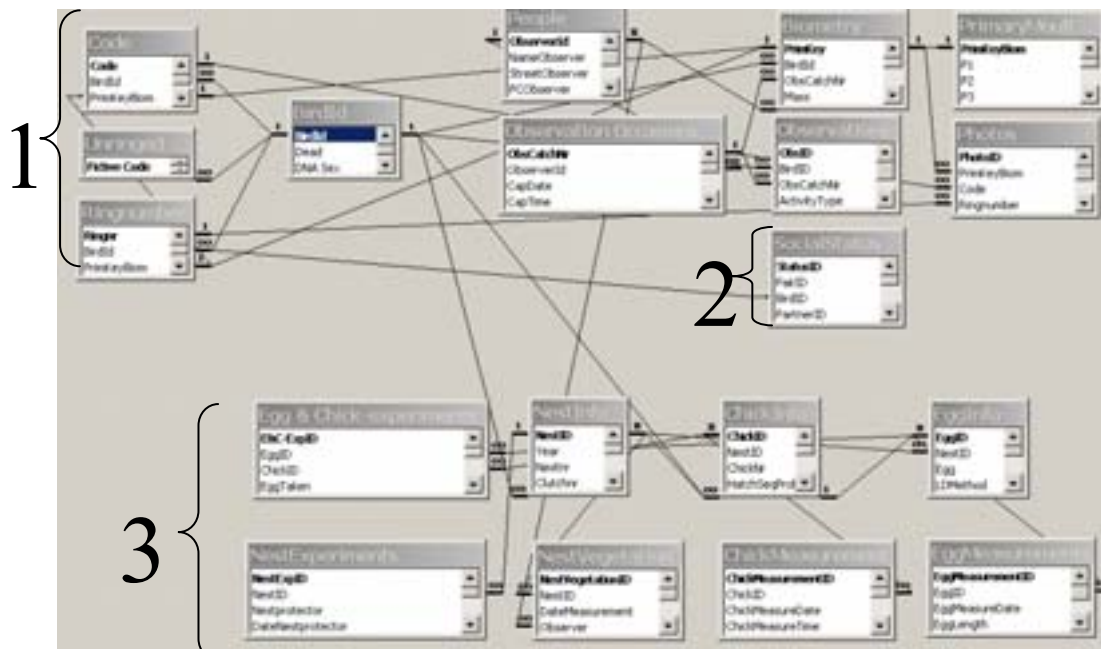
2.4.1 Schiermonnikoog

De Access database is opgedeeld in 3 hoofddelen (Figuur 10):

1. De basis van de database is de vangst en waarnemingen gedeelte. Elke vogel krijgt bij vangst een fictief nummer (tabel **birdid**) toegewezen dat wordt gekoppeld aan een ringnummer (tabel **ringnumber**) en kleurcode (tabel **code**). Vangsten (tabellen **biometry**, **moult**, **photos**, **blood**) en observaties (losse waarnemingen, terugmeldingen, en gestandaardiseerde observaties) zijn hieraan gekoppeld. Aan de hand van deze gegevens kunnen we overleving bepalen, leeftijden van individuen, geslachten, en veranderingen in biometrie (gewichten en morfologie).

2. Het tweede gedeelte is de burgerlijke stand (tabel **SocialStatus**). In deze tabel staat voor elk individu voor elk jaar of hij een broedterritorium had of niet, welk broedterritorium en met wie dit individu gepaard was.
3. Het derde gedeelte bestaat uit de broedgegevens. Van elk nest (tabel **NestInfo**) is de plek, ouders, genoteerd. Daarnaast is per ei (tabel **EggInfo**) en per kuiken (tabel **ChickInfo**) het succes bijgehouden en zijn er eventuele herhaalde metingen aan eieren (tabel **EggMeasurements**) en kuikens (tabel **ChickMeasurements**). Hieruit zijn alle reproductieve parameters (legdatum, ei-overleving, kuikenoverleving, groei van kuikens etc.) te destilleren. Daarnaast is per nest, kuiken en ei bijgehouden of er experimentele manipulaties zijn geweest.

Er is ook nog een aparte database met jaarlijkse tellingen van Scholeksters en veel gegevens over omgevingsparameters (waterstanden, weergegevens, etc.).



Figuur 10. Versimpelde weergave van de Scholekster Schiermonnikoog database (ssc_oyc). Alleen de hoofdtabellen zijn weergegeven.

2.4.2 Texel

Alle verzamelde data van het broedseizoen worden uiteindelijk ingevoerd in de database van deze populatiestudie; in de wandelgangen STEX (Scholekster TEXel) genoemd. Dit is een relationele database in Access waarin alle gegevens vanaf 1983 zijn opgeslagen.

De basis van deze database is de tabel **Individuegegevens**. Dit is te vergelijken met het bevolkingsregister van een gemeente. Elk individu staat er in met die gegevens die maar 1 keer bepaald worden. Het gaat hier om de eerste ringdatum, de leeftijd op het moment van ringen, indien als kuiken geringd het geboortjaar, de sexe van het

individu, en uiteindelijk indien het individu gevonden wordt de datum waarop hij dood gevonden is. Belangrijke tabellen die hieraan gekoppeld zijn, zijn de **kleurcode** en de **ringen** tabel waarin geregistreerd is wie welk ringnummer en kleurcode heeft. Alle biometrische gegevens die genomen worden tijdens de vangst van een individu worden opgeslagen in de **biometrie** tabel.

De waarnemingen van kleurcodes worden ingevoerd in de **waarnemingen** tabel; een tabel met al meer dan 26000 records. Veel waarnemingen hebben betrekking op lokaal broedende Scholeksters; maar ook individuen die hier geringd zijn en uitzwerven naar elders worden door externe waarnemers teruggemeld. Vrijwel altijd hebben deze waarnemingen betrekking op het waddengebied of Noord Holland.

De terugmeldingen via het vogeltrekstation die betrekking hebben op dood gevonden scholeksters en soms op afgelezen metalen ringnummers staan in de tabel **Alu-waarnemingen**.

De overige tabellen hebben betrekking op het broedseizoen met als basistabel **Nestsucces**. Hierin staan alle gegevens per nest; de ouders, het aantal eieren, de legdatum en verwachte uitkomstdatum, en gegevens over het 'succes'; hoeveel eieren zijn uitgekomen en hoeveel kuikens er vliegvlug zijn geworden.

2.5 Statistische analyses van o.a. overleving

De overlevingsberekeningen van adulte vogels zijn gebaseerd op zichtwaarnemingen tijdens het broedseizoen van individueel gemerkte vogels. Omdat een dergelijke analyse geen onderscheid kan maken tussen overleving en permanente emigratie, is er voor gekozen om deze analyse alleen op broedvogels te baseren. Scholeksters die zich eenmaal ergens gevestigd hebben als broedvogel zijn zeer plaatstrouw (Ens *et al.* 1996a). Er zijn uit de populatiestudies op Schiermonnikoog en Texel geen gevallen bekend van lokale broedvogels die zich later elders hebben gevestigd.

Overlevingsberekeningen van juveniele vogels, van uitvliegen tot het volgende broedseizoen, zijn gebaseerd op doodmeldingen van op Schiermonnikoog geringde kuikens. De doodmeldingen zijn verzameld door de Nederlandse ringcentrale.

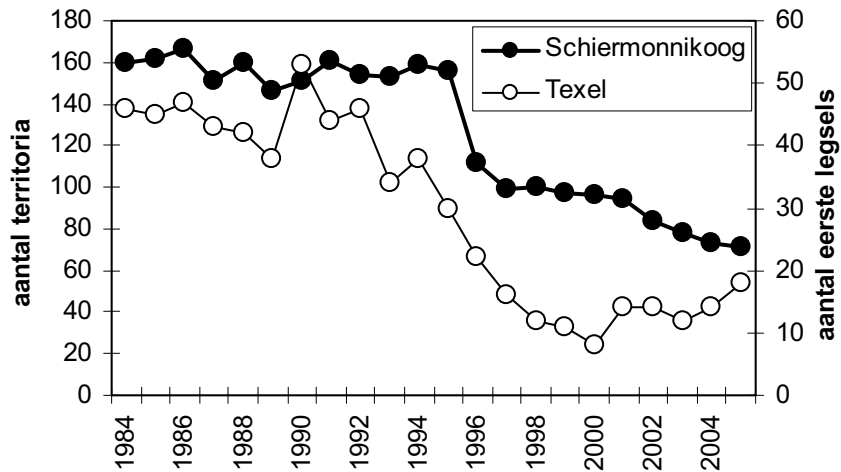
Alle overlevingsberekeningen zijn uitgevoerd in het computerprogramma MARK (Cooch & White 2005). De overlevingsanalyses worden in detail besproken in Bijlage 3.

Alle overige statische analyses werden uitgevoerd in het statische programma SPSS (Norusis 2004).

3 Resultaten

3.1 Omvang broedpopulatie

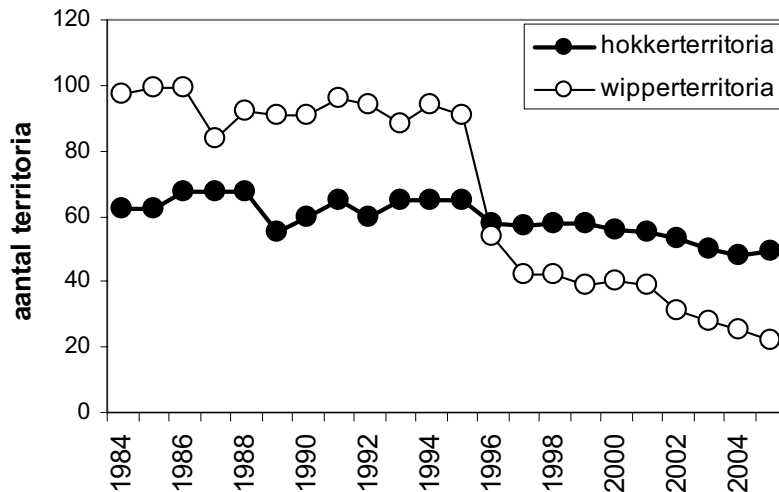
In Figuur 11 is het verloop van het aantal broedvogels over de jaren voor beide populaties afgebeeld. Beide populaties waren de eerste jaren redelijk stabiel, waarna ze sinds midden jaren '90 in aantal halveerden. Op Schiermonnikoog zette deze daling dramatisch in na de strenge winter van 1995-'96 waarin relatief veel Scholeksters zijn omgekomen. Op Texel lijkt de daling wat geleidelijker en eerder te zijn begonnen. In de populatie op Texel vindt de laatste jaren een licht herstel plaats, terwijl de aantallen op Schiermonnikoog nog steeds afnemen.



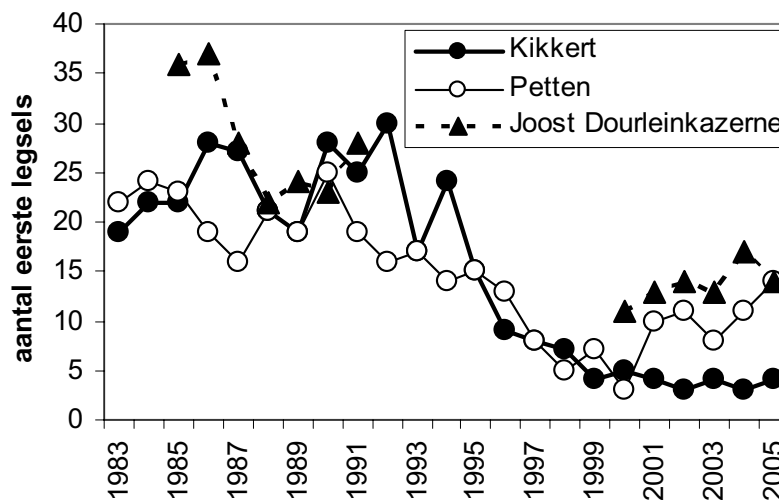
Figuur 11. Aantallen Scholekster broedterritoria op Schiermonnikoog en aantal 1^e legfels op Texel (alleen gebied 1 en 2) sinds 1984

Op Schiermonnikoog is de negatieve trend veel sterker in de lage kwaliteit wipperterritoria dan in de hoge kwaliteit hokkerterritoria (Figuur 12).

In de populatie op Texel is de afname het sterkst in gebied 1, het land van Kikkert (Figuur 13). In gebied 2 en 4, de Petten en de kwelder van de Joost Dourleinkazerne lijkt de populatie na een sterke terugval in de tweede helft van de jaren 90 nu weer toe te nemen. Dit verschil in ontwikkeling is goed te verklaren uit het feit dat sinds het begin van het onderzoek gebied 1 (het land van Kikkert) sterk verruigd is en steeds minder aantrekkelijk is geworden als broedgebied (zie Figuur 6 en Figuur 7). De laatste jaren hebben zich in dit gebied geen nieuwe Scholeksters gevestigd en er broeden nu alleen nog een paar hele oude Scholeksters die daar al jaren broeden. De kwaliteit van de andere broedgebieden is niet zichtbaar veranderd.



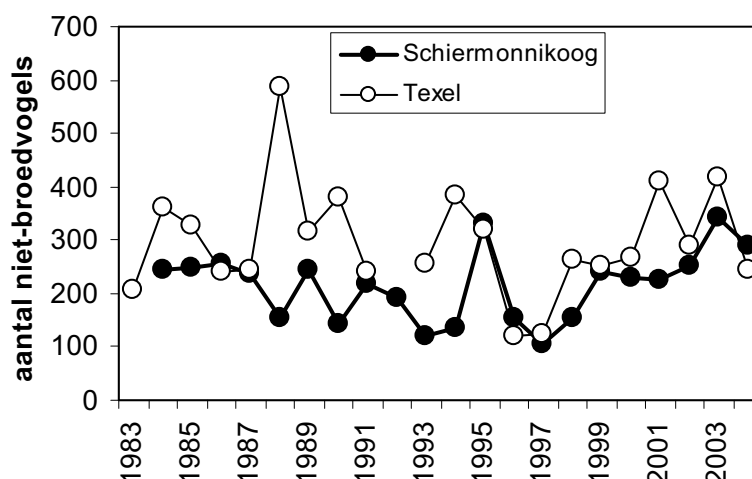
Figuur 12. Ontwikkeling van de aantallen hokker en wipper territoria op Schiermonnikoog



Figuur 13. Verloop in het aantal eerste legfels op Texel, opgesplitst in drie studiegebieden: 1 Kikkert, 2 Petten & Stoar en 3 de kwelder van de Joost Dourleinkazerne.

In dezelfde periode vond er op beide eilanden geen afname plaats bij de niet-broedvogels (Figuur 14). Op Schiermonnikoog werden de aantallen niet-broedvogels geteld op de sozen en hoogwatervluchtplaatsen in mei en juni en volgens een vaste verdeelsleutel toegerekend aan het studiegebied². Op Texel werden de laagwater-tellingen van de Mok in de periode 10 mei tot 10 juni gebruikt als schatting van het totaal aantal niet-broedvogels. Dit zal een overschatting zijn omdat in die periode ook broedvogels naar de Mok blijven komen om voedsel te zoeken.

² Uitgangspunt was de fractie van de totale broedpopulatie op Schier, die in het onderzoeksgebied tot broeden kwam



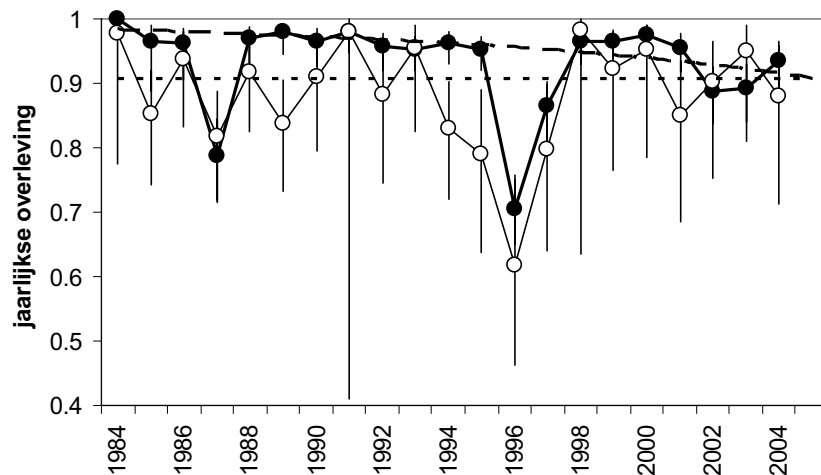
Figuur 14. Aantallen niet-broedvogels 'behorende bij de studie-populatie (zie tekst)' in mei op beide eilanden. Op Schiermonnikoog zijn de aantallen gebaseerd op hoogwatervluchtplaats tellingen, op Texel op tellingen foeragerende vogels in de Mokbaai.

3.2 Overleving

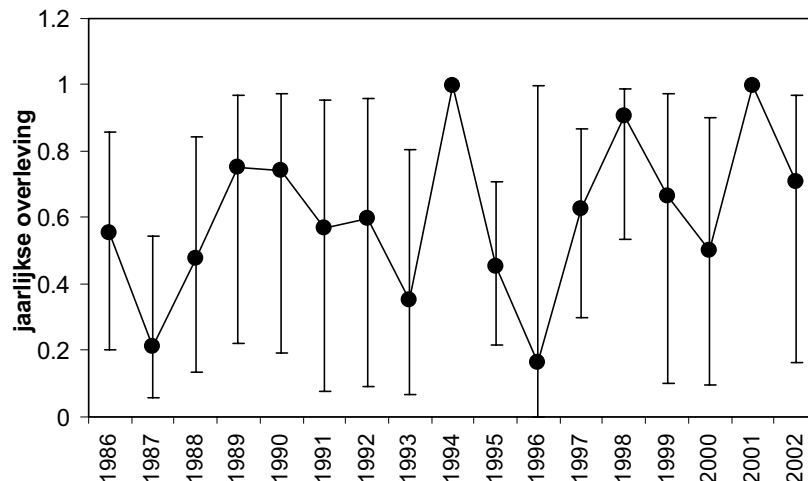
In Figuur 15 is de jaarlijkse lokale overleving van de broedvogels van beide populaties weergegeven. Opvallend is het initiële grote verschil tussen Schiermonnikoog en Texel dat in de loop van de onderzoeksperiode minder lijkt te worden (Schiermonnikoog gemiddeld 92.5%, Texel 87.8%, $X^2 = 24.027$, $df = 1$, $P < 0.0001$). De strenge winters van 1986-87, 95-96 en 96-97 hebben zowel op Schiermonnikoog als Texel een sterk negatief effect op de lokale overleving. In jaren met milde winters treedt in de loop van de jaren een daling van de overleving in de Schiermonnikoog populatie op (gemiddeld 0.33% per jaar, $X^2 = 22.841$, $df = 1$, $P < 0.0001$; zie Figuur 15). Op Texel blijft de overleving in deze jaren relatief laag maar constant.

De 1^e jaars overleving, van uitvliegen tot eind van de volgende zomer, is voor de op Schiermonnikoog in de periode 1985 – 2001 geboren kuikens weergegeven in Figuur 16. Na 2001 zijn er te weinig kuikens groot geworden om een schatting van de overleving te kunnen doen. De schattingen tonen een grote jaarlijkse variatie. De 95% betrouwbaarheids intervallen zijn echter ook groot. Er zijn daarom geen betrouwbare indicaties voor veranderingen in 1^e jaars overleving in de loop van de studieperiode.

De gegevens van Schiermonnikoog en Texel waren niet toereikend om jaarlijkse overleving van subadulte Scholeksters te berekenen. De resultaten van de overlevingsberekeningen worden in meer detail besproken in Bijlage 3.



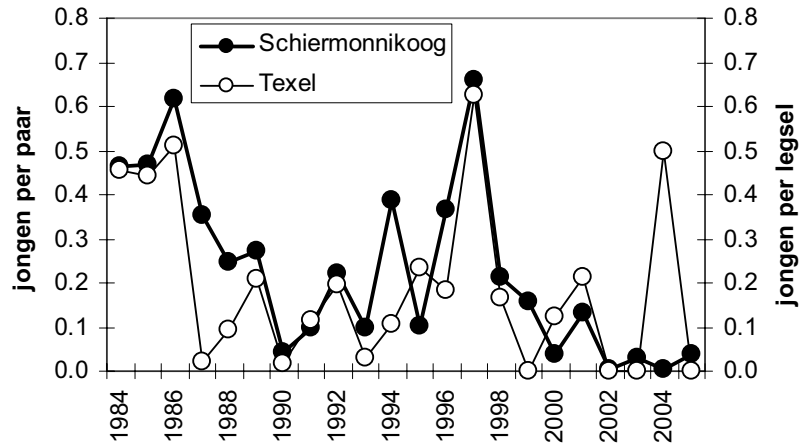
Figuur 15. De jaarlijkse overleving van broedvogels (\pm 95% betrouwbaarheids interval) in de studiegebieden op Schiermonnikoog en Texel. De lijnen geven de trend in overleving in jaren met milde winters aan. Gestreept is Schiermonnikoog, gestippeld is Texel.



Figuur 16. De jaarlijkse overleving van vliegvlugge kuikens tot het eind van de volgende zomer (\pm 95% betrouwbaarheids interval). Alle kuikens zijn in het studiegebied op Schiermonnikoog geringd. Bij jaar t is de overleving van jaar $t-1$ naar jaar t weergegeven.

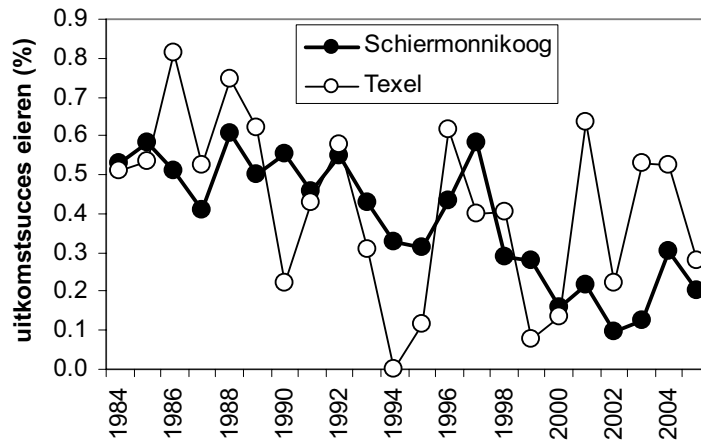
3.3 Reproductief succes

Na een aantal goede broedseizoenen op rij, met een productie van rond de 0,5 kuikens per paar, tijdens de eerste jaren van deze populatie studies, is het reproductief succes sterk afgenomen om in beide populaties nog maar een paar keer boven de 0,4 kuikens per jaar te komen (Figuur 17). De laatste 6 broedseizoenen zijn op Schiermonnikoog dramatisch slecht verlopen. Op Texel was er in 2004 na lange tijd weer een goed broedseizoen. Door bijzonder lage grondwaterstanden in gebied 1 en 2 konden de vogels de deels drooggevallen sloten in het broedgebied als additioneel foerageergebied gebruiken.



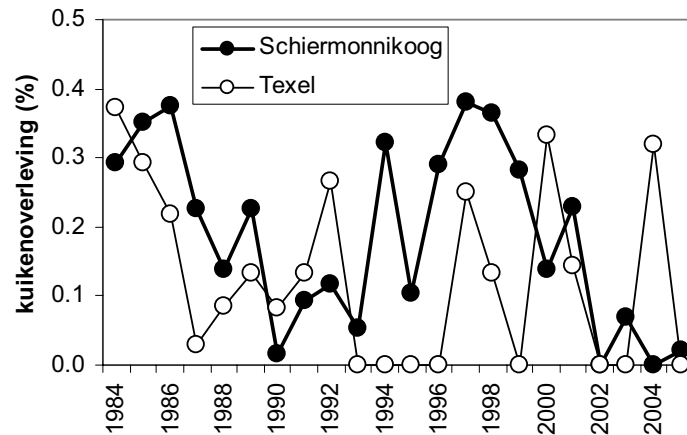
Figuur 17. Broedsucces in gemiddelde aantallen vliegvlugge jongen per paar (Schiermonnikoog) of gemiddeld aantal vliegvlugge jongen per 1^e legsel (Texel) vanaf 1984. De Texel gegevens zijn exclusief de Joost Dourleinkazerne.

Als we in meer detail naar de reproductie kijken blijkt het uitkomstsucces van de eieren op Schiermonnikoog sterk te zijn teruggelopen van gemiddeld 52% in de jaren tachtig naar 18% in deze eeuw (Figuur 18, $R^2 = 0.65$, $t = -6.29$, $P < 0.001$). Op Texel vinden we een vergelijkbare trend, maar met veel meer spreiding en niet significant (Figuur 18, $R^2 = 0.09$, $t = -1.78$, $P < 0.1$).



Figuur 18. Uitkomstsucces van de eieren op Texel en Schiermonnikoog tussen 1984 en 2005. De Texel gegevens zijn exclusief de Joost Dourleinkazerne.

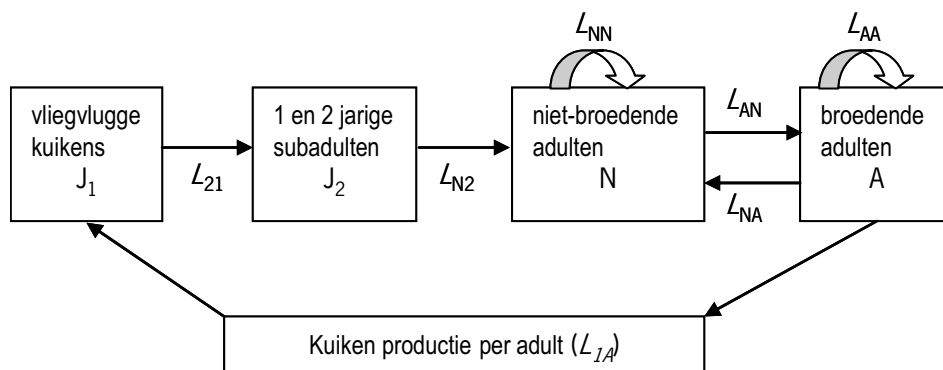
De overleving van de jongen van uitkomst tot vliegvlug is over de jaren zeer variabel, maar is vooral op Schiermonnikoog de laatste jaren zeer laag (Figuur 19). Dit wordt deels veroorzaakt door overstromingen van het broedgebied tijdens het late broedseizoen, waarvan de frequentie de laatste jaren sterk is toegenomen. Dit is slechts een deel van de verklaring aangezien de overstromingen in veel jaren plaatsvonden op een moment dat de meeste eieren en kuikens al verdwenen waren (van de Pol 2006).



Figuur 19. Kuiken overleving van uitkomst tot vliegvlug als functie van de tijd op Texel en Schiermonnikoog. De Texel gegevens zijn exclusief de Joost Dourleinkazerne.

3.4 Populatie model

Om de invloed van de lokale reproductie en overleving op de ontwikkelingen van de studiepopulaties te kunnen begrijpen is gebruik gemaakt van een door Hagens & Ens ontwikkeld Leslie-matrix populatiemodel (Bijlage 4). De structuur van dit model is weergegeven in onderstaande Figuur 20:



Figuur 20. Overzicht van het Leslie-matrix populatiemodel. De 4 categorieën vogels zijn weergegeven in blokken. De verbindende pijlen geven de jaarlijkse transitie kansen aan.

Het model verdeelt de lokale zomerpopulatie in vier discrete categorieën: vliegvlugge kuikens, 1 en 2 jaar oude onvolwassen vogels, volwassen niet-broedvogels en broedvogels. Aan de hand van de jaarlijkse transitiesnelheden kunnen vogels van categorie veranderen. De in dit model gedefinieerde transitiesnelheden zijn:

- De jaarlijkse kuikenproductie per broedvogel (L_{1A}).
- De overleving van vliegvlugge kuikens tot de volgende zomer (L_{21}).
- De overleving van 1 jaar oude subadulten tot 3 jaar oude adulten ($L_{N2} = (\text{overleving})^2$).
- De vestigingskans als broedvogel (L_{AN}).

- De kans dat een niet-broedvogel het volgende jaar in dezelfde categorie blijft ($L_{NN} = \text{overleving} - L_{AN}$).
- De kans dat een broedvogel zijn territorium verliest (L_{NA}).
- En de kans dat een broedvogel het volgende jaar weer broedvogel is ($L_{AA} = \text{overleving} - L_{NA}$).

Een Leslie matrix met constante parameters kent in feite maar twee uitkomsten: óf de populatie groeit met een constante snelheid, óf de populatie neemt af met een constante snelheid (de kans op een zodanige combinatie van parameter waarden dat de populatie precies constant blijft is verwaarloosbaar klein). Naast een voorspelling over de omvang van deze populatie groeisnelheid (λ), levert dit model ook inzicht in de gevoeligheid van λ voor veranderingen in elk van de demografische parameters en daarmee het relatieve belang van de verschillende demografische parameters (zie Bijlage 4).

Voor beide populaties is het model toegepast op een vroege en een late periode: Periode 1 van 1984 tot en met 1994 waarin de populaties redelijk stabiel waren en periode 2 van 1995 tot en met 2005 waarin beide populaties sterk afnamen (zie Figuur 11). De transitiesnelheden voor beide periodes zijn voor beide populaties weergegeven in Tabel 1.

Tabel 1. Schattingen van de parameters in het populatie model voor de intensief bestudeerde Scholekster populaties op Texel en Schiermonnikoog in twee verschillende tijdsperiodes.

	Schiermonnikoog 84 - 94	Schiermonnikoog 95 - 05	Texel 84 - 94	Texel 95 - 05
L_{1A}	0.149	0.079	0.100	0.093
L_{21}	0.548	0.548	0.548	0.548
L_{N2}	0.904	0.815	0.801	0.716
L_{AN}	0.144	0.144	0.144	0.144
L_{NN}	0.807	0.759	0.751	0.702
L_{NA}	0.039	0.039	0.039	0.039
L_{AA}	0.912	0.864	0.856	0.807

Bij gebrek aan beschikbare gegevens voor de Texel studie zijn L_{21} , L_{AN} en L_{NA} gebaseerd op de populatiestudie van Schiermonnikoog. Daarbij is het zo dat L_{21} en L_{AN} niet zijn berekend voor beide periodes afzonderlijk, maar voor de gehele periode. L_{NA} is iteratief geschat uit de gemiddelde vestigingsleeftijd (6.8 ± 0.3 jaar, $n=55$). De in de schatting van L_{AA} en L_{NN} gebruikte overlevingsgetallen zijn voor Schiermonnikoog respectievelijk 95.1% en 90.3% en voor Texel 89.5% en 84.6% (zie Bijlage 3).

De door het model voorspelde jaarlijkse verandering in populatie omvang (λ) en gevoeligheid van het model voor de transitie kansen zijn weergegeven in Tabel 2. Bij de gegeven parameterisatie blijkt het model vooral gevoelig voor parameters die sterk

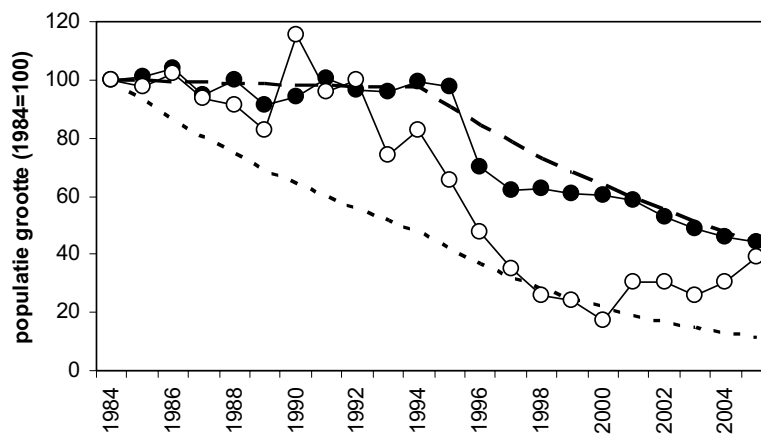
verband houden met de overlevingskans van adulte vogels (L_{AA} en L_{NN}). Dit is niet verwonderlijk gegeven het feit dat de Scholekster een langlevende soort is.

Tabel 2. Schatting van de populatiegroei (λ) en de gevoeligheid van de modelparameters voor kleine veranderingen in de parameterwaarden zoals weergegeven in Tabel 1.

	Schiermonnikoog 84 - 94	Schiermonnikoog 95 - 05	Texel 84 - 94	Texel 95 - 05
λ	0.997	0.931	0.929	0.878
L_{1A}	0.235	0.149	0.139	0.095
L_{21}	0.064	0.021	0.025	0.016
L_{N2}	0.039	0.014	0.017	0.012
L_{AN}	0.373	0.183	0.193	0.139
L_{NN}	0.301	0.605	0.601	0.743
L_{NA}	0.476	0.372	0.355	0.287
L_{AA}	0.646	0.815	0.804	0.863

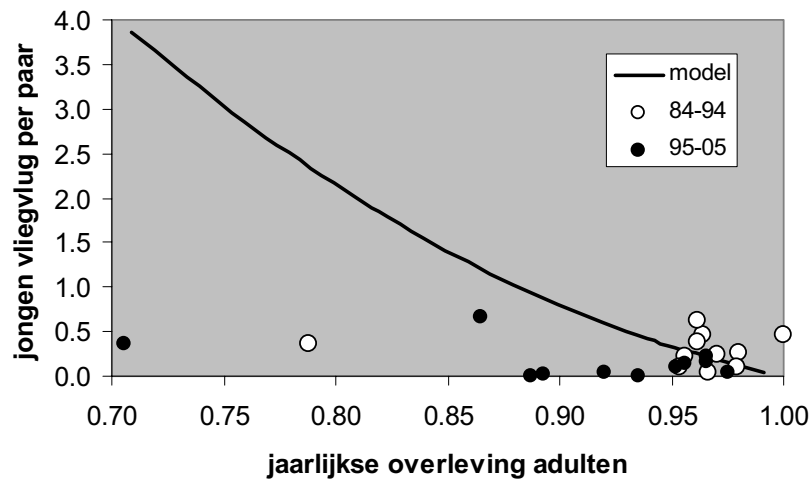
In Figuur 21 is de werkelijke en de door het model voorspelde verloop van de broedvogelpopulaties afgebeeld. De voorspelling voor Schiermonnikoog komt goed overeen met de werkelijkheid maar voor Texel is dat niet zo. Volgens het model zou de populatie op Texel, vooral in de eerste 11 jaar, veel sterker teruglopen dan in werkelijkheid.

De gevoeligheidsanalyse in Tabel 2 geeft aan dat de transitie kansen die voor een groot deel gebaseerd zijn op adulte overleving (L_{AA} en L_{NN}) relatief het meeste bijdragen aan de voorspelling van λ . De slechte fit van het populatie model voor Texel zal daarom mogelijk liggen aan een te lage schatting van de overleving.



Figuur 21. De ontwikkeling van de geïndexeerde broedvogelpopulatie (1984 = 100) in gebied A-D op Schiermonnikoog (●) en gebied 1 en 2 op Texel (○). De gestreepte (Schiermonnikoog) en gestippelde (Texel) lijnen geven het door het Populatiemodel voorspelde verloop aan.

Het model kan ook gebruikt worden om bij een gegeven overleving van adulten uit te rekenen welk broedsucces minimaal noodzakelijk is om de populatie stabiel te houden (en omgekeerd). Uitgangspunt voor de berekening zijn de parameterwaarden voor Schiermonnikoog in de jaren 1984-1994 omdat het model de populatieveranderingen op Schiermonnikoog goed beschrijft en omdat die populatie in de jaren 1984-1994 stabiel was. De overleving is gevarieerd door L_{AA} en L_{NN} te variëren en de overige transitie kansen constant te houden³. De spreadsheet berekent dan welke reproductie nodig is voor een gelijkblijvende populatie (zie Bijlage 4). Het resultaat is weergegeven in Figuur 22 en vertoont grote gelijkheid met het resultaat van een vergelijkbare berekening door (Hulscher & Verhulst 2003). Beneden de lijn neemt de populatie af en boven de lijn neemt de populatie toe. Om een idee te geven van de jaarlijkse variatie in broedsucces en overleving zijn in de figuur ook de jaarlijkse metingen voor Schiermonnikoog weergegeven. Daarbij is een onderscheid gemaakt tussen de periode dat de populatie constant was (1984-1994) en de periode dat de populatie afnam (1995-2005).



Figuur 22. De lijn geeft het aantal jongen weer dat per paar moet worden grootgebracht om de populatie stabiel te houden gegeven een bepaalde jaarlijkse overleving van adulte dieren. De punten geven voor twee periodes de jaarlijkse metingen op Schiermonnikoog. Voor verdere uitleg zie tekst.

³ Een nadeel van deze aanpak is dat de overleving van adulte dieren lager kan worden dan de overleving van juveniele en subadulte dieren, hetgeen erg onwaarschijnlijk is. Daarnaast is het ook niet erg aannemelijk dat de overgangskansen tussen broedende en niet-broedende adulten niet zouden veranderen bij sterke veranderingen in de overleving van de adulten.

4 Discussie

In deze discussie zullen we ons allereerst richten op de vraag waarom de populaties Scholeksters op Schiermonnikoog en Texel de laatste tien jaar zo sterk in aantal zijn afgenomen. De grootte van een populatie wordt bepaald door het gecombineerde effect van reproductie en overleving⁴. Met de afgenomen reproductie op beide eilanden en de dalende lokale overleving zijn deze populatie-afnames dus niet verwonderlijk. Maar wat zijn de oorzaken van de lage reproductie en de afnemende lokale overleving?

Reproductie en overleving zijn in de jaarcyclus van de Scholekster grotendeels gescheiden processen. Het overgrote deel van de sterfte treedt in de winter op, terwijl de reproductie in het voorjaar en de zomer plaats vindt. In deze twee periodes gebruiken de Scholeksters de Waddenzee op een verschillende schaal. Tijdens de reproductie zijn de broedvogels voor het grootste deel afhankelijk van een wadterritorium in de buurt van hun nest voor hun eigen voedselvoorziening en voor het voer voor hun jongen (Kersten 1997); zie ook Figuur 4. In de binnendijkse gebieden op Texel werd bovendien tijdens hoogwater op beperkte schaal in de broedterritoria gefoerageerd. In de winter verspreiden de Scholeksters zich over een veel groter deel van het wad. De meeste broedvogels van Schiermonnikoog en Texel overwinteren in de buurt van het broedgebied maar ze gebruiken het aangrenzende wadgebied op een veel grotere schaal dan 's zomers. Texelse broedvogels worden in de winter regelmatig op hoogwatervluchtplaatsen rond het Balgzand gezien en Schiermonnikogervogels foerageren dan veel op het Brakzand en de wadplaten ten oosten en westen van hun broedgebied.

Dit verschil in ruimte gebruik vertaalt zich waarschijnlijk in de factoren die respectievelijk de overleving en reproductie van de Scholeksters beïnvloeden. De overleving wordt gestuurd door grootschalige Waddenzeewijde processen, terwijl lokale veranderingen een grote invloed op de reproductie kunnen hebben. Er zijn echter aanwijzingen dat ook de wintersituatie in zekere mate invloed heeft op de reproductie. Broedvogels die in het vroege voorjaar in een slechtere conditie zijn beginnen later met het leggen van eieren en produceren minder jongen dan vogels in een beter conditie (Oosterbeek *et al.* in voorbereiding).

4.1 Overleving

De jaarlijkse mortaliteit van Scholeksters vindt voornamelijk plaats in de winter. Eerdere studies hebben aangetoond dat de mate van sterfte sterk afhankelijk is van de strengheid van de winter en voedselbeschikbaarheid tijdens de winter (Camphuysen *et al.* 1996; Nève & Van Noordwijk 2003; Atkinson *et al.* 2003;

⁴ Dit is feitelijk alleen juist als het om een gesloten populatie gaat, of als emigratie en immigratie elkaar in evenwicht houden.

Rappoldt *et al.* 2003b; Verhulst *et al.* 2004; Atkinson *et al.* 2005). Ook in onze dataset is het effect van de strenge winters van 86-87, 95-96 en 96-97 op de mortaliteit duidelijk zichtbaar (zie Figuur 15). De daling van de jaarlijkse overleving van de Schiermonnikogervogels tijdens milde winters lijkt te duiden op een verslechtering van de voedselsituatie in de winter. Het verdwijnen van de droogvallende mosselbanken eind jaren tachtig en de intensivering van de kokkelvisserij in de jaren negentig zullen hier zeker invloed op hebben gehad (Rappoldt *et al.* 2003a; Ens *et al.* 2004). Echter, volgens Van de Pol (2006) is er alleen sprake van een afname van de lokale overleving op Schiermonnikoog. Volgens de berekeningen van Van de Pol (2006) is er geen sprake van een toename van de mortaliteit, maar van een toename van de emigratie uit het broedgebied van adulte dieren die geen broedterritorium (meer) hebben. De verhoogde emigratie valt samen met een verlaagd broedsucces en onder Schiermonnikoog lijkt dat verlaagde broedsucces vooral verband te houden met een verminderd aanbod van Zeeduizendpoten *Hediste diversicolor* (Van de Pol 2006).

Het grote verschil in overleving tussen Texel en Schiermonnikoog is opvallend. In vergelijking met andere studies (Safriel *et al.* 1984; Nève & Van Noordwijk 2003; Atkinson *et al.* 2003; Atkinson *et al.* 2005) is de jaarlijkse overleving op Texel niet extreem laag. Maar er is geen reden om een consistent verschil te verwachten tussen twee populaties waarvan het broedsucces niet opvallend verschilt en die in vergelijkbare omstandigheden overwinteren. Het populatiemodel lijkt te suggereren dat de schatting voor de overleving op Texel te laag is. Het verschil tussen Texel en Schiermonnikoog is het grootst in het midden van de jaren negentig, in de periode dat de populaties begonnen af te nemen. Mogelijk is er in die tijd op Texel ongemerkt permanente emigratie opgetreden. Daarnaast is het mogelijk dat de lagere intensiteit van waarnemen op Texel ertoe leidt dat vogels die zich een klein eindje verplaatsen en buiten het studiegebied komen, vanaf dat moment niet meer worden waargenomen. Met name als gevolg van echtscheidingen kunnen broedvogels van territorium veranderen, ook al gaat het vaak maar om een verplaatsing van één of enkele territoria (Harris *et al.* 1987; Ens *et al.* 1993). Een vogel die net buiten het onderzoeksgebied gaat broeden zal op Texel vanwege de lagere intensiteit van waarnemen vanaf dat moment worden gemist, terwijl dat waarschijnlijk niet gebeurt op Schiermonnikoog. Het lijkt daarom nuttig om ook voor de Texel data de meer geavanceerdere overlevingsmodellen te gebruiken die zich baseren op zowel de zichtmeldingen als de doodmeldingen, waardoor naast een schatting van de overleving ook een schatting van de permanente emigratie gemaakt kan worden. Voor de toekomst lijkt het zinvol op Texel intensiever naar gemerkte Scholeksters te speuren buiten het directe onderzoeksgebied.

4.2 Reproductie

Op beide eilanden is de voedselbeschikbaarheid tijdens het broedseizoen sterk afgenomen. Op Texel werd in de binnendijkse broedgebieden een aanzienlijk deel van het voedsel verzameld in de broedterritoria (Uhlenbusch 1994). De verandering in het beheer van gebied 1 (Kikkert) heeft geleid tot een vegetatieontwikkeling die

dit gebied minder geschikt heeft gemaakt als broedgebied. Daarnaast is het mogelijk dat deze verandering in beheer van gebied 1 (Kikkert) en de voortgaande verschraling van gebied 2 (Petten en 't Stoar) deze binnendijkse gebieden minder geschikt zijn geworden als foerageergebied, waardoor de vogels veel sterker afhankelijk zijn geworden van de Mokbaai. Het goede broedsucces in 2004 is illustratief voor het belang van dit binnendijks foerageren. Door een uitzonderlijk lage waterstand in de binnendijkse gebieden hadden de broedvogels dit jaar de mogelijkheid om in de droogvallende plassen en sloten te foerageren. Ook in de Mokbaai zijn de foerageermogelijkheden verslechterd. Een centraal in de Mokbaai gelegen mosselbank, die een belangrijke voedselbron was voor de broedvogels in gebied 1 en 2, is sinds 2001 door vestiging van Japanse Oesters *Crassostrea gigas* volledig verdwenen. De Japanse Oester wordt door de Scholeksters niet gegeten⁵.

Op Schiermonnikoog zijn de twee belangrijkste prooi-soorten, de Zeeduizendpoot *Hediste diversicolor* en het Nonnetje *Macoma balthica* sterk in dichtheid afgenomen (Van de Pol 2006). Bovendien zijn de in de nabijheid van het broedgebied gelegen mosselbanken eind jaren tachtig door bevissing verdwenen. Vanaf 2001 hebben zich nieuwe mosselbanken gevestigd, maar deze zijn vervolgens grotendeels door Japanse Oesters overgenomen.

Waarschijnlijk is deze verslechterende voedselsituatie van grote invloed geweest op de afnemende reproductie. Het is echter opvallend dat vooral het sterk verminderde uitkomstsucces van de nesten bepalend lijkt te zijn voor de verminderde reproductie. Dit lijkt te wijzen op toegenomen predatie. De aantallen Zilvermeeuwen en Stormmeeuwen, voor zover wij weten de belangrijkste predatoren (Verboven *et al.* 2001), zijn niet toegenomen. Maar misschien zijn andere predatoren, zoals ratten actief geworden. Op Schiermonnikoog zou de vestiging van de grote kolonie Kokmeeuwen, zelf geen predatoren van Scholekster-eieren, ratten kunnen aantrekken.

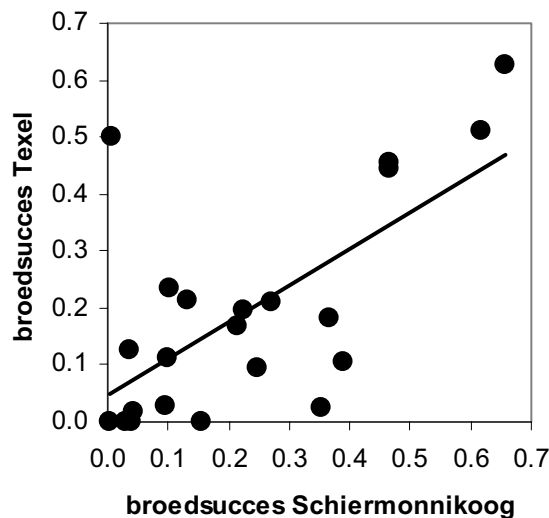
Een andere mogelijkheid is dat de afgenomen voedselbeschikbaarheid heeft geleid tot meer foerageertijd voor de ouders, wat ten koste gaat van nestbewaking. Om deze onzekerheden weg te nemen lijkt het de moeite waard de komende jaren een detailstudie aan de nestpredatie uit te voeren, vergelijkbaar met de studie van Teunissen *et al.* (2005) naar predatie van de eieren en kuikens van weidevogels.

Een laatste veranderde factor is het overstromen van de broedgebieden tijdens het broedseizoen. Dit is een factor die op Texel (met uitzondering van de lage kwelder op het Joost Dourlein kazerne terrein) nauwelijks speelt, maar op Schiermonnikoog met een toenemende frequentie voorkomt. De jaren waarin een groot deel van het broedgebied overstromden waren 1990, 1998 en vanaf 2000 elk jaar. Over het algemeen vinden de overstromingen plaats vanaf de tweede helft van juni tijdens een springtij met harde westelijke wind. De afgelopen jaren hebben de overstromingen weinig effect gehad omdat er ten tijde van de overstroming nauwelijks jongen meer

⁵ Er zijn anekdotische observaties van Scholeksters die een Japanse Oester verorberen. Tot op heden zijn er echter geen waarnemingen bekend van individuele Scholeksters die langdurig op Japanse Oesters jagen. Er zijn al helemaal geen observaties van grote groepen Scholeksters die op Japanse Oesters foerageren.

in leven waren. Mocht in de toekomst de nestoverleving echter weer toenemen dan zou dit overstromingsrisico een belangrijke limiterende factor voor de reproductie op de kwelder van Schiermonnikoog kunnen worden (van de Pol 2006).

De jaarlijkse jongen productie op Schiermonnikoog en Texel is sterk gecorreleerd (Figuur 23, $R = 0.66$, $N = 22$, $P < 0.001$). Dit suggereert dat er naast de bovengenoemde lokale factoren waarschijnlijk toch ook een ander grootschalig effect meespeelt. Een door voedselstress veroorzaakte lage conditie aan het eind van de winter, als gevolg een slechte voedselsituatie in de winter, zou een potentieel mechanisme kunnen zijn.



Figuur 23. De relatie tussen het jaarlijkse broedsucces op Texel en op Schiermonnikoog (1984-2005).

4.3 Aantallen niet-broedvogels

De sterke afname van de aantallen broedende Scholeksters op Texel en Schiermonnikoog gaat redelijk gelijk op. De afname lijkt globaal genomen samen te hangen met zowel een afname in reproductie als mogelijk een toename in mortaliteit. In populaties waar jaarlijks meer volwassen dieren sterven dan jonge dieren een leeftijd bereiken waarop ze zich kunnen vestigen heeft dit onvermijdelijk tot gevolg dat opgevallene territoria niet opnieuw worden bezet. Dat is precies wat zich in beide populaties afspeelt. Het merkwaardige is echter dat de beschikbare gegevens suggereren dat er wel voldoende niet-broedvogels aanwezig zijn om de opgevallene plekken op te vullen (Figuur 14). Het kan zijn dat de gegevens die gebruikt zijn om een schatting te maken van het aantal niet-broedvogels daar niet geschikt voor zijn. Dit kan niet worden uitgesloten en het verdient zeker aanbeveling om in komende jaren meer aandacht te besteden aan de soosvogels. Aannemende dat de getallen correct zijn en dat het waar is dat de aantallen soosvogels niet afnemen, maar de aantallen broedvogels wel, dan is daar echter ook een verklaring voor te geven: de wachtrijhypothese (Heg *et al.* 2000). Deze hypothese verklaart ook waarom op Schiermonnikoog en waarschijnlijk ook op Texel vooral de lage kwaliteit territoria

niet meer opgevuld worden. De door Ens *et al.* (1995) ontwikkelde wachtrijhypothese stelt dat nog niet gevestigde dieren moeten kiezen tussen een makkelijke en snelle vestiging in een slecht territorium, of een langdurige en risicovolle strijd aangaan om een goed territorium. Onder deze hypothese is het verklaarbaar dat bij een afnemende territoriumkwaliteit, gemeten in een verwachte jaarlijkse jongenproductie, vacatures in slechte territoria niet meer worden opgevuld, terwijl er toch voldoende potentiële kandidaten aanwezig lijken in het gebied. Echter, de betreffende vogels proberen zich waarschijnlijk in een territorium van goede kwaliteit te vestigen. Het interessante aan deze verklaring is dat de mate waarin territoria van slechte kwaliteit bezet zijn de meest gevoelige maat is voor de toestand van de populatie en niet de omvang van de populatie soosvogels.

4.4 Populatie ontwikkeling

Wat kunnen we nu zeggen over de dieper liggende oorzaken van de afname in de aantallen broedvogels in de beide studie populaties en in het Waddengebied als geheel? Vooralnog zijn de antwoorden minder eenduidig dan gehoopt. Dit heeft deels te maken met een aantal problemen in de huidige analyse van de data:

- De data suggereren dat de lokale overleving op Texel lager is dan op Schiermonnikoog, maar het kan niet worden uitgesloten dat de lokale overleving op Texel wordt onderschat.
- Reproductie en overleving op Texel zijn onvoldoende om de populatie in stand te houden, maar noch voor reproductie, noch voor overleving kan met de beschikbare data een afname statistisch worden aangetoond. Dit kan een gevolg zijn van onbetrouwbaarheid in de huidige schattingen voor overleving (zie boven) en reproductie. Het laatste kan een gevolg zijn van kleine steekproeven in de recente jaren.
- Is de afname in lokale overleving op Schiermonnikoog het gevolg van een toename van de sterfte of van een toename van de emigratie? Het laatste lijkt het geval, wat betekent dat de afname in reproductie de hoofdoorzaak is van de afname in de populatie. Daar staat tegenover dat voor een langlevende soort als de Scholekster de populatiegroeisnelheid met name gevoelig is voor veranderingen in adulte sterfte.

Verdere analyses met de beschikbare data kunnen een deel van deze problemen oplossen. Dit betekent wel dat de volgende discussie op basis van de hier gepresenteerde analyses een voorlopig karakter heeft.

Er is geen discussie dat de afname op Texel en Schiermonnikoog in belangrijke mate synchronisch loopt met de afname in de rest van Nederland (van de Kam *et al.* 1999; Hulscher & Verhulst 2003; van Dijk *et al.* 2006). Hulscher & Verhulst (2003) verklaren de recente neergang van de Scholekster in Friesland uit de intensivering van de landbouw, met name de vervroeging van de maaidatum. Daardoor gaan steeds meer nesten en jongen verloren en dit dalende broedsucces wordt als de hoofdoorzaak gezien van de achteruitgang van de populatie. Daarnaast vermoeden ze dat de sterfte is toegenomen als gevolg van voedseltekorten in de Waddenzee.

Intensivering van de landbouw kan geen verklaring vormen voor de afname in de Waddenzee populaties. Op Schiermonnikoog broeden de vogels op de kwelder. Een deel van de Texel populatie broedt binnendijks, maar het beheer in de betreffende terreinen is niet geïntensiveerd, maar juist geëxtensiveerd. Zowel op Texel als op Schiermonnikoog is het voedselaanbod tijdens het broedseizoen verslechterd, maar om verschillende redenen. Opvallend is dat de op Schiermonnikoog geconstateerde afname in Zeeduidendpoten, die sterk correleert met de afname in broedsucces, geen Waddenzee brede trend is. Integendeel zelfs. In de Waddenzee als geheel zijn eerder aanwijzingen voor een toename van Zeeduidendpoten en andere wormen (Essink *et al.* 2005) en daarmee samenhangend de populaties wormenetende vogelsoorten (Leopold *et al.* 2004; van Roomen *et al.* 2005a), mogelijk als gevolg van de kokkelvisserij (Leopold *et al.* 2004; Kraan *et al.* 2004; Ens *et al.* 2004). Het lijkt erop alsof elke populatie een eigen oorzaak heeft die de achteruitgang in broedsucces bepaalt. De enige manier om in die situatie een vinger te krijgen achter de belangrijkste oorzaak (of oorzaken) van de landelijke achteruitgang, is een uitbreiding van het aantal populatie studies.

De belangrijkste alternatieve verklaring is dat veranderingen in de Waddenzee een sterk effect hebben op de overwinterende vogels en daarmee op de hele populatie. Er zijn aanwijzingen dat een lagere conditie aan het einde van de winter doorwerkt in een lager broedsucces (Oosterbeek *et al.* in prep.). Een slechtere voedselsituatie in de winter werkt ook door in een lagere overleving (Camphuysen *et al.* 1996; Nève & Van Noordwijk 2003; Atkinson *et al.* 2003; Rappoldt *et al.* 2003b; Verhulst *et al.* 2004; Atkinson *et al.* 2005). Het populatie model laat zien dat de populatieomvang het sterkst beïnvloed wordt door veranderingen in de adulte sterfte. Een kleine toename in de sterfte moet gecompenseerd worden door een aanzienlijke verhoging van de jongenproductie om een stabiele populatie te houden.

5 Aanbevelingen

In de discussie zijn al een aantal aanbevelingen geformuleerd. Hier worden ze nog even op een rijtje gezet en aangevuld:

- Nieuwe analyse van de gegevens van de populatie studie op Texel wat betreft mortaliteit waarbij niet alleen de zichtwaarnemingen worden gebruikt, maar ook de doodmeldingen. Alleen op die manier is het mogelijk om een idee te krijgen over de emigratie van broedvogels uit het onderzoeksgebied. Daarbij moet beseft worden dat emigratie niet over grote afstanden hoeft plaats te vinden. Een Scholekster die een paar territoria opschuift wordt misschien al nooit meer in het onderzoeksgebied afgelezen. Voor de toekomst is het daarom aan te bevelen ook de waarneem intensiteit op Texel uit te breiden in de gebieden grenzend aan het onderzoeksgebied.
- Verzamelen en digitaliseren van de gegevens over bodemdieren die als voedsel voor Scholeksters dienen in de Mok tijdens de broedtijd. Het gaat om een dataset met veel gaten, maar misschien is het mogelijk om deze data te correleren met de gegevens van het Balgzand waar al sinds begin jaren zeventig een monitoring programma loopt (Beukema 1982). Via de gegevens van het Balgzand is het dan misschien mogelijk om de ontbrekende jaren in te vullen voor de Mok.
- Onderzoek naar predatie van eieren en kuikens, vergelijkbaar met het onderzoek door Teunissen *et al.* (2005). Het onderzoek moet deel uitmaken van een breder onderzoek naar de oorzaken van de achteruitgang in broedsucces. Daarbij moet ook aandacht zijn voor het mogelijke effect van het onderzoek zelf op broedsucces.
- Opzetten van een onderzoeksprogramma aan soosvogels. Is het echt zo dat de aantallen soosvogels niet zijn afgenomen en dat de achteruitgang van de Scholekster populatie zich alleen voordoet in marginale broedgebieden?
- Uitbreiding van het aantal populatie studies. Een paradoxaal resultaat is dat de trends in allerlei populatiestudies gelijk zijn, maar dat de onderliggende oorzaken lijken te verschillen. Alleen door meer populaties intensief te bestuderen kan duidelijkheid worden verkregen over het relatieve belang van verschillende factoren. Uitbreiding van het aantal populatie studies leidt ook tot een meer betrouwbare schatting van de mortaliteit en veranderingen in mortaliteit. Uit de parameterisatie van het populatie model blijkt dat de populatiegroeisnelheid van de langlevende Scholekster het meest gevoelig is voor veranderingen in sterfte.

Literatuur

Atkinson, P.W., Clark, N.A., Bell, M.C., Dare, P.J., Clark, J.A. & Ireland, P.L. (2003) Changes in commercially fished shellfish stocks and shorebird populations in the Wash, England. *Biological Conservation*, **114**, 127-141.

Atkinson, P.W., Clark, N.A., Dodd, S.G. & Moss, D. (2005) Changes in fisheries practices and Oystercatcher survival, recruitment and body mass in a marginal Cockle fishery. *Ardea*, **93**, 199-212.

Beukema, J.J. (1982) Annual variation in reproductive success and biomass of the major macrozoobenthic species living in a tidal flat area of the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, **16**, 37-45.

Bruinzeel, L. (2004) *Search, Settle, Reside & Resign: Territory acquisition in the oystercatcher*. Rijksuniversiteit Groningen.

Bruinzeel, L. & van de Pol, M. (2003) De afname van de Scholekster op Schiermonnikoog. *Limosa*, **76**, 25-26.

Camphuysen, C.J., Ens, B.J., Heg, D., Hulscher, J.B., van der Meer, J. & Smit, C.J. (1996) Oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality in The Netherlands: the effect of severe weather and food supply. *Ardea*, **84A**, 469-492.

Cooch, E.G. & White, G.C. Program MARK: Analysis of data from marked individuals. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book>. 2005. Ref Type: Electronic Citation

Dijksten, L.J. (1980) Enige gegevens over broedseizoen en broedsukses bij Scholeksters (*Haematopus ostralegus* L.) in de duinen. *Watervogels*, **5**, 3-7.

Ens, B.J. (1991) Guarding your mate and losing the egg: an Oystercatcher's dilemma. *Wader Study Group Bulletin*, **61 (Supplement)**, 69-70.

Ens, B.J. (1992) *The Social Prisoner. Causes of natural variation in reproductive success of the oystercatcher*. Rijksuniversiteit Groningen.

Ens, B.J. & Alting, D. (1996) The effect of an experimentally created mussel bed on bird densities and food intake of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea*, **84A**, 493-507.

Ens, B.J., Briggs, K.B., Safriel, U.N. & Smit, C.J. (1996a) Life history decisions during the breeding season. In: *The Oystercatcher: From Individuals to Populations* (ed J. D. Goss-Custard), pp. 186-218. Oxford University Press, Oxford.

Ens, B.J., Bunscoeke, E.J., Hoekstra, R., Hulscher, J.B., Kersten, M. & de Vlas, S.J. (1996b) Prey choice and search speed: why simple optimality fails to explain the prey choice of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding *Macoma balthica* and *Nereis diversicolor*. *Ardea*, **84A**, 73-90.

Ens, B.J., Dirksen, S., Smit, C.J. & Bunscoeke, E.J. (1996c) 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., Kersten, M., Brenninkmeijer, A. & Hulscher, J.B. (1992) Territory quality, parental effort and reproductive success of Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology*, **61**, 703-715.

Ens, B.J., Merck, T., Smit, C.J. & Bunscoeke, E.J. (1996d) Functional and numerical response of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on shellfish populations. *Ardea*, **84A**, 441-452.

Ens, B.J., Safriel, U.N. & Harris, M.P. (1993) Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus* - incompatibility or choosing the better option? *Animal Behaviour*, **45**, 1199-1217.

Ens, B.J., Smaal, A.C., & de Vlas, J. (2004) The effects of shellfish fishery on the ecosystems of the Dutch Wadden Sea and Oosterschelde. Final report on the second phase of the scientific evaluation of the Dutch shellfish fishery policy (EVA II). *Alterra-rapport 1011; RIVO-rapport C056/04; RIKZ-rapport RKZ/2004.031*. Alterra, Wageningen.

Ens, B.J., Weissing, F.J. & Drent, R.H. (1995) The despotic distribution and deferred maturity: two sides of the same coin. *American Naturalist*, **146**, 625-650.

Essink, K., Dettmann, C., Farke, H., Laursen, K., Luerßen, G., Marencic, H., & Wiersinga, W. (2005) Wadden Sea Quality Status Report 2004. *Wadden Sea Ecosystem No. 19*. Trilateral Monitoring and Assessment Group, Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany.

Hagemeijer, W.J.M. & Blair, M.J. (1997) The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. T & A D Poyser, London.

Harris, M.P., Safriel, U.N., Brooke, M.L. & Britton, C.K. (1987) The pair bond and divorce among Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on Stokholm Island, Wales. *Ibis*, **129**, 45-57.

Heg, D. (1999) *Life history decisions in Oystercatchers*. Rijksuniversiteit Groningen.

Heg, D., Bruinzeel, L.W. & Ens, B.J. (2003) Fitness consequences of divorce in the oystercatcher, *Haematopus ostralegus*. *Animal Behaviour*, **66**, 175-184.

Heg, D., Ens, B.J., Burke, T., Jenkins, L. & Kruijt, J.P. (1993) Why does the typically monogamous oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) engage in extra-pair copulations? *Behaviour*, **126**, 247-289.

Heg, D., Ens, B.J., van der Jeugd, H. & Bruinzeel, L.W. (2000) Local dominance and territorial settlement of nonbreeding oystercatchers. *Behaviour*, **137**, 473-530.

Heg, D. & van der Velde, M. (2001) Effects of territory quality, food availability and sibling competition on the fledging success of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Behav.Ecol.Sociobiol.*, **49**, 157-169.

Hulscher, J.B. (1989) Sterfte en overleving van Scholeksters *Haematopus ostralegus* bij strenge vorst. *Limosa*, **62**, 177-181.

Hulscher, J.B. (2005) Hoe de Scholeksters op Schiermonnikoog in de burgerlijke stand terecht kwamen. In: *Vogels van Schiermonnikoog, gezien - geteld - opgetekend* (ed Stuurgroep Avifauna Schiermonnikoog), pp. 138-146. Uitgeverij Uniepers, Abcoude.

Hulscher, J.B. & Ens, B.J. (1991) Somatic modifications of feeding system structures due to feeding on different foods with emphasis on changes in bill shape in Oystercatchers. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*, 889-896.

Hulscher, J.B. & Ens, B.J. (1992) Is the bill of the male Oystercatcher a better tool for attacking mussels than the bill of the female. *Netherlands Journal of Zoology*, **42**, 85-100.

Hulscher, J.B. & Verhulst, S. (2003) Opkomst en neergang van de Scholekster *Haematopus ostralegus* in Friesland in 1966-2000. *Limosa*, **76**, 11-22.

Kersten, M.A.J.M. (1997) *Living leisurely lasts longer. Energetic aspects of reproduction in the Oystercatcher (Haematopus ostralegus)*. Rijksuniversiteit Groningen.

Kluyver, H.N. & Tinbergen, L. (1953) Territory and the regulation of density in titmice. *Archives Néerlandais de Zoology*, **10**, 265-289.

Kraan, C., Piersma, T., Dekinga, A., van der Meer, J., van Gils, J. A., Spaans, B., Koolhaas, A., & Raaijmakers, C. (2004) Korte termijn effecten van de mechanische kokkelvisserij in de westelijke Waddenzee op bodemfauna. *Koninklijk NIOZ-Intern Rapport*. Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel.

Leopold, M.F., Dijkman, E.M., Cremer, J.S.M., Meijboom, A., & Goedhart, P.W. (2004) De effecten van mechanische kokkelvisserij op de benthische macrofauna en hun habitat. Eindverslag EVA II (Evaluatie Schelpdiervisserij tweede fase). Deelproject C1/3. *Alterra rapport 955*. Alterra, Wageningen.

Newton, I. (1998) Population Limitation in Birds. Academic Press, San Diego.

Nève, G. & van Noordwijk, A. (2003) De overleving van Scholeksters in de Waddenzee 1980-1994: de effecten van leeftijd, voedselaanbod en vorst. *Interim rapport NIOO-CTO*.

Norusis, M.J. (2004) SPSS 12.0 Guide to Data Analysis. Prentice Hall.

Rappoldt, C., Ens, B.J., Dijkman, E. & Bult, T. (2003a) Scholeksters en hun voedsel in de Waddenzee. Rapport voor deelproject B1 van EVA II, de tweede fase van het evaluatieonderzoek naar de effecten van schelpdiervisserij op natuurwaarden in de Waddenzee en Oosterschelde 1999-2003. *Alterra rapport 882*. Alterra, Wageningen.

Rappoldt, C., Ens, B.J., Dijkman, E., Bult, T., Berrevoets, C.M. & Geurts van Kessel, J. (2003b) Scholeksters en hun voedsel in de Oosterschelde. Rapport voor deelproject D2 thema 1 van EVA II, de tweede fase van het evaluatieonderzoek naar de effecten van schelpdiervisserij op natuurwaarden in Waddenzee en Oosterschelde 1999-2003. *Alterra rapport 883*. Alterra, Wageningen.

Safriel, U.N., Ens, B.J. & Kaiser, A. (1996) Rearing to independence. In: *The Oystercatcher: From Individuals to Populations* (ed J. D. Goss-Custard), pp. 219-250. Oxford University Press, Oxford.

Safriel, U.N., Harris, M.P., Brooke, M.L. & Britton, C.K. (1984) Survival of breeding oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 867-877.

Smit, C.J. & Visser, G.J.M. (1993) Effects of disturbance on shorebirds: a summary of existing knowledge from the Dutch Wadden Sea and Delta area. *Wader Study Group Bulletin*, **68**, 6-19.

SOVON Vogelonderzoek Nederland (2002) Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998-2000 (Nederlandse Fauna 5). Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.

Teunissen, W.A., Schekkerman, H. & Willems, F. (2005) Predatie bij weidevogels. Op zoek naar de mogelijke effecten van predatie op de weidevogelstand. *SOVON-onderzoeksrapport 2005/11; Alterra-rapport 1292*. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

Uhlenbusch, K. (1994) Strategien des Nahrungserwerbs und Bruterfolg beim Austernfischer. *Student report*. Universität Osnabrück,

van de Kam, J., Ens, B.J., Piersma, T. & Zwarts, L. (1999) Ecologische atlas van de Nederlandse wadvogels. Schuyt & Co, Haarlem.

van de Pol, M. (2006) *State-dependent life-history strategies: a long-term study on Oystercatchers*. Rijksuniversiteit Groningen.

van Dijk, A.J., Dijkse, L., Hustings, F., Koffijberg, K., Oosterhuis, R., van Turnhout, C., van der Weide, M.J.T., Zoetebier, D., & Plate, C. (2006) Broedvogels in Nederland 2004. *SOVON-monitoringrapport 2006/01*. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

van Paassen, A.G., Veldman, D.H. & Beintema, A.J. (1984) A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl*, **35**, 173-178.

van Roomen, M., van Turnhout, C., van Winden, E., Koks, B., Goedhart, P.W., Leopold, M.F. & Smit, C.J. (2005a) Trends van benthivore watervogels in de Nederlandse Waddenzee 1975-2002: grote verschillen tussen schelpdiereneters en wormeneters. *Limosa*, **78**, 21-38.

van Roomen, M.W.J., van Winden, E.A.J., Hustings, F., Koffijberg, K., Kleefstra, R., SOVON Ganzen- en zwanenwerkgroep, & Soldaat, L. (2005b) Watervogels in Nederland 2003/2004. *SOVON-monitoringrapport 2005/03, RIZA-rapport BM05.15*. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

Verboven, N., Ens, B.J. & Dechesne, S. (2001) Effect of investigator disturbance on nest attendance and egg predation in Eurasian oystercatchers. *Auk*, **118**, 503-508.

Verhulst, S., Oosterbeek, K., Rutten, A.L. & Ens, B.J. (2004) Shellfish fishery severely reduces condition and survival of oystercatchers despite creation of large marine protected areas. *Ecology & Society*, **9**, 17.

Willems, F., Oosterhuis, R., Dijksen, L.J., Kats, R.K.H., & Ens, B.J. (2005) Broedsucces van kustbroedvogels in de Waddenzee 2005. *SOVON-onderzoeksrapport 2005/07 - Alterra-rapport 1265*. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.

Zwarts, L., Ens, B.J., Goss-Custard, J.D., Hulscher, J.B. & dit Durell, S.E.A. I. V. (1996a) 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. (1996b) Why Oystercatchers *Haematopus ostralegus* cannot meet their daily energy requirements in a single low water period. *Ardea*, **84A**, 269-290.

Bijlage 1 Historie van de populatie studies

De populatiestudie op Schiermonnikoog werd destijds geïnitieerd door de Rijksuniversiteit Groningen vanuit een fundamenteel wetenschappelijke vraagstelling naar *life history* beslissingen bij een langlevende vogelsoort. Het onderzoek heeft geresulteerd in verschillende wetenschappelijke proefschriften waarin vragen aan de orde komen als:

1. Hoeveel inspanning (in termen van energie) wil een langlevende soort als de Scholekster zich getroosten voor zijn nageslacht (Kersten 1997)?,
2. Waarom vestigen zoveel Scholeksters zich in territoria van slechte kwaliteit en wanneer is het profijtelijk van partner te veranderen (Ens 1992)?,
3. Wanneer is polygynie voordelig en wat zijn de oorzaken en gevolgen van variatie in legdatum (Heg 1999)?,
4. Wat is de beste strategie om een territorium te veroveren (Bruinzeel 2004)?, en
5. Wat voor gevolgen hebben opgroeicondities op fitness verwachtingen (van de Pol 2006)?

Daarnaast is veel onderzoek gedaan aan foerageerbeslissingen (Hulscher & Ens 1992; Hulscher & Ens 1991; Ens & Alting 1996; Ens *et al.* 1996b) en strategieën om de winter te overleven (Hulscher 1989). De Scholekster was een logische keuze voor dit type onderzoek, omdat het een opvallende en algemene soort is die zich ophoudt in goed toegankelijk en overzichtelijk terrein (kwelders en wadplaten), zodat het sociale gedrag en het voedselzoekgedrag makkelijk bestudeerd konden worden. Om de vele onderzoeksvragen te kunnen beantwoorden was het nodig om de Scholeksters individueel te merken en jaar in jaar uit overleving, paarband en broedsucces te meten. Al doende is in de loop der jaren een burgerlijke stand van de Scholekster opgebouwd (Hulscher 2005), die ook gebruikt kan worden om vragen over de populatie dynamica te beantwoorden (Bruinzeel & Van de Pol 2003).

Ook de populatie studie op Texel is destijds niet begonnen met als hoofdvraag het achterhalen van de oorzaken van populatie veranderingen. Aanleiding vormde het in gang zetten van een onderzoeksprogramma naar fitness effecten van verstoring van voedselzoekende wadvogels door het toenmalige Rijksinstituut voor Natuurbeheer (RIN). De estuariene afdeling van dit toegepaste onderzoeksinstituut is eerst opgegaan in het DLO Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), vervolgens in het WUR-instituut Alterra en zeer recent in het *Institute for Marine Resources & Ecosystem Studies* (IMARES). Ondanks alle fusies en reorganisaties is het wel gelukt de populatiestudie in stand te houden, zij het met een geringere en meer wisselende onderzoeksinspanning dan op Schiermonnikoog. Het verstoringsonderzoek van destijds richtte zich op vier 'model' soorten: Wulp, Scholekster, Zilverplevier en Rosse Grutto. Deze soorten waren geselecteerd omdat in alle gevallen het voedselzoekgedrag goed bestudeerd kon worden, terwijl er tegelijkertijd grote verschillen tussen de soorten bestonden in schuwheid en migratiegedrag. Alleen de Scholekster werd in voldoende aantallen gevangen en deze soort had als extra voordeel dat de effecten van verstoring zowel in de zomer als in de winter bestudeerd konden worden. Over de eerste jaren van het onderzoek zijn een aantal publicaties verschenen (Smit & Visser 1993; Ens *et al.* 1996c; Ens *et al.* 1996d).

Ook zijn de gegevens gebruikt als bijdrage aan meer veelomvattende studies over foerageergedrag en overleving (Camphuysen *et al.* 1996; Zwarts *et al.* 1996a; Zwarts *et al.* 1996b). Recentelijk is de draad van het verstoringonderzoek weer opgevat in een groot door STW betaald onderzoek (Rutten *et al.* ongepubliceerd).

Bijlage 2 Drijftest

Door van Paassen *et al.* (1984) is in detail beschreven hoe middels een drijftest een schatting gemaakt kan worden van het aantal dagen dat een ei is bebroed. In Tabel 3 staan de in de Texel populatie studie gehanteerde omrekeningsgetallen. Bij een ei dat zinkt wordt de hoek gemeten van de as van het ei t.o.v. de horizontaal. Bij een ei dat drijft wordt de diameter gemeten van het deel van het ei dat boven het water uitsteekt.

Tabel 3. Overzicht van de in de Texel populatie studie gehanteerde omrekening van de metingen tijdens de drijftest naar het aantal dagen dat het betreffende Scholekster ei is bebroed.

	Hoek (graden)	Diameter (mm)	Dagen bebroed
Ei zinkt	10		0
	20		1
	30		2
	40		4
	50		5
	60		6
	70		7
	80		9
	Ei drijft	90	6
		10	12
		15	14
		18	16
		21	18
		23	20
		25	22
		27	24
		29	26
		30	28

Bijlage 3 Overlevingsanalyses

Velddata

Sinds de start van de populatiestudies in 1983 werden in de studiegebieden op Schiermonnikoog en Texel respectievelijk 553 en 214 broedvogels individueel gekleurringd. De vogels werden in de jaren na ringen intensief gevolgd wat resulteerde in 169537 waarnemingen in de broedterritoria en op de gemeenschappelijke hoogwatervluchtplaatsen in de buurt van de studiegebieden. In dezelfde periode werd ook het overgrote deel van de bijna vliegvlugge kuikens in beide studiegebieden gekleurringd. Doodmeldingen van de geringde vogels werden verzameld door de Nederlandse Ringcentrale.

Analyse techniek

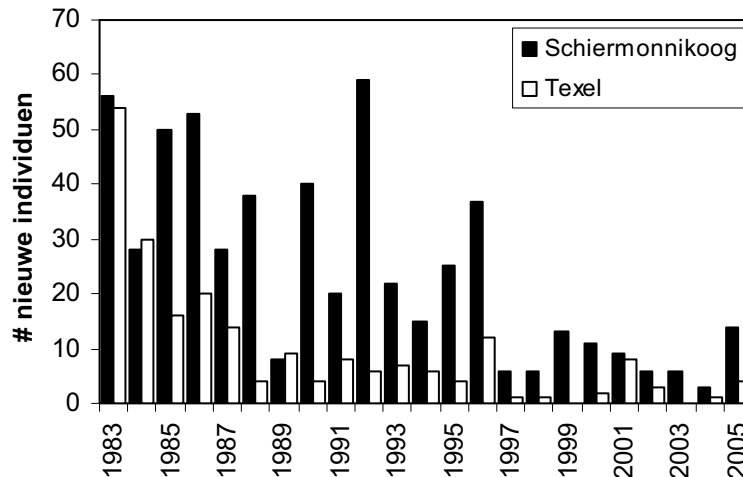
Alle overlevingsanalyses werden uitgevoerd in het computerprogramma MARK (Cooch & White 2005). Voor de analyses van de adulte mortaliteit werd gebruikt gemaakt van 'recapture-only' modellen. Dit zijn modellen die hun schattingen alleen baseren op waarnemingen van levende vogels. Met deze modellen kunnen vanwege het grote aantal waarnemingen zeer betrouwbare schattingen van de lokale overleving gemaakt worden. Deze lokale overleving is een combinatie van de werkelijke overleving en permanente emigratie uit het studie gebied. Omdat er echter, voor zover wij weten, geen permanente emigratie optreedt bij Scholeksters die zich eenmaal als broedvogel hebben gevestigd (Heg *et al.* 2003), zou de lokale overleving voor broedvogels gelijk moeten zijn aan de werkelijke overleving.

Voor de analyses van de 1^e jaars overleving is gebruik gemaakt van 'recovery-only' modellen. Dit zijn modellen die hun schattingen alleen baseren op doodmeldingen.

Adulte overleving

Vogels werden permanent in de dataset opgenomen vanaf het moment dat ze op het nest gevangen werden of vanaf het moment dat een al geringde niet-broedvogel zich voor het eerst in een broedterritorium vestigde. In Figuur 24 is het aantal nieuw in de dataset opgenomen vogels per jaar voor beide studie populaties weergegeven.

Als basis model werd een volledig tijd- en locatieafhankelijke Cormack-Jolly-Seber (CJS) model op de data gefit. Aan de hand van 500 bootstrap simulaties binnen dit model werd de overdispersie factor, c-hat, van de dataset geschat op 1,153, alle modellen werden voor deze factor gecorrigeerd.



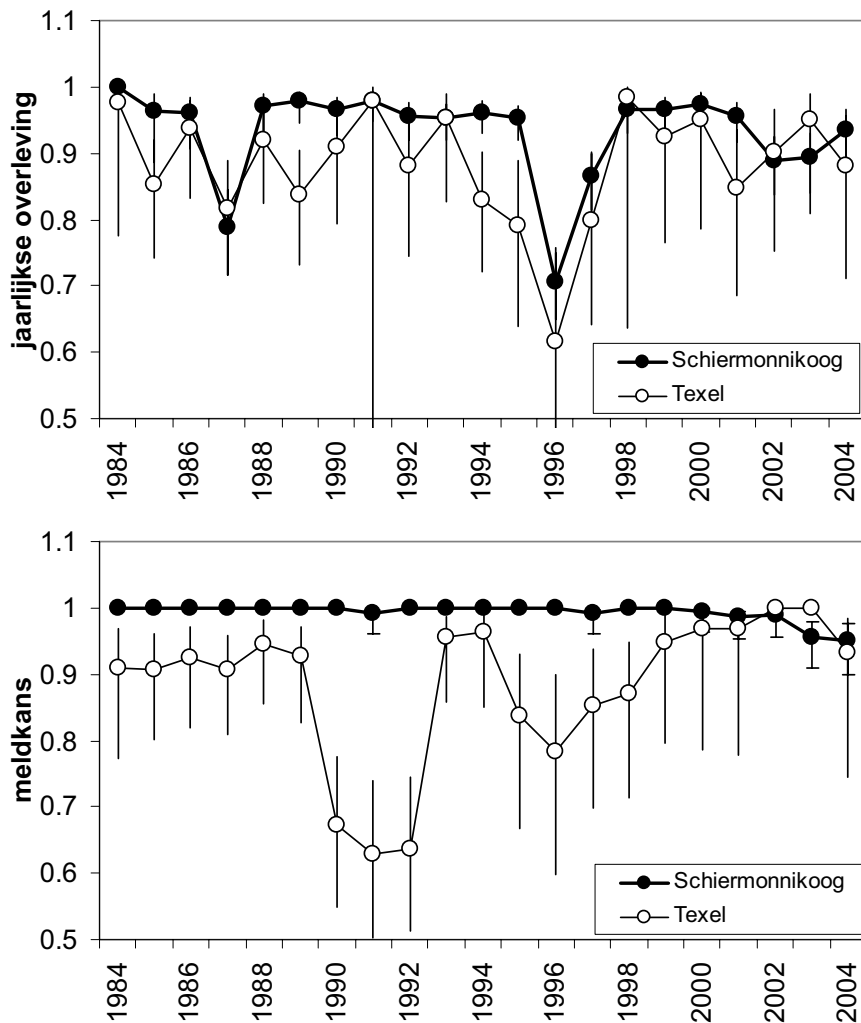
Figuur 24. Het aantal nieuw gevestigde of nieuw gekleurde broedvogels per jaar en per studiepopulatie.

De in het CJS-model geschatte jaarlijkse overleving (φ) en jaarlijkse terugmeldkans (p) zijn afgebeeld in Figuur 25. In de meeste jaren is de overleving van de Texelse broedvogels aanzienlijk lager dan de overleving van de Schiermonnikogger broedvogels. Verder opvallend zijn de negatieve effecten van de strenge winters van 1986-1987, 1995-1996 en 1996-1997 op de overleving. De terugmeldkans is op Schiermonnikoog tot 2001 nagenoeg gelijk aan 1, waarna een lichte afname volgt. Op Texel is de terugmeldkans de meeste jaren aanzienlijk lager en is de variatie groot.

In een eerste simplificatie van het CJS model is de terugmeldkans p voor Schiermonnikoog niet jaarafhankelijk maar voor drie periodes geschat (1984-2000, 2001-2002 en 2003-2005), zie model 2 in Tabel 4.

Tabel 4. Evaluatie van de recapture-only modellen die gebruikt zijn voor het schatten van de plaatselijke adult-overleving voor Schiermonnikoog en Texel. In de modellen 2-11 is de terugmeldkans (P^*) op Schiermonnikoog voor drie periodes (1998-2000, 2001-2002 en 2003-2005) en op Texel jaarafhankelijk geschat.

		QAICc	Delta QAICc	QAICc Weight	Model Likelihood	# parameters	Q-Deviance
Model 1	Phi(eiland*t)P(eiland*t)	3912.37	22.69	0.00	0.00	86	1042.25
Model 2	Phi(eiland*t)P(*)	3889.68	0.00	0.00	0.00	68	1056.49
Set 1							
Model 3	Phi(t)P(*)	3915.54	39.74	0.00	0.00	47	1125.16
Model 4	Phi(eiland*tijdstr.)P(*)	4115.86	240.06	0.00	0.00	29	1361.94
Model 5	Phi(eil.*tijdstr./Win)P(*)	3877.77	1.97	0.27	0.37	39	1103.62
Model 6	Phi(S./Ttt/Win)P(*)	3902.18	26.38	0.00	0.00	38	1130.06
Model 7	Phi(T./Stt/Win)P(*)	3875.80	0.00	0.73	1.00	38	1103.67
Set 2							
Model 8	Phi(.)P(*)	4140.83	59.37	0.00	0.00	26	1392.96
Model 9	Phi(eiland)P(*)	4118.82	37.36	0.00	0.00	27	1368.94
Model 10	Phi(periode)P(*)	4396.73	315.28	0.00	0.00	27	1646.85
Model 11	Phi(eiland*periode)P(*)	4081.46	0.00	1.00	1.00	29	1327.53



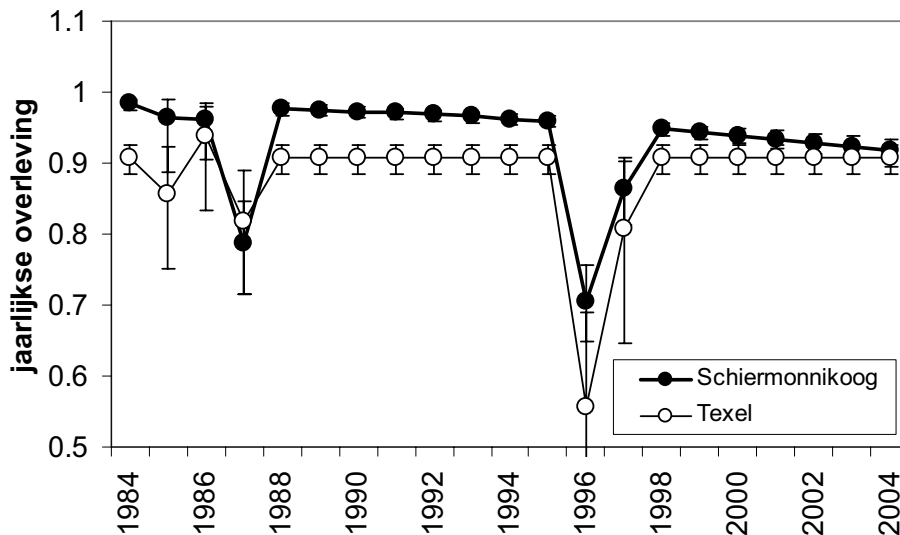
Figuur 25. De met het volledig jaar- en locatieafhankelijke Cormack-Jolly-Seber model (model 1) berekende overlevings- (A) en terugmeld- (B) kansen voor broedvogels in beide studiepopulatie.

Vanuit dit model zijn voor verdere analyse 2 sets modellen ontwikkeld: Set 1 waarin de verschillen tussen de eilanden en trends in de tijd in φ getoetst worden (modellen 3-7, Tabel 4). En set 2 waarin de beste gemiddelde beschrijving van φ voor het populatiemodel gezocht wordt (modellen 8-11, Tabel 4). Binnen deze sets werd de waarschijnlijkheid van de modellen bepaald aan de hand van het Quasi-Akaike Information Criterion (QAICc). Eventuele verschillen werden op significantie getoetst met een likelihood ratio test (LRT).

Vergelijking tussen model 2 (φ zowel tijd- als eilandafhankelijk) en model 3 (φ alleen tijdsafhankelijk) laat een duidelijk verschil in overleving tussen de eilanden zien (delta QAICc 25.86, LRT $X^2 = 68.66$, $df = 21$, $p < 0.0001$). Model 4 waarin de variatie van overleving tussen jaren uitgedrukt wordt in een tijdstrend per eiland heeft een significant slechtere fit dan het basismodel 2 (delta QAICc 226.18, LRT $X^2 = 305.44$, $df = 39$, $p < 0.0001$). Als de overleving tijdens de strenge winters (5 strenge winters

tijdens de onderzoeksperiode: 84-85, 85-86, 86-87, 95-96 en 96-97) onafhankelijk geschat wordt van een tijdstrend in de overleving in de jaren met milde winters levert dit een model op (model 5) met een lagere QAICc waarde dan het basismodel 2 (delta QAICc = 11.91). Om te toetsen of deze tijdstrends voor beide eilanden significant afwijkend zijn van 0 zijn de modellen 6 en 7 geformuleerd met een constante overleving tijdens milde winters voor respectievelijk Schiermonnikoog en Texel. Op Schiermonnikoog is duidelijk sprake van een negatieve tijdstrend in de overleving (model 5-6: delta QAICc = 24.41, LRT $X^2 = 26.44$, df = 1, $p < 0.0001$). Op Texel is deze tijdstrend niet significant (model 5-7: delta QAICc = -1.97, LRT $X^2 = 0.056$, df = 1, $p < 0.814$).

Het meest parsimone model is daarom model 7 waarin de overleving tijdens strenge winters gemiddeld lager is dan tijdens milde winters, de overleving tijdens jaren met milde winters op Texel constant is ($90.76 \pm 0.01\%$) en op Schiermonnikoog afneemt met gemiddeld 0.33% per jaar (zie Figuur 26).



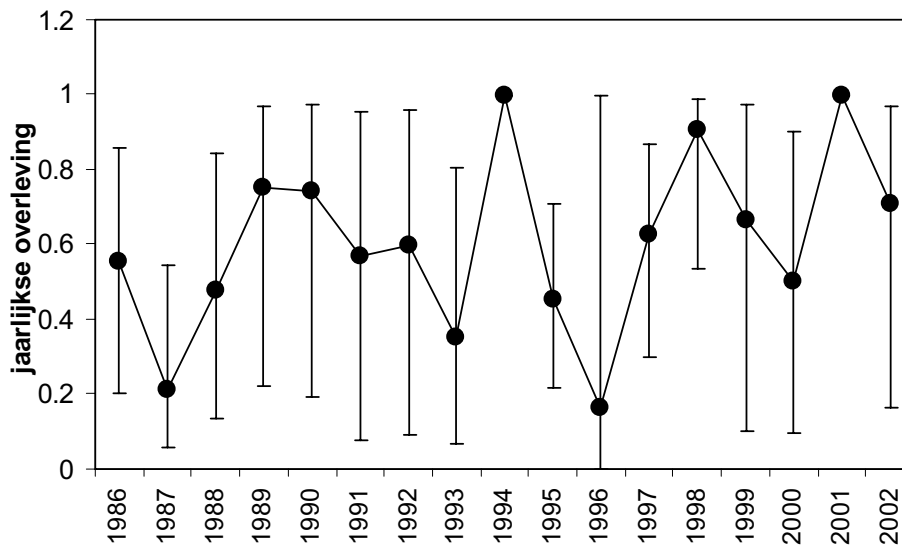
Figuur 26. De met model 7 (Tabel 4) berekende jaarlijkse broedvogel overleving. In dit model is de overleving in jaren met strenge winters (1985, 1986, 1987, 1996 en 1997) jaar- en locatieafhankelijk geschat en de overleving in jaren met milde winters geschat als trend in de tijd.

De modellen 8-11 (Tabel 4) laten zien dat de beste overlevingsschattingen voor het populatiemodel verkregen worden door de overleving onafhankelijk voor elk eiland en elke periode te schatten (model 11). Deze schattingen zijn: Schiermonnikoog 1984-1994 $95.12 \pm 0.005\%$, Schiermonnikoog 1995-2005 $90.28 \pm 0.006\%$, Texel 1984-1994 $89.51 \pm 0.011\%$ en Texel 1995-2005 $84.64 \pm 0.017\%$.

f jaars overleving

De schattingen van de 1^e jaars overleving zijn vanwege beschikbaarheid van gegevens alleen gebaseerd op Schiermonnikoog. Alle kuikens die tussen 1985 en 2001 in het studiegebied geringd werden zijn voor deze analyses gevolgd vanaf uitvliegen tot het eind van de volgende zomer. Na 2001 zijn er te weinig kuikens op Schiermonnikoog groot gekomen om een schatting van de overleving te kunnen maken.

Het volledig tijdsafhankelijke model (Figuur 27) laat grote variatie in overleving tussen jaren zien, maar de geschatte 95% betrouwbaarheids intervallen zijn ook groot. De schattingen leveren geen indicatie voor een systematische trend in de tijd. Met uitsluiting van een aantal jaren waarin geen schatting gemaakt kon worden (1994, 1996 en 2001) bedraagt de 1^e jaars overleving gemiddeld 54.8%. De gemiddelde kans dat een dood kuiken gevonden werd was over de hele periode 25%.



Figuur 27. Jaarlijkse 1^e jaars overleving van vliegglugge op Schiermonnikoog geringde kuikens.

Bijlage 4 Leslie-matrix populatiemodel (Population growth of Oystercatchers)

by Thomas Hagenaars & Bruno Ens

Summary

We formulate Leslie-matrix models for the dynamics of Oystercatcher populations and explore analytically how the population growth depends on model parameters.

For the simplest possible population stratification, namely into juveniles and adults, the dependence of population growth on the parameters can be expressed exactly. As an alternative analytic approach we carry out linear approximations around population equilibrium (i.e. zero growth), and find that these approximations perform well (against the exact solutions) in a considerable region around zero growth. Each of these approximations yields a linear coefficient for one of the parameters that (analytically) measures the sensitivity of the population growth to this parameter as a function of the other parameters.

We subsequently apply the linear approximation technique to a more realistic Leslie-matrix model corresponding to stratification of the population into first-year and second-year juveniles, and breeding and non-breeding adults.

Insight into the contributions of various factors to population growth or decline

The dynamics of Oystercatcher populations are governed by a number of different factors, such as the probability and success of breeding of adult animals in summer and the survival probability of various age groups in winter. The aim of this analysis is to understand how these different factors influence population growth.

Leslie-matrix model of population growth

The year-to-year population growth of an Oystercatcher population can be modelled using a Leslie matrix L , describing the demography in year $k+1$ as a linear transformation of the demographic subgroups of the previous year k . If the number of population subgroups is n , L is an $n \times n$ matrix. The simplest non-trivial case is $n=2$, where we distinguish juvenile (J_k) and adult (A_k) animals:

$$\begin{pmatrix} J_{k+1} \\ A_{k+1} \end{pmatrix} = L \begin{pmatrix} J_k \\ A_k \end{pmatrix} \quad L = \begin{pmatrix} L_{JJ} & L_{JA} \\ L_{AJ} & L_{AA} \end{pmatrix}$$

Parameter	Notation	Range
Net year-to-year non-maturation of juveniles	L_{JJ}	$0 < L_{JJ} < 1$
Net per-capita yearly reproduction of adults	L_{JA}	$L_{JA} > 0$
Net year-to-year maturation of juveniles	L_{AJ}	$0 < L_{AJ} < 1$
Year-to-year survival of adults	L_{AA}	$0 < L_{AA} < 1$

In the table the notion ‘net’ refers to the inclusion of year-to-year mortality/survival.

Exact expression for the year-to-year growth factor

The largest eigenvalue λ of L determines the year-to-year population growth ($\lambda > 1$) or decline ($\lambda < 1$). This eigenvalue describes the yearly rate of steady growth, disregarding transient dynamics. For $n=2$, the so-called characteristic equation determining the eigenvalues of L is a quadratic equation, and we can obtain λ analytically:

$$\lambda = \frac{L_{AA} + L_{JJ}}{2} + \frac{1}{2} \sqrt{(L_{AA} - L_{JJ})^2 + 4L_{JA}L_{AJ}}$$

In the Excel spreadsheet ‘Oystercatcher Population Growth.xls’ we use this analytic expression to explore how the population growth is influenced by changes in the four matrix elements L_{JJ} , L_{AA} , L_{JA} and L_{AJ} . From the expression it is clear that λ depends non-linearly on each of the matrix elements. The strength of the non-linearity in this dependence is determined by the values of the other three matrix elements.

Linearization scheme around the population equilibrium $\lambda=1$

From inspection of the graphs in the worksheet we learn that the curves describing the dependence of λ on each of the matrix elements (the other three being kept fixed) are all only *weakly* non-linear in the neighbourhood of $\lambda=1$. This means that additional insight can be obtained by approximating the analytic expression through linearization around $\lambda=1$:

$$\lambda = 1 + \alpha_{ij} l_{ij} + O(l_{ij}^2),$$

$$L_{ij} = L_{ij}^{(1)} + l_{ij}.$$

Here $ij \in \{AJ\}$, and the equilibrium value $L_{ij}^{(1)}$ is the value of L_{ij} for which $\lambda=1$ (note that $L_{ij}^{(1)}$ is a function of the other three L_{mm} , $mm \neq ij$), and l_{ij} is the deviation from the equilibrium value $L_{ij}^{(1)}$. The coefficients α_{ij} describe the response of the population growth factor to deviations in the matrix element L_{ij} , i.e. the larger α_{ij} , the more sensitive the population growth is to changes in L_{ij} . This sensitivity can be explored using the spreadsheet.

For $n=2$ the linearization scheme gives the following results:

$$\alpha_{JJ} = \frac{(1 - L_{AA})^2}{(1 - L_{AA})^2 + L_{AJ}L_{JA}},$$

$$\alpha_{JA} = \frac{L_{AJ}}{2 - (L_{JJ} + L_{AA})},$$

$$\alpha_{AJ} = \frac{L_{JA}}{2 - (L_{JJ} + L_{AA})},$$

$$\alpha_{AA} = \frac{(1 - L_{JJ})^2}{(1 - L_{JJ})^2 + L_{AJ}L_{JA}}.$$

These results can be obtained either from expansions of the exact solution for λ or by considering the characteristic equation and requiring the term linear in l_{ij} to vanish. By substituting $\lambda=1$ into the characteristic equation we obtain the equilibrium values $L_{ij}^{(1)}$ of the individual matrix elements:

$$L_{JJ}^{(1)} = 1 - \frac{L_{AJ}L_{JA}}{1 - L_{AA}},$$

$$L_{JA}^{(1)} = \frac{(L_{JJ} - 1)(L_{AA} - 1)}{L_{AJ}},$$

$$L_{AJ}^{(1)} = \frac{(L_{JJ} - 1)(L_{AA} - 1)}{L_{JA}},$$

$$L_{AA}^{(1)} = 1 - \frac{L_{AJ}L_{JA}}{1 - L_{JJ}}.$$

[Additionally, we require that the $L_{ij}^{(1)}$ value calculated from these expressions lies inside the range (tabulated above) of L_{ij} . If this is not the case, then the equilibrium $\lambda=1$ is non-existent given the particular values assigned to the three other matrix elements.]

The linear approximations for λ (i.e. the straight lines $\lambda_{ij}=1+\alpha_{ij}l_{ij}$) are compared to the full analytic results in the Excel spreadsheet. For biologically relevant parameter values we find good agreement in a wide neighbourhood of $\lambda=1$.

The following table shows the sensitivities α_{ij} of population growth λ to the different Leslie-matrix elements for a realistic choice of parameter values.

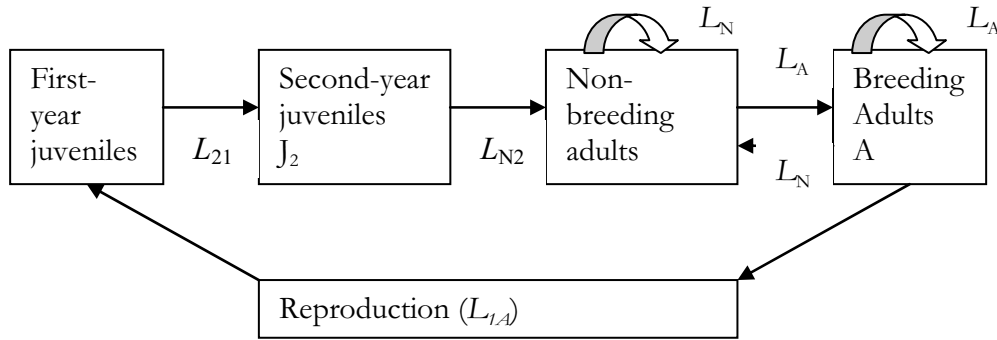
Parameters	(Net' = accounting for survival)	Notation	Value	Range	$L_{ij}^{(1)}$	α_{ij}	λ (lin approx)
Net year-to-year non-maturation of juveniles		L_JJ	0.3	0<L_JJ<1	0.2	0.111111	1.01111
Net per-capita yearly reproduction of adults		L_JA	0.2	L_JA>0	0.175	0.5	1.0125
Net year-to-year maturation of juveniles		L_AJ	0.4	0<L_AJ<1	0.35	0.25	1.0125
Year-to-year survival of adults		L_AA	0.9	0<L_AA<1	0.885714	0.859649	1.01228

From these sensitivity values we can conclude that, at least in this parameter regime, adult survival (L_{AA}) is most influential on population growth, followed by breeding success (L_{JA}). For this example the exact value of population growth is $\lambda=1.01231$ (to five decimals).

Linearization results for a more detailed ($n=4$) Leslie-matrix model

For $n>2$ it is not possible to obtain a (tractable) analytical expression for λ ; however, the linearization scheme around $\lambda=1$ *does* still work.

We are especially interested in the case $n=4$, since this corresponds to the following biologically most realistic stratification of the population:



The Leslie matrix has the form:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & L_{1A} \\ L_{21} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & L_{N2} & L_{NN} & L_{NA} \\ 0 & 0 & L_{AN} & L_{AA} \end{pmatrix}$$

For $\lambda=1$ the matrix elements satisfy the equation:

$$1 - L_{NN} - L_{AA} + L_{NN}L_{AA} - L_{AN}L_{NA} - L_{1A}L_{21}L_{N2}L_{AN} = 0.$$

This equation is used to obtain the equilibrium values of the seven individual matrix elements, e.g.

$$L_{NN}^{(1)} = 1 - \frac{L_{AN}L_{NA} + L_{1A}L_{21}L_{N2}L_{AN}}{1 - L_{AA}}.$$

We note that although we are now unable to analytically evaluate λ exactly, we can set $\lambda=1$ exactly in the spreadsheet by choosing one of the parameters equal to its equilibrium value. The linear coefficients α_{ij} are found by substituting $\lambda=1+\alpha_{ij}/l_{ij}$ and $L_{ij} = L_{ij}^{(1)} + l_{ij}$ into the characteristic equation for λ and requiring the term linear in l_{ij} to vanish. This results in the analytic expressions for these coefficients, e.g:

$$\alpha_{NN} = \frac{(1 - L_{AA})^2}{(1 - L_{AA})^2 + L_{AN}L_{NA} + 3L_{1A}L_{21}L_{N2}L_{AN} - 2L_{1A}L_{21}L_{N2}L_{AN}L_{AA}},$$

$$\alpha_{AN} = \frac{(L_{NA} + L_{21}L_{1A}L_{N2})^2}{L_{NA}(2 - (L_{NN} + L_{AA})) + L_{1A}L_{21}L_{N2}(4 - 3(L_{NN} + L_{AA}) + 2L_{NN}L_{AA})},$$

$$\alpha_{AA} = \frac{(1 - L_{NN})^2}{(1 - L_{NN})^2 + L_{AN}L_{NA} + 3L_{1A}L_{21}L_{N2}L_{AN} - 2L_{1A}L_{21}L_{N2}L_{AN}L_{NN}}.$$

Thus, by resorting to linear approximation, we are able to describe the population growth rate analytically even for the realistically stratified ($n=4$) Leslie-matrix model, for which the exact solution for λ can not be obtained analytically. The quality of the linear approximations can be assessed (in the spreadsheet) by inspecting the differences between the seven λ values from the seven individual linear approximations. In the spreadsheet we also check the approximations against a numerical calculation of λ .

Three example parameter combinations

Numerically calculated λ values are (from top to bottom): $\lambda=1.00125, 1.046, 0.950$. From the linear coefficients we conclude that λ is most sensitive to L_{AA} , followed by L_{NA} and L_{1A} . The first two make up adult survival, and the last represents breeding success; so this is accordance with the highest sensitivities in the 2x2 Leslie-matrix model.

Parameters (Net' = accounting for survival)	Notation	Value	Range	$L_{ij}^{(1)}$	α_{ij}	λ (lin approx)
Net per-capita yearly reproduction of adults	L_1A	0.1	L_1A>0	0.232843	0.329032	0.95629032
Year-to-year survival of first-year juveniles	L_21	0.8	0<L_21<1	1.862745	0.041129	0.95629032
Year-to-year survival of second-year juveniles	L_N2	0.85	0<L_N2<1	1.979167	0.03871	0.94450945
Net year-to-year non-breeding to non-breeding	L_NN	0.3	0<L_NN<1	0.454857	0.358334	0.94450945
Net year-to-year breeding to non-breeding	L_NA	0.25	0<L_NA<1	0.340333	0.530223	0.95210322
Net year-to-year non-breeding to breeding	L_AN	0.6	0<L_AN<1	0.77044	0.275377	0.95306465
Net year-to-year breeding to breeding	L_AA	0.65	0<L_AA<1	0.727429	0.664029	0.94858521
Parameters (Net' = accounting for survival)	Notation	Value	Range	$L_{ij}^{(1)}$	α_{ij}	λ (lin approx)
Net per-capita yearly reproduction of adults	L_1A	0.3	L_1A>0	0.178571	0.427119	1.05186441
Year-to-year survival of first-year juveniles	L_21	0.8	0<L_21<1	0.47619	0.160169	1.05186441
Year-to-year survival of second-year juveniles	L_N2	0.9	0<L_N2<1	0.535714	0.142373	1.05186441
Net year-to-year non-breeding to non-breeding	L_NN	0.2	0<L_NN<1	-0.106	0.124347	1.03805024
Net year-to-year breeding to non-breeding	L_NA	0.1	0<L_NA<1	0.012571	0.537469	1.04699017
Net year-to-year non-breeding to breeding	L_AN	0.7	0<L_AN<1	0.506329	0.259285	1.05021604
Net year-to-year breeding to breeding	L_AA	0.8	0<L_AA<1	0.7235	0.580173	1.0443832
Parameters (Net' = accounting for survival)	Notation	Value	Range	$L_{ij}^{(1)}$	α_{ij}	λ (lin approx)
Net per-capita yearly reproduction of adults	L_1A	0.2	L_1A>0	0.196759	0.385714	1.00125
Year-to-year survival of first-year juveniles	L_21	0.8	0<L_21<1	0.787037	0.096429	1.00125
Year-to-year survival of second-year juveniles	L_N2	0.9	0<L_N2<1	0.885417	0.085714	1.00125
Net year-to-year non-breeding to non-breeding	L_NN	0.3	0<L_NN<1	0.2944	0.221553	1.00124069
Net year-to-year breeding to non-breeding	L_NA	0.15	0<L_NA<1	0.147667	0.534378	1.00124688
Net year-to-year non-breeding to breeding	L_AN	0.6	0<L_AN<1	0.595238	0.262166	1.00124841
Net year-to-year breeding to breeding	L_AA	0.75	0<L_AA<1	0.748	0.622333	1.00124467

