

Demografische analyses van Strandplevier en Bontbekplevier



Maja Roodbergen,
Jurrian van Irsel,
Eelke Jongejans,
Ruud Foppen,
Jeroen Nienhuis,
Henk van der Jeugd,
Lisenka de Vries &
Julia Stahl

Sovon-rapport 2019/93
CAPS-rapport 2019/01



Vogeltrekstation Radboud Universiteit

Demografische analyses van Strandplevier en Bontbekplevier

Maja Roodbergen, Jurrian van Irsel, Eelke Jongejans, Ruud Foppen, Jeroen Nienhuis, Henk van der Jeugd, Lisenka de Vries & Julia Stahl



Dit rapport is samengesteld in opdracht van



Colofon

© Sovon Vogelonderzoek Nederland 2019

Dit rapport is samengesteld in opdracht van Vogelbescherming Nederland

Wijze van citeren: Roodbergen M., van Irsel J., Jongejans E., Foppen R., Nienhuis J., van der Jeugd H., de Vries L. & Stahl J. 2019. Demografische analyses van Strandplevier en Bontbekplevier. Sovon-rapport 2019/93. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen; tevens CAPS rapport 2019/01.

Illustratie omslag: Jouke Altenburg, Harvey van Diek (inzet) & Hans Schekkerman (achterop)

Opmaak: John van Betteray, Sovon Vogelonderzoek Nederland

ISSN-nummer: 2212 5027

Sovon Vogelonderzoek Nederland

Toernooiveld 1

6525 ED Nijmegen

e-mail: info@sovon.nl

website: www.sovon.nl

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

Inhoud

| | |
|---|----|
| Dankwoord | 2 |
| Samenvatting | 3 |
| 1. Inleiding | 5 |
| 1.1. Aanleiding | 5 |
| 1.2. Onderzoeksvragen | 5 |
| 1.3. Opzet van dit rapport | 6 |
| Deel I: Eerdere studies | 7 |
| 2. Resultaten eerdere studies | 7 |
| 2.1. Bontbekplevier | 7 |
| Inleiding | 7 |
| Verspreiding, aantallen en aantalsontwikkeling | 7 |
| Demografie | 8 |
| Modellering van de populatieontwikkeling | 8 |
| Reproductiesucces | 9 |
| Uitwisseling tussen deelgebieden | 10 |
| 2.2. Strandplevier | 12 |
| Inleiding | 12 |
| Verspreiding, aantallen en trend | 12 |
| Demografie | 13 |
| Modellering van de populatieontwikkeling | 13 |
| Reproductiesucces | 14 |
| Uitwisseling tussen deelgebieden | 15 |
| Deel II: Aanvullende demografische analyses | 17 |
| 3. Methoden | 17 |
| Nestsucces | 17 |
| Trends in nestsucces | 17 |
| Uitvliagsucces | 17 |
| Overleving | 19 |
| Dispersie | 19 |
| 4. Resultaten | 21 |
| 4.1. Bontbekplevier | 21 |
| Nestsucces | 21 |
| Trends in nestsucces | 21 |
| Uitvliagsucces | 21 |
| Overleving | 22 |
| Dispersie | 22 |
| 4.2. Strandplevier | 22 |
| Nestsucces | 22 |
| Uitvliagsucces | 23 |
| Overleving | 23 |
| Dispersie | 23 |
| 4.3. Populatiemodel | 23 |
| 5. Conclusies en discussie | 25 |
| Randvoorwaarden voor een stabiele populatie | 25 |
| Dispersie | 25 |
| Bezoekeffecten en aanknopingspunten voor bescherming | 25 |
| Beperkte informatie over omgevingsvariabelen belemmert link naar handvatten | 26 |

| | |
|--|----|
| Literatuur | 27 |
| Bijlage. Master-thesis Jurrian van Irsel | 28 |

Dankwoord

Deze studie is uitgevoerd in opdracht van Vogelbescherming Nederland. Veel dank aan Bert Denneman voor het kritische meedenken. Wij zijn Floor Arts van Deltamilieu Projecten zeer erkentelijk voor het aanleveren van reproductiegegevens van zowel Bontbek- als Strandplevier uit de Delta en Hans Schekkerman voor het meedenken

met de analyses aan uitvliegsucces. Ook willen wij LandschappenNL bedanken voor het beschikbaar stellen van hun nestgegevens van Bontbekplevieren. Tot slot veel dank aan Pim Wolff, Frank Majoor en Peter Meininger voor het beschikbaar maken en stellen van de kleurringgegevens voor overlevingsanalyses.

Samenvatting

De Strandplevier en de Bontbekplevier zijn kustbroedvogels van de Rode Lijst (met kwalificaties ‘bedreigd’, respectievelijk ‘kwetsbaar’) en zijn doelsoorten van het Actieplan Broedvogels Waddenzee en het Actieplan Bedreigde Vogels van Vogelbescherming Nederland. Voor deze soorten geldt daarmee een hoge prioriteit bij het nemen van actieve beschermingsmaatregelen, zoals het verbeteren van het leefgebied. Om een beter beeld te krijgen van het handelingsperspectief met het oog op bescherming van deze twee aandachtsoorten is meer inzicht in de populatiedynamiek van belang. In voorliggende studie zijn eerst de resultaten uit twee eerdere populatiestudies op een rij gezet en aangevuld met ontbrekende informatie over de landelijke verspreiding, aantallen en aantalsontwikkelingen (deel I). Vervolgens zijn voor beide soorten aanvullende demografische gegevens geïnventariseerd en geanalyseerd (deel II).

Bij de analyses van nestsucces en uitvliagsucces werd bepaald of de omgevingsvariabelen begrazing, eiland, hoogte hoogtij, toegankelijkheid, legdatum, weercijfer, temperatuur en neerslag een effect hadden. Alleen bij de nestgegevens konden relaties met enkele omgevingsvariabelen worden aangetoond. Bij de Bontbekplevier had eilandligging een significant positief en begrazing een negatief effect op het nestsucces. Het nestsucces van de Strandplevier werd negatief beïnvloed door publieke toegankelijkheid van de broedlocatie.

Geen van de demografische parameters liet een trend zien in de tijd. Wel was er bij de Strandplevier een significant effect van de interactie tussen leeftijd (adult vs juveniel) en periode (1950-1998/ 1999-

2002/ 2003-2018) op de overlevingskans. De overlevingskans was lager bij eerstejaars vogels dan bij adulten en dit verschil was het grootst in de eerste periode, toen de schatting van de eerstejaarsoverleving erg laag was. De adultenoverleving leek weinig te verschillen tussen periodes.

Voor beide soorten konden geen dispersieanalyses worden uitgevoerd, omdat de parameters niet konden worden geschat door een gebrek aan de benodigde data.

De uit deze analyses resulterende waarden voor demografische parameters (tabel 5.1) zijn gebruikt om met behulp van matrix-populatiemodellen de populatiegroeisnelheden uit te rekenen. Deze waren 0,84 voor de Bontbekplevier en 0,85 voor de Strandplevier, op basis van het scenario waarin de juvenielenoverleving is gecorrigeerd voor een emigratiekans van 20%. Dit is lager dan de in het veld waargenomen trends, wat betekent dat één of meerdere van de gevonden waarden zullen zijn onderschat.

Het ontbreken van goede data van relevante omgevingsvariabelen is een belangrijke belemmering en een aandachtspunt voor de speurtocht naar handvatten voor bescherming en gebiedsbeheer. Een investering in een database of overzicht van parameters die handvatten bieden voor maatregelen in beheer of bescherming zou een goede basis leggen onder toekomstige verkenningen waarin de effecten van omgevingsvariabelen kwantitatief mee kunnen worden gewogen bij populatieanalyses.

Tabel 5.1. Samenvatting van de resultaten van de demografische analyses voor Bontbek- en Strandplevier.

| Bontbekplevier | periode | regio | parameterwaarde | SE |
|-------------------------------------|-----------|-------|-----------------|-------------|
| nestsucces vasteland, niet begraasd | 1999-2002 | Delta | 0,24 | |
| nestsucces vasteland, begraasd | 1999-2002 | Delta | 0,15 | |
| nestsucces eiland, niet begraasd | 1999-2002 | Delta | 0,51 | |
| nestsucces eiland, niet begraasd | 1999-2002 | Delta | 0,40 | |
| uitvliagsucces | 1997-2018 | Delta | 0,57 | 0,05 |
| eerstejaars overleving | 1970-2018 | NL | 0,30 | 0,04 |
| adultenoverleving | 1970-2018 | NL | 0,73 (0,67) | 0,02 (0,01) |
| Strandplevier | periode | regio | parameterwaarde | SE |
| nestsucces, afgesloten | 1999-2002 | Delta | 0,18 | |
| nestsucces, toegankelijk | 1999-2002 | Delta | 0,07 | |
| uitvliagsucces | 1997-2018 | Delta | 0,39 | 0,04 |
| eerstejaars overleving | 1950-2018 | NL | 0,22 (0,31) | 0,11 (0,05) |
| adultenoverleving | 1950-2018 | NL | 0,77 | 0,04 |

1. Inleiding

1.1. Aanleiding

De Strandplevier en de Bontbekplevier zijn kustbroedvogels van de Rode Lijst (met kwalificaties ‘bedreigd’, respectievelijk ‘kwetsbaar’) en zijn doelsoorten van het Actieplan Broedvogels Waddenzee en het Actieplan Bedreigde Vogels van Vogelbescherming Nederland. Voor deze soorten geldt daarmee een hoge prioriteit bij het nemen van actieve beschermingsmaatregelen, zoals het verbeteren van het leefgebied. Het programma Wij & Wadvogels is gericht op bescherming van o.a. Strand- en Bontbekplevier; recentelijk heeft Vogelbescherming bovendien de brochure ‘Steun voor Strandbroeders’ uitgebracht. Vogelbescherming Nederland wil een beter beeld krijgen van de populatiedynamiek van deze twee aandachtsoorten en daarmee van het handelingsperspectief met het oog op bescherming.

Van der Jeugd *et al.* (2014) hebben in opdracht van Vogelbescherming onderzocht voor welke soorten vogels ‘geïntegreerde populatiemonitoring’ een wenselijke en bruikbare methode is om de ontwikkelingen van de populaties in de Waddenzee te volgen en te voorspellen. Daarbij zijn voor 22 soorten, waaronder de Strand- en Bontbekplevier, populatiemodellen opgesteld. Voor deze twee soorten werden de reeds eerder gepubliceerde schattingen van broedsucces (2000-2005; Meininger *et al.* 2006) en overleving (1999-2002; Foppen *et al.*, 2006) uit het Deltagebied gebruikt. In beide gevallen was de afname die door het model werd berekend vele malen groter dan de waargenomen afname (Strandplevier: -26% vs -3,5% per jaar; Bontbekplevier: -18% vs -2% per jaar), wat zeer waarschijnlijk werd veroorzaakt door de beperkte kwantiteit en kwaliteit van de gebruikte demografische parameters. Aanbevolen werd dan ook om meer demografische gegevens te verzamelen.

Daarnaast hebben Schekkerman *et al.* (2017) de beschikbaarheid geïnventariseerd van demografische gegevens van vogelpopulaties in de Delta. Hierbij is van onder andere de Strand- en Bontbekplevier ook het reproductiesucces geschat en is een verkenning uitgevoerd van de hoeveelheid uitwisseling van individuen tussen (deel)populaties binnen en buiten de Delta. Voor beide soorten werd geconcludeerd dat de databeschikbaarheid voldoende is voor geïntegreerde demografische analyses (zie box) om meer inzicht te krijgen in de ‘gezondheid’ of duurzaamheid van de populaties in het Deltagebied. Vogelbescherming Nederland heeft dan ook aan Sovon, het Vogeltrekstation en de Radboud Universiteit Nijmegen opdracht gegeven zoveel mogelijk reeds aanwezige gegevens van demografische parameters

Geïntegreerde populatieanalyses

Er zijn goede redenen om vogelmonitoring niet te beperken tot het ‘eenvoudigweg’ volgen van aantallen, maar hierbij ook de onderliggende demografische mechanismen te betrekken - een aanpak die wordt aangeduid als ‘geïntegreerde populatiemonitoring’ (Integrated Population Monitoring, IPM, Baillie 1990). Reproductie en sterfte vormen de link tussen individu en populatie, en zijn dus essentieel voor het leggen van dwarsverbanden tussen onderzoek op organismaal en populatieniveau. Omdat ze de schakels zijn via welke milieucondities invloed uitoefenen op de populatiegrootte is nagaan welke demografische processen een waargenomen toe- of afname aandrijven een logische eerste stap naar het achterhalen van de oorzaken van aantalsveranderingen. Dit geeft inzicht in het deel van de jaarcyclus, en daarmee soms in het geografische gebied, waar zich veranderingen voordoen. Demografische informatie is daardoor een belangrijk hulpmiddel bij het ‘waarderen’ van trends en het identificeren van maatregelen. Bovendien kunnen betrouwbare demografische gegevens worden gebruikt om populatiemodellen te voeden. Geïntegreerde populatiemodellering maakt een vroegtijdiger signalering (early warning) mogelijk van veranderingen die pas na enige tijd tot uiting komen in de aantallen, zoals een dalend broedsucces bij lang levende vogelsoorten en biedt het de mogelijkheid om source- en sink-situaties te herkennen: specifieke broedgebieden waar structureel meer jongen worden geproduceerd dan nodig is om de lokale aantallen stabiel te houden (en die daardoor een belangrijke bron (source) kunnen zijn van recruta elders in de regio), of juist structureel minder (sinks die wel significante aantallen broedparen herbergen maar toch geen, of zelfs een negatieve, bijdrage leveren aan de populatiegroei). (Overgenomen en aangepast uit Van der Jeugd *et al.* (2014) en Schekkerman *et al.* (2017))

te verzamelen en dergelijke demografische analyses uit te voeren en bovendien de mate van uitwisseling tussen populaties nader te kwantificeren. Het resultaat hiervan heeft geleid tot voorliggend rapport.

1.2. Onderzoeksvragen

Eigenschappen van een ‘demografisch gezonde’ populatie zijn:

1. Reproductie en sterfte zijn in balans of er is een netto reproductie-overschot, zodat de populatiegrootte op eigen kracht (d.w.z. zonder netto immigratie van individuen uit andere populaties)

stabiel kan zijn of toenemen.

2. De populatie maakt deel uit van een netwerk van populaties via uitwisseling (dispersie) van individuen. Zo'n netwerk kan een 'buffer' vormen bij catastrofes zoals tijdelijke pieken in sterfte of perioden met zeer lage reproductie en voorkomt inteelt.

De hoofdvragen van dit onderzoek zijn derhalve:

- a. Wordt voor de Nederlandse populaties van Strandplevier en Bontbekplevier voldaan aan criterium 1 (reproductie en sterfte zijn in balans of er is een reproductieoverschot)?
- b. Als dat niet het geval is: welke demografische parameter (reproductie of overleving) schiet tekort?

Nevendoelen zijn:

- c. Nader kwantificeren van samenhang (connectiviteit, uitwisseling) tussen deelpopulaties.

- d. Kwantificeren van de mate van uitwisseling tussen de populaties in Nederland en elders in Europa.
- e. Duiden handvatten voor bescherming op basis conclusies vragen a en b.

1.3. Opzet van dit rapport

Allereerst zijn in Deel 1 (hoofdstuk 2 en 3) voor de volledigheid de relevante resultaten uit de twee eerdere studies aan (onder andere) Bontbekplevier en Strandplevier opgenomen (van der Jeugd *et al.* 2014 en Schekkerman *et al.* 2017), aangevuld met ontbrekende informatie over de landelijke verspreiding, aantallen en aantalsontwikkelingen.

Vervolgens worden in Deel 2 voor beide soorten de beschikbare data en analyses (hoofdstuk 4), met de resultaten (hoofdstuk 5), conclusies en discussie (hoofdstuk 6) beschreven.

Deel I: Eerdere studies

2. Resultaten eerdere studies

In dit hoofdstuk zijn voor de volledigheid per soort de soortbeschrijving en relevante resultaten uit Van der Jeugd *et al.* (2014) en Schekkerman *et al.* (2017) opgenomen. Deze zijn waar relevant aangepast, onder andere omdat het eerste rapport zich richtte op de situatie in de Waddenzee (hoewel door afwezigheid van gegevens uit de Waddenzee veelal data uit de Delta zijn gebruikt), en ook de doortrekkers en wintervogels omvatte. Daarnaast is ontbrekende informatie over de landelijke verspreiding, aantallen en aantalsontwikkelingen aangevuld.

Per paragraaf is aangegeven of en uit welk van de twee rapporten de paragraaf is overgenomen (en eventueel aangepast).

2.1. Bontbekplevier

Inleiding

(uit van der Jeugd *et al.*, 2014)

De bontbekplevier is een vogel die voornamelijk broedt in open en zilte gebieden aan de kust: op schaars begroeide hoge delen van stranden, primaire duintjes, en dijkvoeten en op opgespoten terreinen. De soort is echter niet geheel afhankelijk van zoute milieus en komt in mindere mate ook voor langs de kusten van het IJsselmeer, in akkers en plaatse-lijk langs de grote rivieren. Het voedsel bestaat uit wormen, schelpdieren en andere bodemfauna die gezocht wordt in de bovenste laag van slikken en stranden. De prooien worden visueel opgespoord en met hun korte snavel door de plevieren van de grond gepikt. Bontbekplevieren kunnen meerdere legsels per jaar produceren. Het voedsel van de jongen bestaat vooral uit insecten die worden gevonden tussen de vegetatie of op de kale bodem.

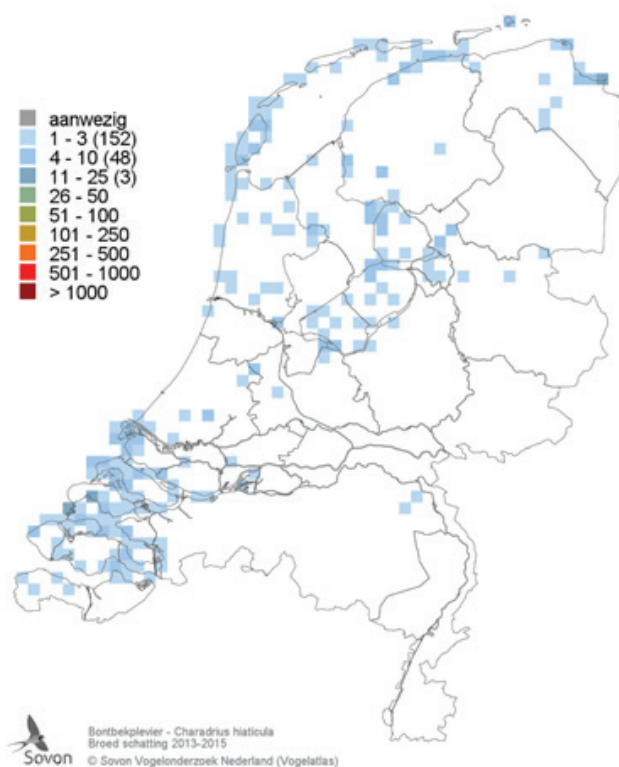
De bontbekplevieren die in Nederland broeden behoren tot de ondersoort *C. h. hiaticula*. Het broedgebied van deze ondersoort strekt zich uit van IJsland, via het Oostzeegebied en Zuid-Scandinavië tot Groot-Brittannië, Ierland en Frankrijk. [...]

In de winter trekken de meeste bontbekplevieren van de Noordwest-Europese populatie naar Zuidwest-Europa, de Nederlandse vogels naar het lijkt vooral naar West-Frankrijk en Zuid-Engeland. Een klein deel van de Nederlandse populatie overwintert in het Deltagebied, vooral tijdens zachte winters.

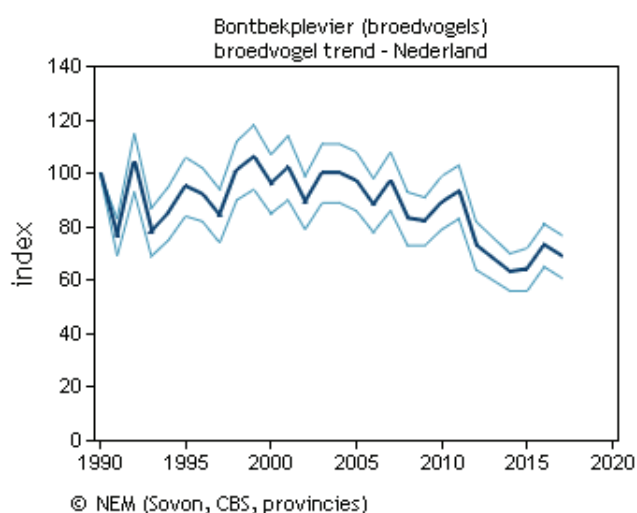
Verspreiding, aantallen en aantalsontwikkeling (Aangevuld)

Bontbekplevieren broeden in Nederland vooral in de Delta (ca. 40-50% van de Nederlands populatie) en de Wadden (ca. 30%). Belangrijke gebieden zijn onder andere de Oosterschelde en de Voordelta, (Arts *et al.*, 2017) en Texel, de Friese Waddenkust en de Eemsmond. Daarnaast broedt een klein deel op akkers in het Westen en Noorden van Nederland, vooral rondom het IJsselmeer (enkele tientallen paren, figuur 2.1). Recent is er een kleine populatie op de Marker Wadden ontstaan, in 2019 54 broedpaar (Jan van der Winden, *mond.*). De totale broedpopulatie in Nederland telt 300-360 paren (2013-2015, Koffijberg & Arts, 2018).

De landelijke populatie vertoont een significante afname; de soort is sinds 1990 met 30-40% afgenomen (figuur 2.2). Deze afname heeft zowel in de Delta als de Waddenzee plaatsgevonden, al lijkt de populatie in de Eems-Dollard regio stabiel tot fluctuerend. Zij



Figuur 2.1. Broedverspreiding van de Bontbekplevier in Nederland in de periode 2013-2015 (absolute schattingen per atlasblok, Sovon, 2018).



Figuur 2.2. Aantalsontwikkeling van de Bontbekplevier in Nederland (www.sovon.nl).

wordt vooral veroorzaakt door onvoldoende reproductie door recreatie, predatie en vegetatiesuccessie (Koffijberg & Arts, 2018).

Demografie

(uit van der Jeugd *et al.*, 2014)

Er zijn maar weinig demografische gegevens bekend voor de Waddenzeepopulatie. Tulp (1998) vond in 1997 op Terschelling en Griend een gemiddeld broedsucces van 0.53 vliegvlugge jongen per paar. Dit komt overeen met de eerste vier jaren uit een studie uitgevoerd in het Deltagebied (tabel 2.1; Meininger *et al.* 2006). [...] Gemiddeld over de onderzoeksperiode van zes jaren produceerden bontbekplevieren hier 0.55 vliegvlugge jongen per paar per jaar. Het broedsucces lijkt na 2003 hoger te liggen (tabel 2.1).

Uit het Waddengebied zijn geen gegevens beschikbaar over de overlevingskansen van bontbekplevieren. In het Deltagebied is in de periode 1999-2002 jaarlijks een groot deel van de pullen gekleurnd, evenals een deel van de adulte vogels. Jaarlijks werden zo veel mogelijk van deze kleureringen afgelezen

Tabel 2.1. Aantal vliegvlugge jongen per paar in het Deltagebied (Meininger *et al.* 2006).

| jaar | vliegvlug/paar |
|-----------|----------------|
| 2000 | 0.55 |
| 2001 | 0.47 |
| 2002 | 0.42 |
| 2003 | 0.49 |
| 2004 | 0.64 |
| 2005 | 0.76 |
| gemiddeld | 0.55 |

Tabel 2.2. Schattingen van de jaarlijkse overleving van bontbekplevieren in het Deltagebied (Foppen *et al.* 2006), per jaar en leeftijdsklasse.

| jaar | 1 ^e jaar | SE | adult | SE |
|-----------|---------------------|-------|-------|-------|
| 1999 | 0.35 | 0.082 | 0.82 | 0.065 |
| 2000 | 0.30 | 0.069 | 0.80 | 0.057 |
| 2001 | 0.27 | 0.083 | 0.61 | 0.063 |
| gemiddeld | 0.32 | | 0.74 | |

en met MARK werd de jaarlijkse overleving geschat aan de hand van deze aflezings (CJS model). Er werden twee leeftijdscategorieën onderscheiden; eerstejaars en adulte vogels. Op basis hiervan hadden bontbekplevieren in het eerste levensjaar een overlevingskans van 0.32 en daarna een jaarlijkse overleving van 0.74 (Foppen *et al.* 2006). De eerstejaars vogels in het Deltagebied hebben een relatief lage overleving vergeleken met de waarde van 0.59 gevonden door Pienkowski (1984) in Noordoost-Engeland. Een waarschijnlijke oorzaak voor deze lage overlevings-cijfers is dat mortaliteit van kuikens tussen het moment van ringen en van uitvliegen van de jongen is meegenomen in de overlevingsmodellen, waardoor de werkelijke overleving in het eerste jaar waarschijnlijk hoger is dan aangegeven in tabel 2.2. Ook vonden Foppen *et al.* (2006) een permanente emigratie van 20% wat zorgt voor een onderschatting van de lokale overleving. Omdat de overleving slechts over drie jaren is gemeten is het niet mogelijk vast te stellen of zij over langere tijd is veranderd.

Modellering van de populatieontwikkeling

(Waar relevant aangepast uit van der Jeugd *et al.*, 2014)

In het populatiemodel zijn de gegevens uit het Deltagebied gebruikt. Volgens het model zou de populatie bontbekplevieren met 18% per jaar dalen, veel sterker dan de krap 2% afname die zowel de korte als de lange termijn trend laten zien (tabel 2.3). Een belangrijke kanttekening hierbij is dat de basisgegevens alleen afkomstig zijn uit de Delta en dat ze zijn verzameld in de jaren waarin de populatie het snelst terugliep. Mogelijk was het broedsucces in de onderzoeksperiode laag vergeleken met eerdere en latere jaren. Verder is onbekend in hoeverre de gegevens uit het Deltagebied ook toepasbaar zijn op het Waddengebied. Volgens Tulp (1998, gebaseerd op Pienkowski 1984) moet voor een stabiele populatie de overleving gemiddeld 57% (Pienkowski 1984) bedragen voor de eerstejaarsvogels en 75% voor de adulten bij een reproductief succes van gemiddeld 0.9. Als de (veel) lagere waarden die in de Delta zijn gevonden voor de eerstejaars-overleving en het reproductiesucces bij benadering correct zijn, is het

Tabel 2.3. Voorspelde populatiegroei op basis van een stochastisch populatiemodel met 10 000 simulaties en werkelijke populatiegroei op basis van aantalsontwikkeling.

| | gemiddelde | SD | 95% L | 95% H |
|---|------------|-------|--------|--------|
| populatiemodel groeisnelheid λ | 0.830 | 0.041 | 0.749 | 0.911 |
| populatiemodel groeisnelheid r | -0.187 | 0.050 | -0.288 | -0.093 |
| populatiegrootte: broedparen N_{tot}/N_{bp} | 2.555 | 0.051 | 2.456 | 2.657 |
| waargenomen groeisnelheid 1991-2010 | 0.986 | - | - | - |
| waargenomen groeisnelheid 2000-2010 | 0.989 | - | - | - |

aannemelijk dat de Nederlandse bontbekplevierenpopulatie een sink is waarin het reproductief succes de jaarlijkse mortaliteit niet kan compenseren. Dit kan betekenen dat de populatie profiteert van een jaarlijkse influx van broedvogels uit omliggende populaties.

Er zijn ook andere factoren die een rol kunnen spelen bij de sterke populatieafname die het model laat zien. Zo is er geen rekening gehouden met het feit dat bontbekplevieren na hun eerste legsel een tweede of zelfs een derde legsel kunnen hebben. Gegevens over de frequentie waarmee dit voorkomt ontbreken echter. Daarnaast lijkt de overleving van de adulten ook aan de lage kant te zijn, ten opzichte van de 85% gevonden door Wallander & Andersson (2003). Bontbekplevieren overwinteren op korte afstand van hun broedgebied en blijven in West-Europa. Mogelijk hebben onverwachte problemen in het overwinteringsgebied zoals slecht weer en voedseltekort een negatief effect gehad op de overleving in de Delta-studie (Foppen *et al.* 2006). Volgens de gevoeligheidsanalyse is de populatiegroei het meest gevoelig voor veranderingen in de overleving van de adulte vogels (tabel 2.4). Gezien de vele vraagtekens bij de betrouwbaarheid van de gebruikte gegevens en de vertaling naar de populatiemodellering wordt aanbevolen meer demografische gegevens te verzamelen in het Waddengebied. Gezien de schaarste van de soort zal het voor de overleving van de broedvogels nauwelijks mogelijk zijn een bruikbare steekproef te ringen, maar jaarlijkse gegevens over

Tabel 2.4. Demografische parameters gebruikt in het populatiemodel voor de bontbekplevier, en hun elasticiteit. De parameter(s) met de hoogste elasticiteit is/zijn vetgedrukt weergegeven.

| | parameter | waarde | elasticiteit |
|-------------|--------------------------------|--------|--------------|
| reproductie | fractie 2kj broedend | 1.00 | 0.0115 |
| | fractie 3kj broedend | 1.00 | 0.0103 |
| | fractie 4kj broedend | 1.00 | 0.0091 |
| | fractie 5kj broedend | 1.00 | 0.0081 |
| | fractie >5kj broedend | 1.00 | 0.0672 |
| | vliegvlugge jongen / broedpaar | 0.55 | 0.1082 |
| overleving | overleving eerstejaars (1-2kj) | 0.32 | 0.1069 |
| | overleving tweedejaars (2-3kj) | 0.74 | 0.0952 |
| | overleving derdejaars (3-4kj) | 0.74 | 0.0846 |
| | overleving adulten (v.a.4kj) | 0.74 | 0.7195 |

broedsucces zouden al veel helpen. [...]

Reproductiesucces

(Uit Schekkerman *et al.* 2017)

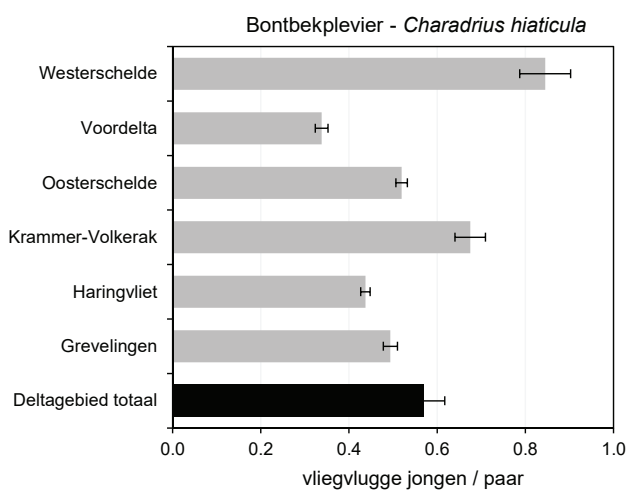
Broedsuccesschattingen voor Bontbekplevieren waren beschikbaar van 140 locatie-jaren, hoofdzakelijk uit 1999-2001 en vanaf 2006, en de meeste uit de deelregio's Oosterschelde (51) en Grevelingen (37, tabel 2.5). De gegevens zijn verzameld met de extensieve methode [zie voor uitleg Schekkerman *et al.* 2017], en vooral in 2000 en 2001 ook door intensiever soortgericht onderzoek (Majoor *et al.* 2002). Mede doordat per locatie maar een beperkt aantal paren kan worden gevolgd, en het bij deze nest-

Tabel 2.5. Beschikbaarheid van gegevens over reproductiesucces van Bontbekplevieren uit het Deltagebied, 1994-2015. Per subregio en per jaar is het aantal locaties weergegeven waarvan een schatting van het aantal vliegvlugge jongen per paar voorhanden is. De kolom N_{gem} geeft het gemiddelde aantal 'onderzochte' broedparen per locatie/jaar-combinatie.

| | jaar | 94 | 95 | 96 | 97 | 98 | 99 | 00 | 01 | 02 | 03 | 04 | 05 | 06 | 07 | 08 | 09 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | totaal | N_{gem} |
|----------------------|------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|--------|-----------|
| Grevelingen | | | | | | | | 3 | 3 | | | | | 2 | 2 | 6 | 7 | 5 | 1 | 3 | 3 | 1 | 1 | 37 | 4 |
| Hollands Diep | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | 1 | 1 |
| Haringvliet | | | | | | | | 3 | 2 | | | | | 1 | 1 | 1 | | 1 | | | | 1 | | 10 | 2 |
| Krammer-Volkerak | | | | | | | | 2 | 2 | | | | | 1 | 1 | | | | | | | | | 6 | 7 |
| Oosterschelde | | | | | | | 2 | 14 | 14 | | | | | 5 | 3 | 1 | 2 | | | 2 | 4 | 1 | 3 | 51 | 3 |
| Maasvlakte/Voordelta | | | | | | | 1 | 5 | 2 | | | | | | | | | | | | 2 | 2 | 3 | 15 | 4 |
| Westerschelde | | | | | 1 | | | 5 | 8 | | | | | | | 1 | | 2 | | 2 | | | 1 | 20 | 2 |
| Totaal | | | | | 1 | | 3 | 32 | 31 | | | | | 9 | 7 | 9 | 9 | 8 | 1 | 7 | 9 | 6 | 8 | 140 | 3 |

vlieder niet eenvoudig is om het aantal vliegvlugge jongen vast te stellen, laten de data te wensen over, maar een indruk valt er zeker uit te destilleren. Het overall gemiddelde broedsucces over de periode 1994-2015 bedraagt ca. 0.6 vliegvlugge jongen per broedpaar. Er was significante variatie in reproductiesucces tussen deelregio's (GLM; $F_{6,120}=3.68$, $P=0.002$). De Westerschelde springt eruit met een relatief hoog gemiddeld broedsucces, de Voordelta scoort het laagst (fig. 2.3).

De ontwikkeling in het reproductiesucces van Bontbekplevieren wijkt niet af van een stabiele trend ($F_{1,132}=1.08$, $P=0.30$). Ook trends in afzonderlijke deelregio's zijn niet significant, maar de richting is vrijwel overal toenemend (fig. 2.4).



Figuur 2.3. Gemiddeld reproductiesucces van Bontbekplevier in het Deltagebied als geheel (zwarte balk) en in deelregio's met gegevens uit meer dan 5 locatie-jaren. De foutbalken indiceren 95%-betrouwbaarheidsintervallen (maar zie Schekkerman et al., 2017, § 3.1.2).

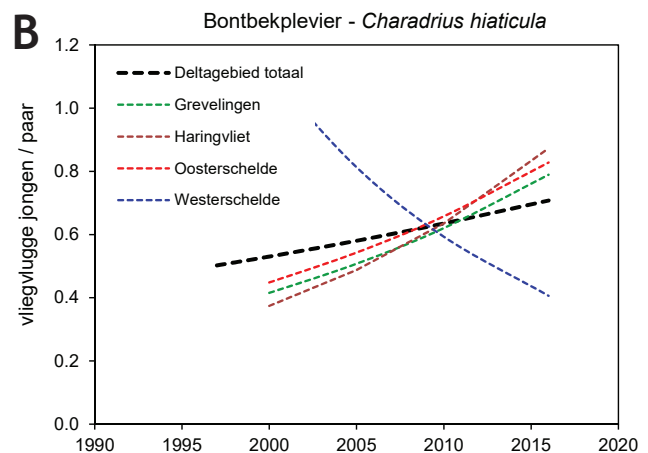
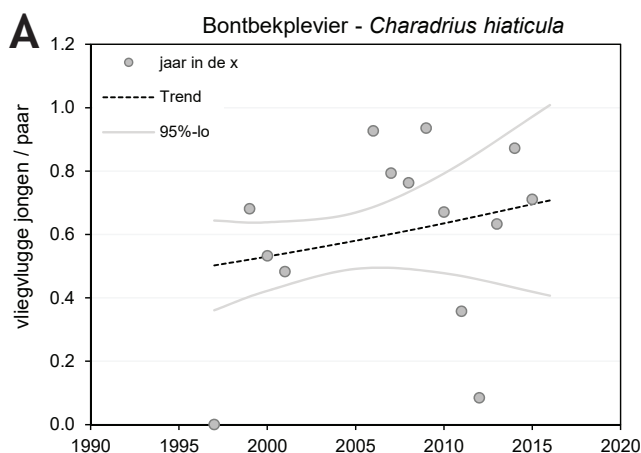
Het gemiddelde broedsucces van Bontbekken in het Deltagebied komt nauw overeen met de enige studie uit het Nederlandse Waddengebied (0.53 vj/bp, Tulp 1998; 1 jaar). Of het voldoende is om de populatie op een stabiel niveau te houden is twijfelachtig. De beschikbare overlevingscijfers (eerstejaars 0.32, adult 0.74; Foppen et al. 2006) zijn met enige onzekerheid omgeven, vanwege het voorkomen van emigratie van broedvogels en doordat de eerstejaars overleving wellicht gedrukt wordt door sterfte tussen het tijdstip van ringen en uitvliegen (van der Jeugd et al. 2014). Ook kunnen de veldgegevens de werkelijke seizoensproductie per paar wellicht onderschatten, omdat Bontbekplevieren regelmatig meerdere broedpogingen per seizoen ondernemen. [...]

Uitwisseling tussen deelgebieden

(Uit Schekkerman et al. 2017)

Bij de Bontbekplevier is het aantal terugmeldingen waarbij expliciet is vermeld dat het om een broedende vogel ging beperkt, zodat informatie over dispersie hoofdzakelijk afgeleid moet worden uit meldingen 'uit de broedtijd' [zie voor toelichting Schekkerman et al., 2017]. Het is echter waarschijnlijk dat meldingen 'uit de broedtijd' voor een groot deel betrekking hebben op daadwerkelijk broedende vogels.

Meldingen met betrekking tot broeddispersie van in het Deltagebied geringde kuikens liggen in tabel 2.7 voor het merendeel (57%) op de diagonaal, en komen nauwelijks (1%) van buiten de Delta. Dit kan wijzen op een aanzienlijke geboorteplaatstrouw, maar wordt mede veroorzaakt doordat ringonderzoek aan volwassen Bontbekplevieren slechts in een beperkt aantal deelregio's heeft plaatsgevonden. Jonge vogels afkomstig uit de Oosterschelde,



Figuur 2.4. Ontwikkeling van het reproductiesucces van Bontbekplevieren in het Deltagebied. A: jaargemiddelden (stippen) en trend met 95% betrouwbaarheidsinterval (lijnen) voor het Deltagebied als geheel. B: trends in deelregio's met voldoende gegevens. Trends die significant afwijken van 0 (= broedsucces stabiel) zijn weergegeven met een doorgetrokken lijn, overige met een gebroken lijn.

Tabel 2.6. Beschikbaarheid van ringgegevens van Bontbekplevieren in het Deltagebied (voor analyses van overleving en dispersie). M.b.t. terugmeldingen geeft de tabel het totale aantal en het gemiddelde per jaar over de 37 jaar sinds 1980, en de verdeling van het totaal over meldingen van dode en nog levende vogels. Voor het aantal geringde vogels worden de totale en gemiddelde aantallen per jaar in de jaren '80, '90, '00 en 2000-2016 vermeld (als indicatie van het verloop van de ringinspanning in de tijd). Ringaantallen worden ook uitsplitst naar relevante leeftijdscategorieën.

| Soort | Leeftijd | aantal terugmeldingen | | | | geringd totaal | gemiddeld per jaar | | | |
|----------------|-----------|-----------------------|--------|------|--------|----------------|--------------------|-------|-------|-------|
| | | totaal | gem/jr | dood | levend | | 1980s | 1990s | 2000s | 2010s |
| Bontbekplevier | totaal | 1331 | 36 | 15 | 1316 | 1140 | 13 | 53 | 46 | 3 |
| | pullus | | | | | 900 | 8 | 42 | 40 | 2 |
| | volgroeid | | | | | 248 | 5 | 12 | 7 | 1 |

Tabel 2.7. Geboortedispersie van jonge Bontbekplevieren binnen het Deltagebied en daarbuiten. Per deel-gebied (herkomstregio) is aangegeven hoeveel kuikens daar zijn geringd (N nj) en hoeveel daarvan in latere jaren zijn teruggemeld in hetzelfde of andere deelgebieden (vestigingsregio), in de broedtijd (zwarte cijfers) of als zekere broedvogel (rode cijfers). Per vestigingsregio is ook het aantal als adult (N ad) en als kuiken (N nj) geringde vogels vermeld als indicatie voor de lokale onderzoeksinspanning.

| Geringd als NESTJONG gemeld in broedtijd | vestigings- regio | Biesbosch | Hollands Diep | Maas- vlakte | Haring- vliet | Greve- lingen | Kramm- Volk. | Ooster- schelde | Veerse Meer | Markie- zaat-ZM | Wester- schelde | Vlaan- deren | buiten Delta | totaal |
|---|----------------------|-----------|------------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|--------------------|----------------|--------------------|--------------------|-----------------|-----------------|--------|
| gem. als broedvogel | N ad | 0 | 0 | 1 | 3 | 13 | 6 | 62 | 2 | 1 | 35 | | | |
| herkomstregio | N nj | 0 | 0 | 0 | 20 | 82 | 121 | 390 | 6 | 34 | 188 | | | |
| Biesbosch | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Hollands Diep | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Maasvlakte | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 1 | . | . | 1 |
| Haringvliet | 20 | . | . | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 |
| Grevelingen | 82 | . | . | . | . | . | . | 4 | . | . | . | . | . | 4 |
| Krammer-Volkerak | 121 | . | . | . | 2 | 15 1 | 9 | 3 | . | . | . | . | . | 29 |
| Oosterschelde | 390 | . | . | 1 | 3 | 10 | 12 1 | 57 20 | 1 | 3 | 11 | . | 2 | 100 |
| Veerse Meer | 6 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Markiezaat-Zoomm. | 34 | . | . | . | . | . | . | 3 | . | . | . | . | . | 3 |
| Westerschelde | 188 | . | . | . | . | 3 | 1 1 | 2 | . | . | 36 1 | . | . | 42 |
| Vlaanderen | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | ? | . | 0 |
| buiten Deltagebied | | | | | | | | | | | | | | 0 |
| totaal | 841 | 0 | 0 | 1 | 6 | 28 | 22 | 69 | 1 | 3 | 48 | 0 | 2 | 180 |

de deelregio met de grootste ringinspanning, zijn 'broedend' aangetroffen van de Westerschelde in het zuiden tot de Maasvlakte in het noorden (en twee maal buiten de Delta). Ook voor de Westerschelde is uitwisseling aangetoond met verder weg gelegen deelregio's, tot aan Grevelingen en Maasvlakte. Het ontbreken van terugmeldingen uit Vlaanderen is vermoedelijk vooral een gevolg van de kleine aantallen aldaar.

Terugmeldingen van als volwassen broedvogel geringde Bontbekken (tabel 2.8) komen voor 95% uit de eigen ringregio, wat illustreert dat broedplaats-trouw bij deze soort (zoals bij de meeste vogels) aanzienlijk groter is dan geboorteplaats-trouw. Terugmeldingen uit andere deelregio's komen daarnaast vrijwel allemaal uit regio's die 'grenzen aan' de ringregio (bv. Oosterschelde en Westerschelde, Oosterschelde en Krammer-Volkerak, Haringvliet en Krammer-Volkerak).

Deze observaties komen overeen met de resultaten van een analyse van (kleur)ringdata uit een intensieve studie in 1999-2002 (met grote overlap

met de hier gebruikte ringgegevens). Foppen *et al.* (2006) rapporteerden dat jaarlijks 89% van de Bontbekplevieren broedde op minder dan 10 km van hun broedplek in het vorige jaar, en dat 75% van de jonge vogels zich als broedvogel vestigde op minder dan 20 km van de geboorteplek, en 25% verder weg (maximum afstand 264 km). Met een statistische techniek die expliciet rekening houdt met ruimtelijke verschillen in meldkansen berekenen zij dat jaarlijks slechts 0.3% van alle volwassen Bontbekken verhuisde naar een andere grote regio in de Delta (er werden drie zulke regio's onderscheiden: Haringvliet/Grevelingen/Krammer-Volkerak, Oosterschelde/ Markiezaat, en Westerschelde; onderlinge afstanden 30-40 km), maar dat 16% van de jonge vogels zich buiten de eigen regio vestigde. Op een kleinere ruimtelijke schaal (verschillende broedplaatsen op 10-20 km afstand binnen de Oosterschelde) bedroegen deze cijfers respectievelijk 2% en 25%.

Ringgegevens wijzen dus op een beperkte uitwisseling van volwassen broedvogels tussen deelregio's

Tabel 2.8. Broeddispersie van volwassen Bontbekplevieren binnen het Deltagebied en daarbuiten. Per deelgebied (herkomstregio) is aangegeven hoeveel volwassen broedvogels daar zijn geringd (N nj) en hoeveel daarvan in latere jaren zijn teruggemeld in hetzelfde of andere deelgebieden (vestigingsregio), in de broedtijd (zwart) of als zekere broedvogel (rood). Per vestigingsregio is ook het aantal als adult (N ad) en als kuiken (N nj) geringde vogels vermeld als indicatie voor de lokale onderzoeksinspanning.

| Geringd als ADULT gemeld in broedtijd gem. als broedvogel | vestigings-regio | Biesbosch | Hollands Diep | Maasvlakte | Haringvliet | Grevelingen | Krammer-Volk. | Oosterschelde | Veerse Meer | Markie-zaat-ZM | Wester-schelde | Vlaanderen | buiten Delta | totaal |
|--|------------------|-----------|---------------|------------|-------------|-------------|---------------|---------------|-------------|----------------|----------------|------------|--------------|--------|
| N ad | | 0 | 0 | 1 | 3 | 13 | 6 | 62 | 2 | 1 | 35 | | | |
| N nj | | 0 | 0 | 0 | 20 | 82 | 121 | 390 | 6 | 34 | 188 | | | |
| Biesbosch | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Hollands Diep | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Maasvlakte | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Haringvliet | 3 | . | . | . | 2 | . | 1 | . | . | . | . | . | . | 3 |
| Grevelingen | 13 | . | . | . | . | 32 1 | . | . | . | . | . | . | . | 32 |
| Krammer-Volkerak | 6 | . | . | . | 1 | . | 17 | . | . | . | . | . | . | 18 |
| Oosterschelde | 62 | . | . | . | . | . | 8 | 155 | . | . | 2 | . | . | 165 |
| Veerse Meer | 2 | . | . | . | . | . | . | . | 1 1 | . | . | . | . | 1 |
| Markiezaat-Zoomm. | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | . | 1 |
| Wester-schelde | 35 | . | . | . | . | . | . | 3 1 | . | . | 91 1 | . | . | 94 |
| Vlaanderen | | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | ? | . | 0 |
| buiten Deltagebied | | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| totaal | 123 | 0 | 0 | 0 | 3 | 32 | 26 | 158 | 1 | 1 | 93 | 0 | 0 | 314 |

van het Deltagebied, maar een grotere frequentie van geboortedispersie. Al met al kan de Bontbekplevier in de Delta zeker niet worden aangemerkt als een 'nomadische' soort, maar uitwisseling van jonge vogels tussen deelgebieden komt voldoende frequent voor om te kunnen spreken van één samenhangende (meta)populatie.

Waddeneilanden. De belangrijkste broedgebieden liggen in de Grevelingen en de Oosterschelde (figuur 2.5).

Eerder kwam de soort ook voor in het IJsselmeer-gebied, recent komt de soort hier weer terug; in 2019 zijn er 10 paar waargenomen op de Marker Wadden (Jan van der Winden, *mond.*). De soort is dan ook in

2.2. Strandplevier

Inleiding

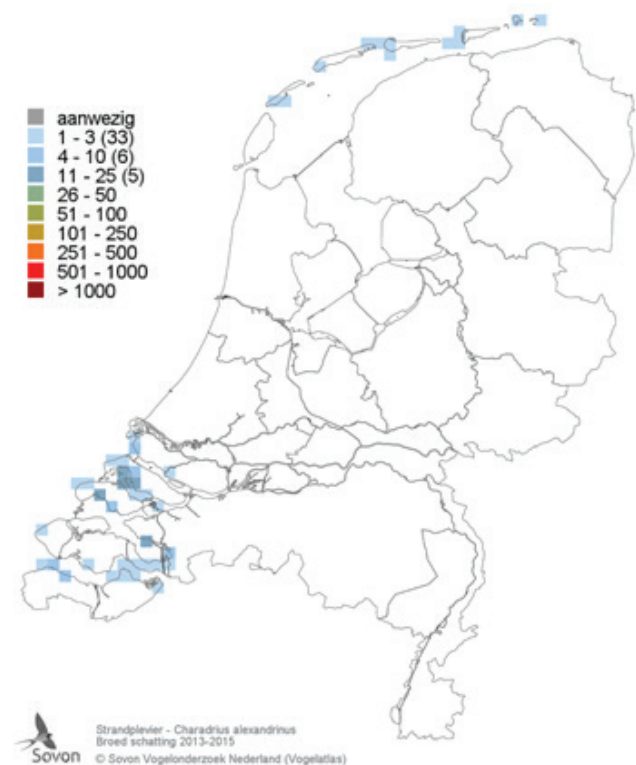
(uit van der Jeugd et al., 2014)

De strandplevier is een uitgesproken soort van dynamische zilte milieus, die snel kan reageren op veranderingen in het aanbod aan broedhabitat. Buiten het Waddengebied en het Deltagebied komt de strandplevier in Nederland bijna niet (meer) voor als broedvogel. Strandplevieren broeden voornamelijk op primaire duintjes, strandvlakten en schelprijke hoge delen van schorren en kwelders. Ze broeden solitair of in losse kolonies, vaak in de buurt van broedkolonies van visdieven en dwergsterns. Het voedsel bestaat voornamelijk uit wormpjes, slakjes, kreeftachtigen, insecten en spinnen. Op de stranden is met name de voedselrijke aanspoelrand langs de vloed- en stormlijn een belangrijke voedselbron, vooral voor families met kuikens. Nederland bevindt zich nabij de noordrand van het verspreidingsgebied. De overwinteringsgebieden van de Nederlandse strandplevieren liggen vooral in West-Afrika.

Verspreiding, aantallen en trend

(Aangevuld)

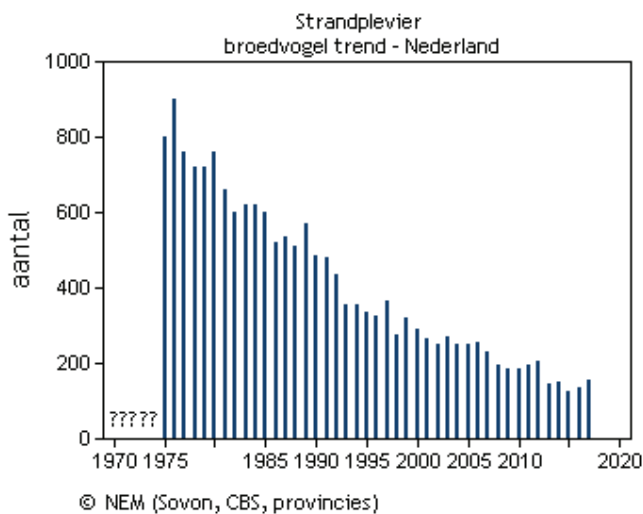
Van de Nederlandse broedpopulatie broedt 80-90% in de Delta en de overige 10-20% op de



Figuur 2.5. Broedverspreiding van de Strandplevier in Nederland in de periode 2013-2015 (absolute schattingen per atlasblok, Sovon, 2018).

Tabel 2.9. Broedsucces (aantal vliegvlugge jongen per paar) van strandplevieren in het Deltagebied (Meininger *et al.* 2006).

| jaar | vliegvlug/paar |
|-----------|----------------|
| 2000 | 0.24 |
| 2001 | 0.37 |
| 2002 | 0.27 |
| 2003 | 0.38 |
| 2004 | 0.47 |
| 2005 | 0.59 |
| gemiddeld | 0.39 |



Figuur 2.6. Aantalsontwikkeling van de Strandplevier in Nederland (www.sovon.nl).

40 jaar tijd afgenomen van ca. 700-900 (Meininger & Arts, 1997) tot ca. 120-160 broedparen (Arts *et al.*, 2017, figuur 2.6). De voornaamste reden is wederom onvoldoende reproductie door vegetatiesuccessie en recreatiedruk, maar ook door de afgenomen voedselbeschikbaarheid, de ingebruikname van haventerreinen en het ongeschikt raken van tijdelijke broedplaatsen in baggerdepots (Arts *et al.*, 2017). De kortetermijntrend lijkt min of meer stabiel (sovon.nl).

Demografie

(uit van der Jeugd *et al.*, 2014)

Uit het Waddengebied zijn geen tijdreeksen beschikbaar over reproductief succes en overleving van strandplevieren. In 1997 vond Tulp (1998) een broedsucces van respectievelijk 0.25 vliegvlugge jongen per paar op Terschelling en 0.4 op Griend. In 2000-2005 is in het Deltagebied onderzoek gedaan naar reproductiesucces en overleving van strandplevieren (Majoor *et al.* 2002; Meininger *et al.* 2006). Strandplevieren produceerden hier gemiddeld 0.39 vliegvlugge jongen per paar (tabel 2.9). Dit komt goed overeen met de door Tulp (1998) gevonden

Tabel 2.10. Schatting van de jaarlijkse overleving van strandplevieren in het Deltagebied (Majoor *et al.* 2002), weergegeven per jaar en leeftijdsklassen.

| jaar | 1 ^e jaar | SE | adult | SE |
|-----------|---------------------|-------|-------|-------|
| 1999 | 0.279 | 0.080 | 0.531 | 0.070 |
| 2000 | 0.165 | 0.090 | 0.779 | 0.073 |
| 2001 | 0.154 | 0.075 | 0.834 | 0.010 |
| gemiddeld | 0.222 | 0.059 | 0.696 | 0.041 |

waarden, maar wijkt sterk af van het broedsucces in andere delen van Europa; in de Italiaanse populatie vonden Pietrelli & Biondi (2012) bijvoorbeeld een reproductiesucces van 0.64–0.79 vliegvlugge jongen per paar in 1991-2003.

Voor de populatie in het Deltagebied is op basis van aflezingen van kleurringen voor de periode 1999-2001 de overleving berekend van eerstejaars en adulte strandplevieren (Majoor *et al.* 2002). Dit resulteerde in een eerstejaars overleving van gemiddeld 0.22 (± 0.059) en een adulte overleving van gemiddeld 0.70 (± 0.041). De overleving verschilde niet significant tussen de jaren. De gevonden overleving in het eerste levensjaar is erg laag; Evans & Pienkowski (1984) vonden bijvoorbeeld een eerstejaars overleving van 0.64 in Engeland. Net als bij de bontbekplevier is ook in deze studie door Majoor *et al.* (2002) geen rekening gehouden met eventuele permanente emigratie van 20% zoals aangetoond door Foppen *et al.* (2006), en ook is mortaliteit tussen ringen en uitvliegen meegerekend in de overleving. Beide resulteren in een onderschatting, zodat de werkelijke overleving in het eerste jaar waarschijnlijk hoger is dan aangegeven in tabel 2.10.

Modellering van de populatieontwikkeling

(uit van der Jeugd *et al.*, 2014)

In het populatiemodel is gebruik gemaakt van de reproductiecijfers uit Meininger *et al.* (2006) en de overlevingsschattingen uit Majoor *et al.* (2002), afkomstig uit het Deltagebied. Het model voorspelt een jaarlijkse afname van 26% terwijl de waargenomen trend op lange termijn een afname van 3.5% per jaar is. Op de korte termijn lijkt de strandplevierpopulatie zelfs nauwelijks meer af te nemen (tabel 2.11).

De geringe reproductie en de mogelijk lage eerstejaars overleving leveren een grote bijdrage aan de extreme populatieafname zoals is berekend in het populatiemodel. Om een stabiele populatie te krijgen moet de overleving in het eerste jaar 0.64 bedragen bij een reproductie van ca. 0.8 jongen per broedpaar per jaar (Page *et al.* 1983; Tulp 1998). Ten aanzien van de eerstejaars overleving is er ruimte voor spe-

Tabel 2.11. Voorspelde populatiegroei op basis van een stochastisch populatiemodel voor de strandplevier, met 10 000 simulaties en werkelijke populatiegroei op basis van aantalsontwikkeling.

| | gemiddelde | SD | 95% L | 95% H |
|--|------------|-------|--------|--------|
| populatiemodel groeisnelheid λ | 0.740 | 0.038 | 0.663 | 0.815 |
| populatiemodel groeisnelheid r | -0.303 | 0.052 | -0.441 | -0.205 |
| populatiegrootte:broedparen N_{tot}/N_{bp} | 2.390 | 0.051 | 2.289 | 2.491 |
| waargenomen groeisnelheid 1991-2010 | 0.965 | - | - | - |
| waargenomen groeisnelheid 2000-2010 | 0.999 | - | - | - |

Tabel 2.12. Demografische parameters gebruikt in het populatiemodel voor strandplevier, en hun elasticiteit. De parameter(s) met de hoogste elasticiteit is/zijn vetgedrukt weergegeven.

| | Parameter | waarde | elasticiteit |
|-------------|--------------------------------|--------|--------------|
| reproductie | fractie 2kj broedend | 1.00 | 0.0034 |
| | fractie 3kj broedend | 1.00 | 0.0032 |
| | fractie 4kj broedend | 1.00 | 0.0030 |
| | fractie 5kj broedend | 1.00 | 0.0029 |
| | fractie >5kj broedend | 1.00 | 0.0456 |
| | vliegvlugge jongen / broedpaar | 0.39 | 0.0601 |
| overleving | overleving eerstejaars (1-2kj) | 0.22 | 0.0580 |
| | overleving tweedejaars (2-3kj) | 0.70 | 0.0553 |
| | overleving derdejaars (3-4kj) | 0.70 | 0.0519 |
| | overleving adulten (v.a.4kj) | 0.70 | 0.8456 |

culatie dat die in werkelijkheid zo hoog geweest zou kunnen zijn (zie 'overleving'), maar voor broedsucces is die er veel minder. Betere schattingen van demografische parameters (met name broedsucces) uit het Waddengebied zijn nodig om stelliger uitspraken te kunnen doen over het mechanisme achter de achteruitgang van de soort.

Reproductiesucces

(Uit Schekkerman *et al.* 2017)

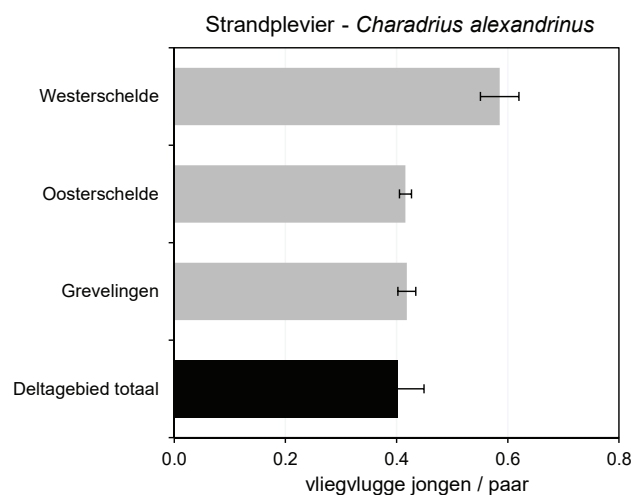
Schattingen van het reproductiesucces van Strandplevieren zijn beschikbaar voor 94 gebied-jaar-combinaties (tabel 2.13). Ze komen uit dezelfde

jaren als bij de Bontbekplevier maar van minder locaties, hoofdzakelijk uit de deelregio's Grevelingen (44), Westerschelde (20) en Oosterschelde (15). De gegevens zijn verzameld met de extensieve methode, en vooral in 2000 en 2001 ook door soortgericht intensiever onderzoek.

Het gemiddelde broedsucces van Strandplevieren in het Deltagebied bedraagt 0.4 vliegvlugge jongen per broedpaar, iets minder dan bij de Bontbekplevier. Hoewel het gemiddelde broedsucces in de Westerschelde hoger leek te liggen dan in de overige deelregio's (fig. 1.7 in Schekkerman *et al.*, 2017), waren de verschillen niet significant ($F_{5,75}=3.04$, $P=0.11$). De lange-termijn trend in broedsucces in het gehele Deltagebied oogt positief maar week niet significant af van stabiel ($F_{1,86}=2.48$, $P=0.12$, fig.1.8). Het beeld uit de deelregio's is niet eenduidig, met suggesties (niet significant) van afname in Oosterschelde maar van toename in Grevelingen en Westerschelde. In het Waddengebied zijn met het gemiddelde broedsucces in de Delta vergelijkbare waarden van 0.40 en 0.25 vj/bp gevonden (Tulp *et al.* 1998), maar in internationaal perspectief moeten deze als vrij laag worden aangemerkt (van der Jeugd *et al.* 2014). Op basis van overwegingen en berekeningen in Van der Jeugd *et al.* (2014) is het waarschijnlijk dat de gemiddelde jongenproductie van 0.40 vj/bp in het Deltagebied onvoldoende is om de populatie op peil te houden.

Tabel 2.13. Beschikbaarheid van gegevens over reproductiesucces van Strandplevieren uit het Deltagebied, 1994-2015. Per subregio en per jaar is het aantal locaties weergegeven waarvan een schatting van het aantal vliegvlugge jongen per paar voorhanden is. De kolom N_{gem} geeft het gemiddelde aantal 'onderzochte' broedparen per locatie/jaar-combinatie.

| | jaar | 94 | 95 | 96 | 97 | 98 | 99 | 00 | 01 | 02 | 03 | 04 | 05 | 06 | 07 | 08 | 09 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | totaal | N_{gem} |
|----------------------|------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|--------|-----------|
| Grevelingen | | | | | | | | 4 | 3 | | | | | 1 | 2 | 4 | 8 | 7 | 1 | 7 | 2 | 3 | 2 | 44 | 9 |
| Haringvliet | | | | | | | | 3 | 2 | | | | | | | | | | | | | | | 5 | 9 |
| Krammer-Volkerak | | | | | | | | 2 | 1 | | | | | 1 | | | | | | | | | | 4 | 17 |
| Oosterschelde | | | | | | | | 3 | 4 | | | | | | | | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 15 | 10 |
| Maasvlakte/Voordelta | | | | | | | | 3 | 1 | | | | | | | | | 1 | | | | | | 5 | 3 |
| Westerschelde | | | | | 1 | | 1 | 4 | 6 | | | | | 2 | 1 | 1 | | 2 | 2 | | | | | 20 | 6 |
| Zoommeer/Markiezaat | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 16 |
| Totaal | | | | | 1 | | 1 | 19 | 18 | | | | | 3 | 4 | 5 | 9 | 12 | 4 | 8 | 3 | 4 | 3 | 94 | 8 |



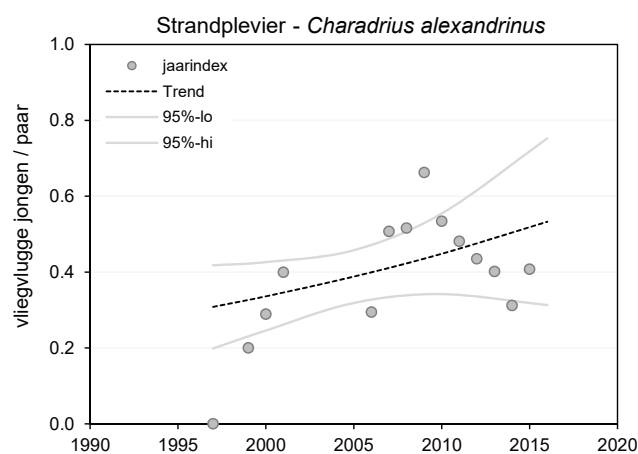
Figuur 2.7 Gemiddelde reproductiesucces van Strandplevier in het Deltagebied als geheel (zwarte balk) en in deelregio's met gegevens uit meer dan 5 locatie-jaren. De foutbalken indiceren 95%-betrouwbaarheidsintervallen (maar zie Schekkerman et al., 2017, § 3.1.2).

Uitwisseling tussen deelgebieden

(Uit Schekkerman et al. 2017)

Zoals bij de Bontbekplevier is het aantal terugmeldingen van Strandplevieren dat expliciet betrekking heeft op broedende vogels beperkt, maar is het waarschijnlijk dat meldingen 'uit de broedtijd' ook voor een groot deel betrekking hebben op broedvogels.

Meldingen van als kuiken geringde Strandplevieren in tabel 2.15 liggen voor 63% op de diagonaal, en 3% komt van buiten de Delta. Dit kan wijzen op een aanzienlijke geboorteplaatstrouw, maar wordt mede veroorzaakt doordat ringonderzoek aan volwassen Strandplevieren vooral in een beperkt aantal deelregio's geconcentreerd is geweest. In vergelijking met de Bontbekplevier valt een kleiner aandeel van de meldingen in tabel 2.15 in cellen dicht bij de diagonaal, wat suggereert dat geboortedispersie over grotere afstanden vaker voorkomt. Kuikens uit de Grevelingen (waar de grootste aantallen zijn geringd) zijn 'broedend' aangetroffen van de



Figuur 2.8 Ontwikkeling van het reproductiesucces van Strandplevier in het Deltagebied: jaargemiddelden (stippen) en trend met 95% betrouwbaarheidsinterval (lijnen) voor het Deltagebied als geheel.

Maasvlakte in het noorden tot de Westerschelde en Vlaanderen in het zuiden, en vice versa. Jonge vogels uit de oostelijke deelregio's Krammer-Volkerak en Markiezaat/ Zoommeer lijken zich echter niet zo vaak te vestigen in de westelijke deelgebieden. De ogenschijnlijk beperkte verspreiding van jongen uit de noordelijke deelregio's Maasvlakte en Haringvliet heeft waarschijnlijk vooral te maken met het kleine aantal hier geringde vogels.

Terugmeldingen van als volwassen broedvogel geringde Strandplevieren komen voor 73% uit de eigen ringregio (tabel 2.16), wat wijst op een geringere broedplaatstrouw dan bij de Bontbekplevier. Uitwisseling over flinke afstanden, zoals tussen Grevelingen en Westerschelde, komt geregeld voor, en het kleine aantal vogels geringd in de noordelijke deelregio's Maasvlakte en Haringvliet heeft meldingen opgeleverd uit zowel de oostelijke Delta (Krammer-Volkerak, Markiezaat) als Vlaanderen.

Deze observaties komen in grote lijnen overeen met de resultaten van een intensieve studie in 1999-2002 door Foppen et al. (2006). Zij rapporteerden

Tabel 2.14. Beschikbaarheid van ringgegevens van Strandplevieren in het Deltagebied (voor analyses van overleving en dispersie). M.b.t. terugmeldingen geeft de tabel het totale aantal en het gemiddelde per jaar over de 37 jaar sinds 1980, en de verdeling van het totaal over meldingen van dode en nog levende vogels. Voor het aantal geringde vogels worden de totale en gemiddelde aantallen per jaar in de jaren '80, '90, '00 en 2000-2016 vermeld (als indicatie van het verloop van de ringinspanning in de tijd). Ringaantallen worden ook uitsplitst naar relevante leeftijdscategorieën.

| Soort | Leeftijd | aantal terugmeldingen | | | | geringd totaal | gemiddeld per jaar | | | |
|---------------|-----------|-----------------------|--------|------|--------|----------------|--------------------|-------|-------|-------|
| | | totaal | gem/jr | dood | levend | | 1980s | 1990s | 2000s | 2010s |
| Strandplevier | totaal | 794 | 21 | 18 | 776 | 1496 | 22 | 80 | 45 | 5 |
| | pullus | | | | | 1088 | 9 | 62 | 34 | 5 |
| | volgroeid | | | | | 407 | 13 | 18 | 11 | 0 |

Tabel 2.15. Geboortedispersie van jonge Strandplevieren binnen het Deltagebied en daarbuiten. Per deel-gebied (herkomstregio) is aangegeven hoeveel kuikens daar zijn geringd (N nj) en hoeveel daarvan in latere jaren zijn teruggemeld in hetzelfde of andere deelgebieden (vestigingsregio), in de broedtijd (zwart) of als zekere broedvogel (rood). Per vestigingsregio is ook het aantal als adult (N ad) en als kuiken (N nj) geringde vogels vermeld als indicatie voor de lokale onderzoeksinspanning. (Zie fig. 3.1 voor meer uitleg.)

| Geringd als NESTJONG gemeld in broedtijd | vestigings- regio | Biesbosch | Hollands Diep | Maas-vlakte | Haringvliet | Grevelingen | Kramm- Volk. | Oosters- schelde | Veerse Meer | Markie-zaat- ZM | Wester- schelde | Vlaan- deren | buiten Delta | totaal |
|---|----------------------|-----------|------------------|-------------|-------------|-------------|-----------------|---------------------|-------------|--------------------|--------------------|-----------------|--------------|--------|
| gem. als broedvogel | N ad | 0 | 0 | 1 | 12 | 150 | 50 | 77 | 1 | 13 | 47 | | | |
| herkomstregio | N nj | 0 | 0 | 4 | 66 | 876 | 136 | 197 | 0 | 57 | 187 | | | |
| Biesbosch | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Hollands Diep | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Maasvlakte | 4 | . | . | 1 | . | . | . | . | . | 1 | . | . | . | 1 |
| Haringvliet | 66 | . | . | 1 | 1 | . | 1 | 3 | . | . | . | . | . | 6 |
| Grevelingen | 876 | . | . | 4 | 2 | 132 | 18 | 6 | . | 2 | 8 | 6 | 6 | 184 |
| Krammer-Volkerak | 136 | . | . | . | . | 4 | 5 | 4 | . | . | . | 1 | . | 14 |
| Oosterschelde | 197 | . | . | . | . | . | 3 | 17 | 2 | 1 | 1 | . | . | 24 |
| Veerse Meer | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Markiezaat-Zoomm. | 57 | . | . | . | . | 1 | 2 | 4 | . | . | . | . | 2 | 9 |
| Wester-schelde | 187 | . | . | . | . | 9 | 1 | . | . | . | 16 | 9 | . | 35 |
| Vlaanderen | | . | . | . | . | 14 | . | . | 1 | . | . | ? | . | 15 |
| buiten Deltagebied | | | | | | | | | | | | | | 0 |
| totaal | 1523 | 0 | 0 | 6 | 3 | 160 | 30 | 34 | 3 | 3 | 25 | 16 | 8 | 288 |

Tabel 2.16. Broeddispersie van volwassen Strandplevieren binnen het Deltagebied en daarbuiten. Per deel-gebied (herkomstregio) is aangegeven hoeveel volwassen broedvogels daar zijn geringd (N nj) en hoeveel daarvan in latere jaren zijn teruggemeld in hetzelfde of andere deelgebieden (vestigingsregio), in de broedtijd (zwart) of als zekere broedvogel (rood). Per vestigingsregio is ook het aantal als adult (N ad) en als kuiken (N nj) geringde vogels vermeld als indicatie voor de lokale onderzoeksinspanning.

| Geringd als ADULT gemeld in broedtijd | vestigings- regio | Biesbosch | Hollands Diep | Maas-vlakte | Haringvliet | Grevelingen | Kramm- Volk. | Oosters- schelde | Veerse Meer | Markie-zaat- ZM | Wester- schelde | Vlaan- deren | buiten Delta | totaal |
|--|----------------------|-----------|------------------|-------------|-------------|-------------|-----------------|---------------------|-------------|--------------------|--------------------|-----------------|--------------|--------|
| gem. als broedvogel | N ad | 0 | 0 | 1 | 12 | 150 | 50 | 77 | 1 | 13 | 47 | | | |
| herkomstregio | N nj | 0 | 0 | 4 | 66 | 876 | 136 | 197 | 0 | 57 | 187 | | | |
| Biesbosch | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Hollands Diep | 0 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 0 |
| Maasvlakte | 1 | . | . | 2 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 2 |
| Haringvliet | 12 | . | . | 1 | 4 | 1 | . | . | . | . | . | . | . | 6 |
| Grevelingen | 150 | . | . | . | . | 166 | 4 | 2 | . | . | 26 | . | . | 220 |
| Krammer-Volkerak | 50 | . | . | 1 | 1 | 19 | 21 | 7 | . | . | 8 | . | . | 57 |
| Oosterschelde | 77 | . | . | . | . | 1 | 1 | 74 | 21 | 1 | 8 | . | . | 85 |
| Veerse Meer | 1 | . | . | . | . | 1 | . | 1 | . | . | . | . | . | 2 |
| Markiezaat-Zoomm. | 13 | . | . | 1 | . | . | 1 | 6 | . | 14 | . | . | . | 22 |
| Wester-schelde | 47 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 38 | 5 | 3 | 41 |
| Vlaanderen | | . | . | . | 1 | . | 1 | 1 | . | . | 1 | ? | . | 4 |
| buiten Deltagebied | | | | | | | | | | | | | | 0 |
| totaal | 351 | 0 | 0 | 5 | 6 | 188 | 26 | 115 | 0 | 15 | 81 | 3 | 0 | 439 |

dat jaarlijks 81% van de volwassen Strandplevieren broedde op minder dan 10 km van hun broedplek in het vorige jaar, en dat 81% van de jonge vogels zich als broedvogel vestigde op minder dan 20 km van de geboorteplek. Expliciet rekening houdend met ruimtelijke verschillen in meldkansen berekenden zij dat jaarlijks 3% van alle volwassen vogels verhuisde naar een andere grote deelregio in de Delta (drie deelregio's onderscheiden, onderlinge afstanden 30-40 km), wat 10 maal zo veel is als bij de Bontbekplevier. Van de jonge vogels vestigde 12% zich buiten de

eigen regio. Bij een analyse op kleinere ruimtelijke schaal (broedplaatsen op 10-20 km afstand binnen de Oosterschelde) bedroegen deze cijfers respectievelijk 8% en 42%.

Samenvattend wijzen de ringgegevens er op dat de schaal van geboortedispersie bij Strandplevier vergelijkbaar is met die bij de Bontbekplevier, maar dat dispersie door volwassen broedvogels vaker en over grotere afstanden voorkomt. Daarmee kan ook de populatie Strandplevieren in de Delta worden aange-merkt als één samenhangende (meta)populatie.

Deel II: Aanvullende demografische analyses

3. Methodes

Voor de aanvullende demografische analyses werden zoveel mogelijk oude en nieuwe demografische data bij elkaar gebracht en geanalyseerd. De analyses werden uitgevoerd door Jurrian van Irsel in het kader van zijn afstudeervak bij de Radboud Universiteit, onder begeleiding van Eelke Jongejans en Ruud Foppen. Een uitgebreidere beschrijving van de analyses wordt gegeven in zijn afstudeerverslag (Bijlage). Aanvullende analyses aan het nestsucces zijn naderhand uitgevoerd door Eelke Jongejans. De beschrijving in de paragraaf over nestsucces in zowel de methodes als de resultaten wijkt daarom enigszins af van die in het afstudeerverslag. De berekeningen van de populatiegroeisnelheid (paragraaf 4.3) zijn uitgevoerd door Maja Roodbergen.

Nestsucces

Voor het bepalen van het nestsucces zijn gegevens uit het Nestkaartenproject van Sovon gebruikt, aangevuld met gedetailleerde gegevens over reproductie uit de intensieve studie in de Delta in de periode 1999-2002 (Majoor *et al.* 2002) en uit de studie van Tulp (1998) in 1997 in de Waddenzee. De dagelijkse overlevingskans van nesten werd gemodelleerd met behulp van Bayesiaanse statistiek en een logistisch-exposure model (Shaffer 2004, Schmidt *et al.* 2010). Verwacht werd dat het nestsucces vooral beïnvloed wordt door het weer, menselijke verstoring, overstromingskansen en begrazing (Majoor *et al.*, 2002). Daarom werd in eerste instantie een aparte dagelijkse overlevingskans berekend voor de eilegperiode en apart voor werk- en weekenddagen, waarbij alleen voor de weekenddagen verstoringvariabelen werden meegenomen. De verstoringvariabelen (fixed effects) waren: het gemiddelde weercijfer (een 'samenvatting' van verschillende weersvariabelen die aangeeft hoe aangenaam het weer is voor mensen), of het nest in voor publiek toegankelijk gebied lag (ja/nee) en een interactie tussen weercijfer en toegankelijkheid. Overige verklarende fixed effects waren: jaar (als factor), legbegin, gemiddelde temperatuur, gemiddelde hoeveelheid neerslag, maximaal niveau hoogtij (indicator voor overstromingskansen), of rondom het nest begrazing plaatsvond (ja/nee, mogelijke indicator voor geschiktheid van het broedhabitat, maar ook voor de kans op vertrapping) en of het nest zich op een eiland bevond (ja/nee, mogelijke indicator voor de predatiekans door met name zoogdieren en voor menselijke verstoring). In de tweede stap is het model versimpeld door niet-significante

variabelen stapsgewijs te verwijderen. Ook werd er geen onderscheid meer gemaakt tussen werk- en weekenddagen tijdens de incubatieperiode, omdat de overlevingsschattingen niet significant verschilden tussen werk- en weekenddagen.

In een verkenning vooraf is getracht rekening te houden met een eventueel bezoeken-effect. Echter, in het resulterende model ging alle sterfte in het bezoeken-effect 'zitten', terwijl de dagelijkse overleving daarna op 100% werd geschat. Exploratie van een theoretisch model toonde bovendien aan dat de plevierendatasets te klein zijn om zo'n bezoeken-effect goed te kunnen schatten. Er is daarom geen bezoeken-effect in het uiteindelijke model opgenomen. Om het nestsucces te berekenen over de gehele incubatieperiode (24 dagen voor Bontbekplevier en 26 dagen voor Strandplevier) is de dagelijkse overlevingskans verheven tot de macht van het aantal dagen van de incubatieperiode.

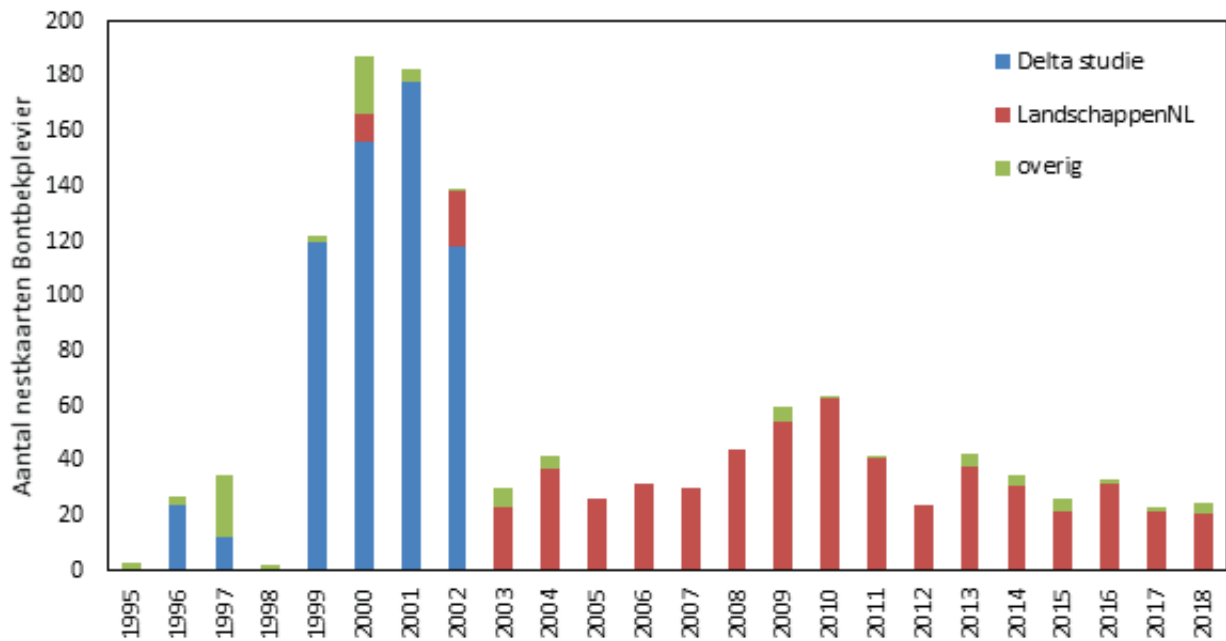
Trends in nestsucces

Aanvullend op de Bayesiaanse nestanalyses is nog een eenvoudige trendanalyse uitgevoerd met alle Nestkaartdata van Strandplevier en Bontbekplevier, om te bepalen of het nestsucces is veranderd over de jaren. Hiertoe is per soort per jaar het nestsucces bepaald met behulp van de Mayfield-methode, waarbij de dagelijkse overlevingskans wordt berekend door het aantal overleefde nestdagen te delen door de observatieduur; het nestsucces wordt vervolgens bepaald door de dagelijkse overlevingskans tot de macht ligduur (29 dagen voor Bontbekplevier, 29,5 dagen voor Strandplevier) te nemen (Nienhuis *et al.*, 2015). Voor beide soorten zijn alleen jaren met minimaal 10 nesten en 150 nestdagen meegenomen. Dit betekent dat de aanvullende analyses zich beperken tot de Bontbekplevier (figuur 3.1), omdat er voor de Strandplevier te weinig data zijn buiten de periode 1997-2002 (figuur 3.2).

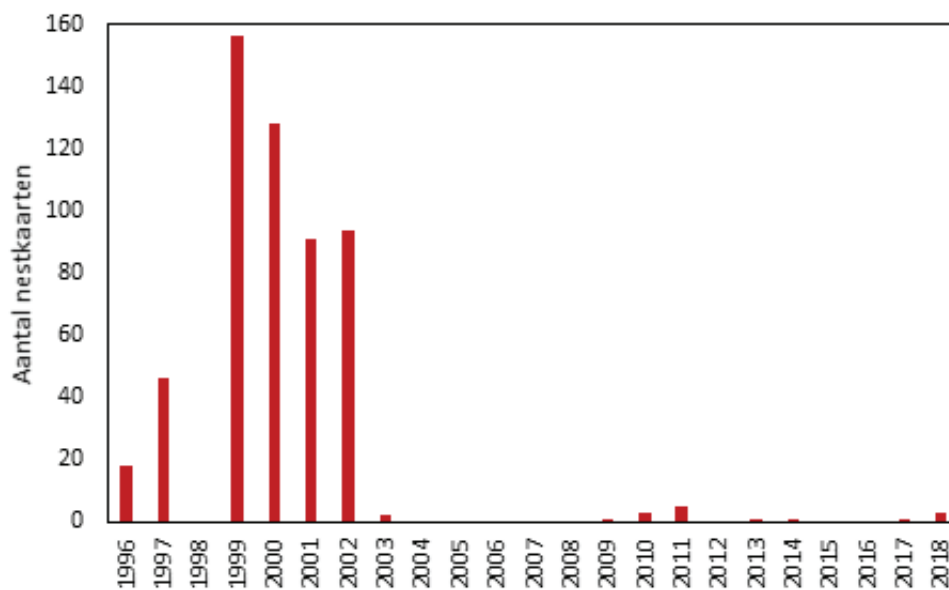
In het lineaire regressiemodel voor nestsucces is naast jaar ook bron (Delta vs LandschappenNL en dan vooral Flevoland; overig is bij LandschappenNL gevoegd) en de interactie tussen bron en jaar opgenomen. De analyse is uitgevoerd in R (versie 3.3.1).

Uitvliegsucces

Voor de analyses van uitvliegsucces (aantal vliegvlugge jongen per paar) van zowel Bontbek- als Strandplevier zijn dezelfde gegevens gebruikt als



Figuur 3.1. Aantal beschikbare nestkaarten per jaar voor de Bontbekplevier (data: Sovon). Deze zijn inclusief de nestgegevens van LandschappenNL.



Figuur 3.2. Aantal beschikbare nestkaarten per jaar voor de Strandplevier (data: Sovon).

in Schekkerman *et al.* 2017, aangevuld met de jaren 2016-2018. Deze gegevens worden sinds 1997 door Deltamilieu Projecten (voorheen Delta Project Management) verzameld (Strucker *et al.* 2010). In de periode april-augustus worden per deelgebied twee tot vijf bezoeken gebracht en wordt het uitvlieg-succes in vier klassen bepaald door het geschatte aantal vliegvlugge jongen te delen door het aantal territoria per deelgebied. De schattingen uit de intensieve studie van Majoor *et al.* (2002) zijn hierin ook opgenomen, met exacte waarden. In de overige jaren werd aan de vier klassen een gemiddelde waarde toegekend, zoals gedaan door Schekkerman *et al.* (2017). Omdat het aantal broedparen waarop

de schattingen zijn gebaseerd verschilde tussen deelgebieden werd bij berekeningen gewogen naar het aantal broedparen.

Om eventuele effecten van omgevingsvariabelen op het uitvieg-succes te bepalen werd generalized linear quasi-poisson regressie gebruikt. Er werden drie verschillende analyses uitgevoerd, met drie verschillende periodes waarover de weersvariabelen werden gemiddeld: 1) April-Juli (totale broedseizoen), 2) Mei-Juli (nesten en jongen), 3) Juni-Juli (jongen). In alle drie de analyses werden de variabelen publieke toegankelijkheid en eiland meegenomen als binomiale variabelen. De variabele 'weercijfer' kon niet samen met de andere weersvariabelen worden

getest, omdat deze sterk correleerde met temperatuur en neerslag.

Overleving

Voor de overlevingsanalyses werden ring- en terugmeldgegevens verkregen van het Vogeltrekstation, uit de periode 1950-2018 voor de Strandplevier en 1971-2018 voor de Bontbekplevier. Een groot deel van de vogels (zowel adulte als eerstejaars) werd gevangen met mistnetten en voorzien van een metalen ring. Om trekvogels van elders uit te sluiten werden daarom alleen gegevens gebruikt van vogels die in de periode 15 mei tot 1 juli zijn geringd. Sinds 1996 (Waddenzee) en 1999 (Delta) werden ook kleurringen gebruikt, waarbij adulte vogels op het nest en nog niet vliegvlugge kuikens met de hand werden gevangen. Omdat het aantal doodvondsten beperkt was, zijn Cormack Jolly Seber (CJS) modellen gebruikt met alleen levende terugmeldingen. Deze modellen geven schattingen van de jaarlijkse (lokale of schijnbare) overleving (Φ) en van de waarneemkans (p). Bij juvenielen kan tijdens het ringen het geslacht niet worden bepaald en daarom zijn bij beide soorten twee analyses uitgevoerd: één analyse met gegevens van zowel juvenielen als adulten, waarbij wel leeftijdseffecten, maar geen effecten van geslacht kunnen worden bepaald, en één analyse met gegevens van alleen adulten, waarbij wel effecten van geslacht kunnen worden bepaald, maar geen juvenielenoverleving kan worden geschat. Kuikens werden geringd op een gemiddelde leeftijd van 15 dagen, dus nog voordat ze vliegvlug zijn. Omdat we geïnteresseerd zijn in de overleving ná vliegvlug worden, zijn alle gegevens van nestjongen die binnen twee weken na het ringen dood zijn teruggevonden, verwijderd. Omdat de ring- en afleesinspanning sterk varieerde over de tijd, werden de gegevens opgesplitst in 3 of 4 verschillende perioden, met per periode

ongeveer gelijke aantallen terugmeldingen. Voor de Bontbekplevier waren de perioden ingedeeld in 1970-1999, 2000-2002, 2003-2018, voor zowel de analyse met als zonder juvenielen, en voor de Strandplevier in 1950-1999, 2000-2002, 2003-2006, 2007-2018 voor de analyse met juvenielen en in 1950-1999, 2000-2002, 2003-2018 voor de analyse zonder juvenielen. In de analyses werden verschillende verklarende variabelen meegenomen: jaar als factor (effecten van individuele jaren) of als continue variabele (trend), periode, ringtype (alleen metaal vs kleurringen), leeftijd (eerstejaars vs adult, alleen in analyses met juvenielen), geslacht (alleen in analyses zonder juvenielen), de gemiddelde NAO-index in de maanden december-maart en enkele relevante interacties. Modelselectie werd uitgevoerd met behulp van de Akaike Information Criterion waarden, gecorrigeerd voor kleine steekproeven (AICc) en waar nodig voor overdispersie (QAICc) (Burnham and Anderson 2002). Daarnaast werd de variantie verklaard door de meegenomen variabelen berekend. De modellen werden opgesteld in RMark (Laake 2013), in R-versie 3.5.3 (R Core Team 2017) en gerund in MARK, versie 6.2 (White and Burnham 1999). Goodness-of-fit-tests werden uitgevoerd met het programma RELEASE in MARK.

Dispersie

Dispersiekansen werden berekend met behulp van de ring- en terugmeldgegevens en een multi-state model (Lebreton *et al.* 1992) in MARK. Dit model bepaalt transitiekansen tussen verschillende 'states', in dit geval de regio's Delta (D), Waddenzee (W) en het binnenland (I), aan de hand van de informatie over waar een vogel is geringd en vervolgens teruggezien. Bij deze analyses werden dezelfde verklarende variabelen (behalve de NAO-index) meegenomen als bij de overlevingsanalyses.

4. Resultaten

4.1. Bontbekplevier

Nestsucces

In de periode 1995-2018 zijn gegevens verzameld van 1158 nesten van Bontbekplevieren. Gegevens van de relevante omgevingsfactoren zijn echter alleen verzameld bij 305 nesten in de studie van Majoor *et al.* (2002) en dus zijn alleen deze nesten opgenomen in de analyses van de effecten van omgevingsvariabelen op de dagelijkse overlevingskans van nesten. De gemiddelde legselgrootte van nesten van Bontbekplevieren was 3,60 ($\pm 0,05$). Slechts 5% van de nesten lag op een eiland.

Het uiteindelijke model laat een significant positief effect zien van eiland en een negatief effect van begrazing (tabel 4.1). De variabelen hoogte hoogtij, toegankelijkheid publiek, legdatum, temperatuur, weercijfer en neerslag zijn buiten het uiteindelijke model gehouden omdat zij geen significant effect hadden. In het uiteindelijke model is geen bezoeken effect meegenomen, omdat de dataset daarvoor niet toereikend was (zie Methoden sectie). Het totale nestsucces (dus

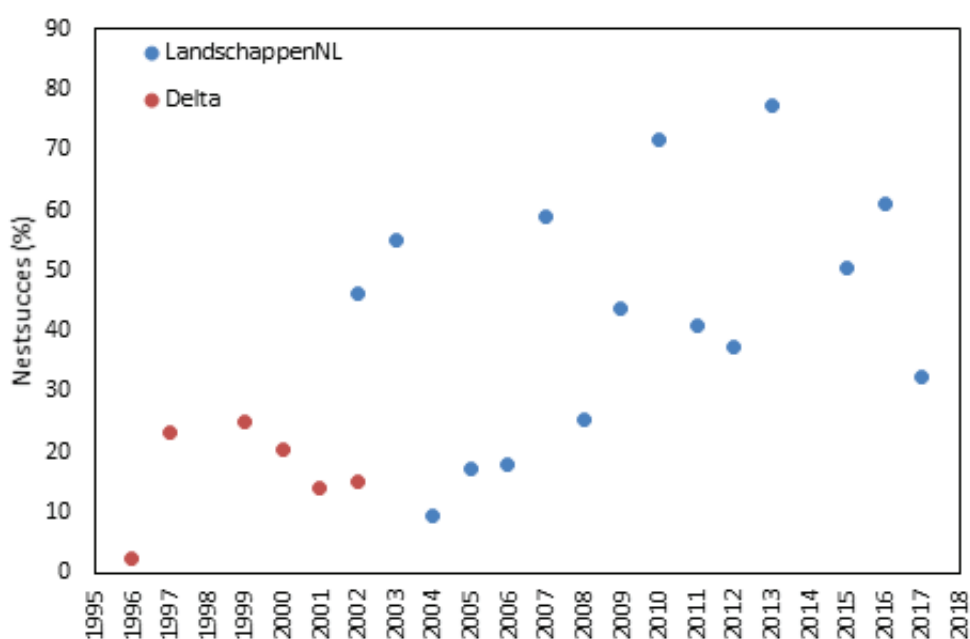
overleving van de 24 dagen van de incubatiefase) bedroeg volgens het model 24% op het vasteland, zonder begrazing. Begrazing verlaagde het nestsucces tot 15%. Voor eilanden waren de schattingen 51% en 40%, respectievelijk zonder en met begrazing.

Trends in nestsucces

Hoewel het nestsucces over de jaren lijkt toe te nemen (figuur 4.1) bleek geen van de verklarende variabelen een significant effect te hebben. Het is voor het model waarschijnlijk moeilijk om effecten van bron en jaar goed te scheiden, omdat alleen in 2002 voldoende gegevens voorhanden zijn van beide bronnen. Toch lijkt het nestsucces in de Delta een stuk lager te liggen dan in agrarisch gebied in vooral Flevoland. Ook wanneer beide datasets apart worden geanalyseerd wordt er geen significante trend over de jaren gevonden.

Uitvlietsucces

Het gemiddelde uitvlietsucces over de jaren 1997-2018 en de deelgebieden binnen de Delta was voor de Bontbekplevier 0,57 ($\pm 0,05$) jongen vliegvlug per



Figuur 4.1. Het nestsucces van Bontbekplevieren berekend met behulp van de Nestkaartgegevens van Sovon (Delta) en LandschappenNL.

Tabel 4.1. Parameterschattingen van het logistische regressiemodel voor nestsucces van Bontbekplevieren, met onderscheid naar dagelijkse overleving in de eilegfase en de incubatiefase.

| Parameter | Fase | Schatting | 95% betrouwbaarheidsinterval | |
|-----------|-----------|-----------|------------------------------|------------|
| | | | ondergrens | bovengrens |
| Intercept | Eileg | 11.88 | 5.21 | 24.57 |
| Intercept | Incubatie | 2.79 | 2.64 | 2.94 |
| Begrazing | Incubatie | -0.29 | -0.53 | -0.05 |
| Eiland | Incubatie | 0.76 | 0.10 | 1.51 |

broedpaar. De variatie tussen jaren en deelgebieden was groot, maar jaar had geen significante invloed op het uitvliessucces. Ook de overige omgevingsvariabelen bleken niet significant (Bijlage, figuren S7 en S8). Er kon niet worden getoetst op verschillen tussen deelgebieden omdat er slechts weinig gegevens van buiten de Delta in de dataset zitten.

Overleving

In de periode 1970-2018 werden 2681¹ Bontbekplevieren geringd, waaronder 2231 kuikens. Van 52 kuikens kon bij terugmeldingen als adult het geslacht worden bepaald. Van de vogels die als adult werden geringd was bij 392 individuen het geslacht bekend (188 vrouwen en 204 mannen); van nog eens 58 adulte vogels was het geslacht niet bekend. De analyse met leeftijdseffecten was gebaseerd op de steekproef van 2231 als kuiken geringde eerstejaars vogels; de analyse met de variabele 'geslacht' was gebaseerd op een steekproef van 444¹ adulte vogels, bestaande uit de 392 vogels die als adult werden geringd, aangevuld met de 52 vogels die als kuiken werden geringd, vanaf het moment waarop ze als adult werden teruggemeld.

Analyse met juvenielen

Het model dat het 'beste' paste bij de data met zo min mogelijk parameters (dus met de laagste AIC waarde) bevatte de variabele 'leeftijd' voor de overleving en een interactie van periode en ringtype voor de waarneemkans. De variabelen 'periode', 'jaar' (zowel factor als continue variabele) en 'NAO-index' verklaarden te weinig extra variatie (t.o.v. het moeten schatten van extra parameters) om de AIC waarde te verbeteren, en zijn daarom uit het uiteindelijke model gelaten. Dit betekent dat de lokale overleving van zowel eerstejaars als adulte Bontbekplevieren constant was over de tijd. Deze werd geschat op 0,30 ($\pm 0,04$) voor eerstejaars en 0,73 ($\pm 0,02$) voor volwassen vogels.

Analyse zonder juvenielen

Het beste model met nog schatbare parameters was een constant model voor de overleving met een interactie van periode en ringtype voor de waarneem-

kans. Dit betekent dat er geen significant verschil was tussen mannen en vrouwen of tussen periodes (individuele jaareffecten en een trend over de jaren konden niet worden getoetst), en dat er geen effecten waren van de NAO-index. De lokale overleving van volwassen vogels (zowel mannen als vrouwen) werd geschat op 0,67 ($\pm 0,01$), iets lager dan in het voorgaande model.

Dispersie

Helaas konden dispersieanalyses met omgevingsvariabelen voor beide soorten niet worden uitgevoerd, omdat de parameters niet konden worden geschat. Ook het weglaten van de omgevingsvariabelen, om zo het aantal te schatten parameters te verkleinen, leverde geen bruikbare parameterschattingen op.

4.2. Strandplevier

Nestsucces

In de periode 1995-2018 zijn gegevens verzameld van 584 nesten van Strandplevieren. Echter, alleen bij 279 nesten uit de studie van Majoor *et al.* (2002) werden de relevante omgevingsfactoren genoteerd en alleen deze nesten zijn dus opgenomen in de analyses van de effecten van omgevingsvariabelen op de dagelijkse overlevingskans van nesten. De gemiddelde legselgrootte van nesten van Strandplevieren was 2,78 ($\pm 0,03$). Een groot deel van de nesten lag op het vasteland (70%).

Het uiteindelijke model laat een significant negatief effect van publieke toegankelijkheid zien (tabel 4.2). De variabelen begrazing, eiland, hoogte hoogtij, legdatum, weercijfer, temperatuur en neerslag zijn buiten het uiteindelijke model gehouden omdat zij geen significant effect hadden. In het uiteindelijke model is geen bezoeken effect meegenomen, omdat de dataset daarvoor niet groot genoeg was. Het totale nestsucces (dus overleving van alle 26 dagen van de incubatiefase) bedroeg volgens het model 18% in afgesloten gebieden en 7% in gebieden die toegankelijk zijn voor publiek.

Tabel 4.2. Parameterschattingen van het logistische regressiemodel voor nestsucces van Strandplevieren, met onderscheid naar dagelijkse overleving in de eilegfase en de incubatiefase.

| Parameter | Fase | Schatting | 95% betrouwbaarheidsinterval | |
|-------------------------------|-----------|-----------|------------------------------|------------|
| | | | ondergrens | bovengrens |
| Intercept | Eileg | 11.84 | 5.08 | 24.65 |
| Intercept | Incubatie | 2.69 | 2.56 | 2.82 |
| Toegankelijkheid voor publiek | Incubatie | -0.47 | -0.80 | -0.13 |

¹ Deze aantallen zijn gecorrigeerd ten opzichte van de aantallen in de bijlage.

Uitvliesucces

Het gemiddelde uitvliesucces over de jaren 1997-2018 en de deelgebieden binnen de Delta was voor de Strandplevier 0,39 ($\pm 0,04$) jongen vliegvlug per broedpaar. De variatie tussen jaren en deelgebieden was groot. Jaar had geen significante invloed op het uitvliesucces. Ook de overige omgevingsvariabelen bleken niet significant (Bijlage, figuren S5 en S6).

Overleving

In de periode 1950-2018 werden 4591² Strandplevieren geringd, waarvan 3764 als kuiken. Van 77 van de als kuiken geringde vogels kon bij terugmeldingen als adult het geslacht worden bepaald. Van de vogels die als adult werden geringd was bij 734 individuen het geslacht bekend (470 vrouwen en 264 mannen); van nog eens 93 adulte vogels was het geslacht niet bekend. De analyse met leeftijdseffecten was gebaseerd op de steekproef van 3764 als kuiken geringde eerstejaars vogels; de analyse met de variabele 'geslacht' was gebaseerd op een steekproef van 811 adulte vogels (734 als adult geringd en 77 kuikens vanaf de terugmelding als adult).

Analyse met juvenielen

Bij de Strandplevier bevatte het beste model een interactie tussen periode en leeftijd voor de overlevingskans en een interactie tussen periode en ringtype voor de waarneemkans. De overlevingskans was lager bij eerstejaars vogels dan bij adulten ($0,22 \pm 0,11$ vs $0,77 \pm 0,04$). Dit verschil was het grootst

in de periode 1950-1998, toen de schatting van de eerstejaarsoverleving erg laag was (ca. 0,08). In de latere twee periodes wordt de juvenielenoverleving geschat op 0,27 en 0,31, wat dicht in de buurt ligt van de waarden van de Bontbekplevier. De adultenoverleving lijkt weinig te verschillen tussen periodes (figuur 4.2).

Analyse zonder juvenielen

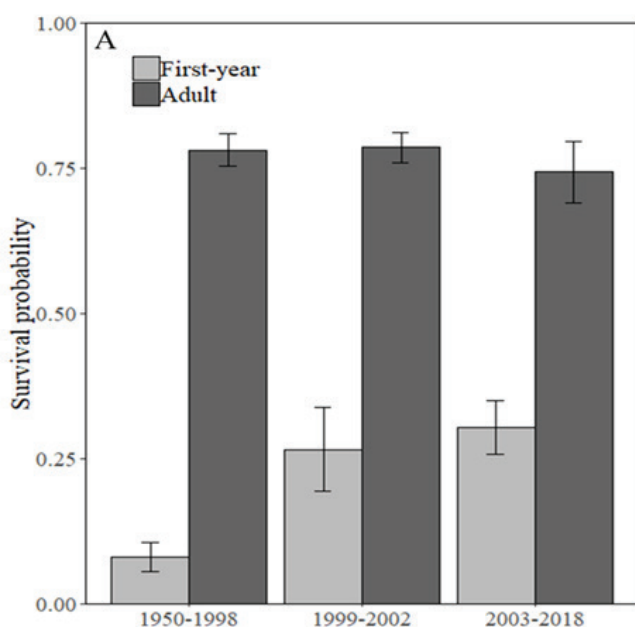
In de analyse met alleen adulte Strandplevieren was het beste model met nog schatbare parameters een model met geslacht voor de overlevingskans en wederom de interactie tussen periode en ringtype voor de waarneemkans. Volgens dit model is de lokale overleving van mannen hoger dan die van vrouwen ($0,74 \pm 0,02$ vs $0,69 \pm 0,02$); beide zijn iets lager dan volgens het model met juvenielen. Het verschil in AIC-waarde tussen dit model en een model met een constante overleving is echter klein ($\Delta AIC=0,65$), wat betekent dat toevoegen van de variabele 'geslacht' het constante model niet significant verbetert.

Dispersie

Helaas konden dispersieanalyses met omgevingsvariabelen voor beide soorten niet worden uitgevoerd, omdat de parameters niet konden worden geschat. Ook het weglaten van de omgevingsvariabelen, om zo het aantal te schatten parameters te verkleinen, leverde geen bruikbare parameterschattingen op.

4.3. Populatiemodel

Met de schattingen resulterend uit de in hoofdstuk 3 en in voorgaande paragrafen beschreven analyses kan voor beide soorten een eenvoudig matrix populatiemodel worden opgebouwd. Dit is gedaan in Poptools, een invoegtoepassing voor Excel (Hood, 2010). Hierbij hebben wij voor beide soorten drie verschillende scenario's doorgerekend (tabellen 4.3 en 4.4). In de eerste twee scenario's is gerekend met verschillende schattingen voor de overleving van juvenielen (Strandplevier; gemiddelde overleving uit de periode 1950-2018 en alleen overleving uit de laatste periode; 2003-2018) of adulten (Bontbekplevier; overleving uit de analyse met en zonder juvenielen). In het laatste scenario is de juvenielenoverleving gecorrigeerd voor een emigratiekans van 20%, zoals gevonden door Foppen *et al.*, 2006. In alle scenario's zijn wij ervan uit gegaan dat beide soorten in hun tweede kalenderjaar beginnen met broeden en dat alle individuen dit jaarlijks doen. Ter vergelijking zijn in beide tabellen ook de resultaten van Van der Jeugd *et al.* (2014) opgenomen.



Figuur 4.2. Lokale overlevingskansen met standaardfout voor Strandplevier, gebaseerd op het beste model uit de analyse met juvenielen: $\Phi(\text{periode} * \text{leeftijd})$ $\rho(\text{periode} * \text{ringtype})$.

² Deze aantallen zijn gecorrigeerd ten opzichte van de aantallen in de bijlage.

Tabel 4.3. Gebruikte demografische parameters en resulterende populatiegroeisnelheid in drie verschillende scenario's voor de Bontbekplevier.

| | scenario | | | vdJeugd <i>et al.</i> , 2014 |
|----------------------------------|----------|------|------|---------------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | |
| uitvliessucces | 0,57 | 0,57 | 0,57 | 0,55 |
| eerstejaars overleving | 0,30 | 0,30 | 0,38 | 0,32 |
| adultenoverleving | 0,73 | 0,67 | 0,73 | 0,74 |
| populatiegroeisnelheid λ | 0,82 | 0,76 | 0,84 | 0,83 |

Scenario's:

1 schattingen uit deze studie, met juv en ad overleving uit overlevingsanalyse met juvenielen

2 als 1, maar ad overleving uit overlevingsanalyse zonder juvenielen

3 als 1, maar juv overleving gecorrigeerd voor emigratiekans van 20% uit Foppen *et al.*, 2006

Tabel 4.4. Gebruikte demografische parameters en resulterende populatiegroeisnelheid in drie verschillende scenario's voor de Strandplevier.

| | scenario | | | vdJeugd <i>et al.</i> , 2014 |
|----------------------------------|----------|------|------|---------------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | |
| uitvliessucces | 0,39 | 0,39 | 0,39 | 0,39 |
| eerstejaars overleving | 0,22 | 0,31 | 0,39 | 0,22 |
| adultenoverleving | 0,77 | 0,77 | 0,77 | 0,70 |
| populatiegroeisnelheid λ | 0,81 | 0,83 | 0,85 | 0,74 |

Scenario's:

1 schattingen uit deze studie, met juv en ad overleving uit overlevingsanalyse met juvenielen

2 als 1, maar juv overleving uit de laatste periode (2003-2018)

3 als 2, maar juv overleving uit laatste periode gecorrigeerd voor emigratiekans van 20% uit Foppen *et al.*, 2006

Bij de Bontbekplevier komen de resultaten sterk overeen met de resultaten uit Van der Jeugd *et al.* (2014). Bij de Strandplevier worden hogere waarden voor de populatiegroeisnelheid gevonden dan door Van der Jeugd *et al.* (2014), wat met name wordt veroorzaakt door een hogere waarde voor adultenoverleving (het model is hier het meest gevoelig voor, zie Van der Jeugd *et al.* (2014)), en in mindere mate door de hogere waarde voor de overleving van

juvenielen (scenario's 2 en 3).

Net als bij Van der Jeugd *et al.* (2014) komen de voorspelde populatiegroeisnelheden lager uit dan de waargenomen populatiegroeisnelheden. Het corrigeren voor de emigratie bij juvenielen (scenario 3) levert wat dat betreft weinig op, wat onder andere komt door de lage elasticiteit voor juvenielenoverleving.

5. Conclusies en discussie

In tabel 5.1 zijn de resultaten van de demografische analyses uit de voorliggende verkenning samengevat.

Randvoorwaarden voor een stabiele populatie

Uit eerdere studies zijn schattingen af te leiden voor demografische parameterwaarden die zorgen voor stabiele populaties.

Bontbekplevier: Volgens Tulp (1998, gebaseerd op Pienkowski 1984) moet voor een stabiele populatie de overleving gemiddeld 0,57 (Pienkowski 1984) bedragen voor de eerstejaarsvogels en 0,75 voor de adulten bij een reproductief succes van gemiddeld 0,9.

Strandplevier: Om een stabiele populatie te krijgen moet bij een adultenoverleving van 0,75 en een overleving in het eerste jaar van 0,64, de reproductie ca. 0,8 jongen/paar bedragen (Page *et al.* 1983; Tulp 1998).

Onze studie laat zien dat voor beide plevieren het uitvliagsucces iets hoger ligt dan bij Tulp (1998) en Majoor *et al.* (2002) geconstateerd (voor de situatie in Nederland), maar veel lager dan voor broedvoorkomen in Duitsland (Hötker *et al.* 2011, Cimiotti *et al.* 2016). Ook de gevonden waarde voor juvenielenoverleving is bij beide soorten laag (hoewel vergelijkbaar met de waarde gevonden door Van der Jeugd *et al.*, 2014), ook wanneer wordt gecorrigeerd voor de emigratiekans van 20% uit Foppen *et al.* (2006). Pienkowski (1984) vond een waarde van 0,59 voor Bontbekplevier; voor Strandplevieren vonden Evans & Pienkowski (1984) een waarde van 0,64.

Tot slot is het ook mogelijk dat de adultenoverleving aan de lage kant is. Voor de Strandplevier worden voor de adultenoverleving in de literatuur vergelijkbare, of zelfs lagere waarden gevonden, maar deze

komen vaak uit kleinere gebieden, waar emigratie een grote(re) rol kan spelen (Foppen *et al.*, 2006). Voor de Bontbekplevier zijn waarden uit de literatuur vergelijkbaar met de hier gevonden waarden, of hoger; Wallander & Anderson (2003) vonden een adultenoverleving van 0,85 in een Zweedse populatie. Aangezien de populatiegroeisnelheid in beide populaties zeer gevoelig is voor de adultenoverleving, kan een kleine verlaging van deze parameter al een groot effect hebben.

Eén of meerdere van de gevonden waarden zullen echter een onderschatting zijn van de werkelijke waarde(n), aangezien de voorspelde populatiegroeisnelheden, net als bij Van der Jeugd *et al.* (2014), lager uitkomen dan de waargenomen populatiegroeisnelheden.

Dispersie

Helaas konden dispersieanalyses voor beide soorten niet worden uitgevoerd, omdat de parameters niet konden worden geschat.

Foppen *et al.* (2006) vonden bij juvenielen lokale dispersiekansen van 0,25 en 0,42 voor Bontbek-, resp. Strandplevieren en regionale dispersiekansen van 0,16, resp. 0,11. Bij adulten waren deze kansen veel lager, nl 0,02 en 0,08, resp. 0,003 en 0,03.

Bezoekeffecten en aanknopingspunten voor bescherming

In onze analyses leken we aanvankelijk een duidelijk effect van nestbezoek door onderzoekers bij de Bontbekplevier te vinden (Bijlage, vergelijkbaar aan eerdere constateringingen voor de Strandplevier in Majoor *et al.*, 2002), eventueel wijzend op een hoge gevoeligheid van beide soorten voor verstoring in

Tabel 5.1. Samenvatting van de resultaten van de demografische analyses voor Bontbek- en Strandplevier.

| Bontbekplevier | periode | regio | parameterwaarde | SE |
|-------------------------------------|-----------|-------|-----------------|-------------|
| nestsucces vasteland, niet begraasd | 1999-2002 | Delta | 0,24 | |
| nestsucces vasteland, begraasd | 1999-2002 | Delta | 0,15 | |
| nestsucces eiland, niet begraasd | 1999-2002 | Delta | 0,51 | |
| nestsucces eiland, niet begraasd | 1999-2002 | Delta | 0,40 | |
| uitvliagsucces | 1997-2018 | Delta | 0,57 | 0,05 |
| eerstejaars overleving | 1970-2018 | NL | 0,30 | 0,04 |
| adultenoverleving | 1970-2018 | NL | 0,73 (0,67) | 0,02 (0,01) |
| Strandplevier | periode | regio | parameterwaarde | SE |
| nestsucces, afgesloten | 1999-2002 | Delta | 0,18 | |
| nestsucces, toegankelijk | 1999-2002 | Delta | 0,07 | |
| uitvliagsucces | 1997-2018 | Delta | 0,39 | 0,04 |
| eerstejaars overleving | 1950-2018 | NL | 0,22 (0,31) | 0,11 (0,05) |
| adultenoverleving | 1950-2018 | NL | 0,77 | 0,04 |

de nestfase. Voor het achterhalen van het effect van nestbezoeken door onderzoekers bleek onze dataset echter niet groot genoeg. Effecten van nestbezoek kunnen daarmee echter niet worden uitgesloten. Voor beide soorten konden we (met de beperkt beschikbare dataset van omgevingsvariabelen) parameters identificeren die statistisch onderbouwd een effect hebben op het nestsucces. Voor de Bontbekplevier zien we zowel op eilanden als ook aan de vaste wal een duidelijk negatief effect van begrazing door vee: nestsucces daalt aan de vaste wal van 24% naar 15% en op eilanden nog duidelijker met 11% van 51% naar 40%. Eilandligging van nestlocaties in combinatie met de afwezigheid van begrazing lijkt het meest succesvol voor de Bontbekplevier. Voor de Strandplevier zorgde de ontoegankelijkheid van nestlocaties voor een stijging van het nestsucces van 7% (voor publiek toegankelijke gebieden) tot 18% (voor publiek ontoegankelijke gebieden). Deze uitkomsten bieden concrete aanknopingspunten voor beschermingsmaatregelen in gebieden met broedvoorkomen van beide soorten.

Beperkte informatie over omgevingsvariabelen belemmert link naar handvatten

Ondanks ons streven om met de huidige studie ook mogelijke lokale oorzaken van de waargenomen demografische ontwikkelingen in beide populaties voor het voetlicht te brengen, zijn er slechts enkele effecten van omgevingsvariabelen op de demografische parameters gevonden. Dit is mogelijk te wijten aan de broze beschikbaarheid van kwantitatieve data voor omgevingsvariabelen die een directe link vertonen met de reactie van de plevieren. Publieke

toegankelijkheid van gebieden, eilandligging van nestlocaties en het weercijfer zijn mogelijk slechte 'proxies' voor verstoring door mensen. Een voor publiek afgesloten gebied kan in werkelijkheid toch betreden worden, waarbij enkele incidenten een groot effect kunnen hebben op het reproductief succes van deze grondbroeders. Hoewel eilanden moeilijker toegankelijk lijken, kunnen deze juist aantrekkelijk zijn voor waterrecreanten om aan te meren. Bovendien geldt de slechte toegankelijkheid ook voor grondpredatoren en kan een positief effect van eilandligging ook worden verklaard door een kleinere predatiekans. Daarnaast is het relevant welk type activiteit in publiek toegankelijke gebieden wordt uitgevoerd: Zo zullen loslopende honden naar verwachting meer effect hebben dan fietsende recreanten. Tot slot kan het weercijfer ook een direct effect hebben op het broedsucces van plevieren (koude periodes = lager nestsucces), waardoor een indirect effect via recreatiedruk (koude periodes = minder recreatiedruk = hoger nestsucces) wordt gemaskeerd. Informatie over andere in potentie belangrijke omgevingsvariabelen, zoals predatorendichtheden, type en structuur van de vegetatie, mate en type van begrazing, ontbreekt. Dit is een belangrijke belemmering en een aandachtspunt voor de speurtocht naar handvatten voor bescherming en gebiedsbeheer. Een investering in een database of overzicht van parameters die handvatten bieden voor maatregelen in beheer of bescherming zou een goede basis leggen onder toekomstige verkenningen waarin de effecten van omgevingsvariabelen kwantitatief mee kunnen worden gewogen bij populatieanalyses.

Literatuur

- ARTS F.A., HOEKSTEIN M.H.J., LILIPALY S., VAN STRAALEN K.D., WOLF P.A. & WIJNANTS L. 2017. Kustbroedvogels in het Deltagebied in 2016. Rijks-waterstaat Centrale Informatievoorziening, Rapport BM 17.19. Delta Project Management, Culemborg.
- BURNHAM K.P. & ANDERSON D. 2002 Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, USA.
- EVANS P.R. & PIENKOWSKI M.W. 1984. Population dynamics of shorebirds. In: J. Burger & B.L. Olla (Eds). Shorebirds breeding behavior and populations, p. 83-123. Plenum Press, New York & London.
- FOPPEN R.P.B., MAJOUR F.A., WILLEMS F.J., MEININGER P.L., VAN HOUWELINGEN G.CH. & WOLF P.A. 2006. Survival and emigration rates in Kentish *Charadrius alexandrinus* and Ringed Plovers *Ch. hiaticula* in the Delta area, SW-Netherlands. *Ardea* 94: 159–173.
- HOOD G.M. 2010. PopTools version 3.2.5. Available on the internet. URL <http://www.poptools.org>.
- VAN DER JEUGD H.P., ENS B.J., VERSLUIJS M. & SCHEKKERMAN H. 2014. Geïntegreerde monitoring van vogels van de Nederlandse Waddenzee. Vogeltrekstation rapport 2014-01. Vogeltrekstation, Wageningen; CAPS-rapport 2014-01; Sovon-rapport 2014/18, Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- LAAKE J.L. 2013. RMark: an R interface for analysis of capture-recapture data with MARK. 25.
- LEBRETON J.-D., BURNHAM K.P., CLOBERT J. & ANDERSON D.A. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol Monogr* 62:67–118. doi: 10.2307/2937171.
- MAJOUR F., VAN HOUWELINGEN G., WILLEMS F. & FOPPEN R. 2002. Analyse van overlevings- en broedbiologische gegevens van Bontbek- en Strandplevier in de Delta. Sovon-onderzoeksrapport 2002/15.
- MEININGER P.L., HOEKSTEIN M.S.J., LILIPALY S.J., WOLF P.A. 2006. Broedsucces van kustbroedvogels in het Deltagebied in 2005. Rijksinstituut voor Kust en Zee / RIKZ. Rapport RIKZ/2006.006.
- PAGE G.W., STENZEL L.E., WINKLER D.W. & SWARTH C.W. 1983. Spacing out at Mono Lake: breeding success, nest density and predation in the Snowy Plover. *Auk* 100: 13–24.
- PIENKOWSKI M. 1984. Behaviour of young Ringed Plovers *Charadrius hiaticula*, and its relationship to growth and survival to reproductive age. *Ibis* 126: 133-155.
- PIETRELLI L. & BIONDI M. 2012. Long term reproduction data of Kentish Plover *Charadrius alexandrinus* along a Mediterranean coast. *Wader Study Group Bulletin* 119: 114–119.
- R CORE TEAM 2017. R: A language and environment for statistical computing.
- VAN ROOMEN M., VAN TURNHOUT C., VAN WINDEN E., KOKS B., GOEDHART P., LEOPOLD M. & SMIT C. 2005. Trends van benthivore watervogels in de Nederlandse Waddenzee 1975-2002: grote verschillen tussen schelpdiereters en wormeneters. *Limosa* 78, 21-38.
- SCHEKKERMAN H., ARTS F.A., VAN DER JEUGD H., STIENEN E.W.M. & VAN ROOMEN M. 2017. Naar een demografische analyse van populaties van karakteristieke vogels in het Deltagebied. Sovon rapport 2017/58. CAPS-rapport 2017/01. Nijmegen.
- SCHMIDT J.H., WALKER J.A., LINDBERG M.S., JOHNSON D.S. & STEPHENS S.E. 2010. A general Bayesian hierarchical model for estimating survival of nests and young. *Auk* 127:379–386. doi: 10.1525/auk.2009.09015.
- SHAFFER T.L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk* 121:526–540. doi: 10.2307/4090416.
- SOVON 2018. Vogelatlas van Nederland. Kosmos Uitgevers, Utrecht, the Netherlands
- STRUCKER R.C.W., HOEKSTEIN M.S.J. & WOLF P.A. 2010. Kustbroedvogels in het Deltagebied in 2009. RWS Waterdienst BM 10.09. Culemborg.
- TULP I. 1998. Reproductie van Strandplevier *Charadrius alexandrinus* en Bontbekplevier *Charadrius hiaticula* op Terschelling, Griend en Vlieland in 1997. *Limosa* 71:109-120.
- WALLANDER J. & ANDERSSON M. 2003. Reproductive tactics of the ringed plover *Charadrius hiaticula*. *Journal of Avian Biology* 34: 259–266.
- WHITE G.C. & BURNHAM K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120–139.

Bijlage. Master-thesis Jurrian van Irsel



Long-term demographic analyses of two threatened shorebird species:

The Kentish plover *Charadrius alexandrinus* and the Common
ringed plover *Charadrius hiaticula*.

Jurrian van Irsel



Master Thesis

Long-term demographic analyses of two threatened shorebird species: The
Kentish plover *Charadrius alexandrinus* and the Common ringed plover
Charadrius hiaticula.

Jurrian van Irsel

Supervisors

Prof. Dr. Ruud Foppen

Dr. Eelke Jongejans

Upper picture Kentish plover by Etsy

Lower picture Common ringed plover by Mitch Waite Group

31 July 2019

Radboud University, Nijmegen, The Netherlands

Summary

Human disturbance is thought to be the main factor contributing to the rapid decline of Kentish plover *Charadrius alexandrinus* and Ringed plover *Charadrius hiaticula* in Europe. To take proper conservation measures, a thorough understanding of the demographic rates is needed. Here, I studied the survival and breeding output and the possible impact of environmental conditions and human activity on the reproduction and survival of the Kentish and the Ringed plover species in the Netherlands. Survival analyses using mark-recapture data revealed that adult survival was higher compared to juveniles in both species. However, sex biased adult survival occurred only in the Kentish plover with a higher survival rate for males than females. Daily nest survival was only affected by nest initiation date for the Kentish plover and only by clutch size for the Ringed plover. Human recreational activity, in the form of weather ratings and public access, did not affect the daily nest survival of both species. Total number of fledglings per breeding pair was lower than in other European populations for both species, whilst survival of juvenile and adult birds was equal to other populations. Based on these results, it is suggested that survival and recruitment are too low for population conservation. Management measures such as restricting human access and adopting proper fencing against predators will likely benefit both species as habitat availability increases. These results can be used for integrated population models, which may reveal whether increasing reproductive success will be enough for sustainable population conservation.

Many coastal ecosystems are threatened world-wide by rapidly increasing anthropogenic pressures, such as habitat loss and degradation, overexploitation of benthic fauna, and disturbance, leading to declines in biodiversity (Fraser and Keddy 2005, Crain et al. 2008). In particular, shorebirds are affected by altered coastal ecosystems as almost 50% of the world-wide shorebird populations show strongly declining trends whereas only 16% of the populations show increasing trends (International Wader Study Group 2003). Among shorebirds, the Kentish plover *Charadrius alexandrinus* has received considerable attention due to the fragmented and declining populations (Page et al. 1995, 2009, Scarton et al. 2013). In Europe, the Kentish plover is one of the most rapidly declining shorebird species (BirdLife International 2017) and has already disappeared from many areas in North-Western Europe (Schulz and Stock 1991). Currently, almost 25% of the North-Western population breeds in the Netherlands. However, the Dutch population shrunk from 1975 to 2015 with 79% to only 120–160 breeding pairs (van Kleunen et al. 2017). As a consequence, the Kentish plover is now listed as critically endangered on the Dutch “Red list” (Ministry of Agriculture Nature and Food Quality 2019). The Common ringed plover *Charadrius hiaticula*, hereafter Ringed plover, has received less attention. However, during the period 1950 to 2015, the Ringed plover population also declined with almost 50% in the Netherlands to 300–360 breeding pairs (BirdLife International 2017, van Kleunen et al. 2017).

One of the main factors contributing to the declining plover populations is human recreational activity (Pienkowski 1984, Schulz and Stock 1991, Liley and Sutherland 2007, Webber et al. 2013). Human activity, such as disturbance and breeding habitat loss, may have a different effect on the population declines of both plover species. The Kentish plover has a cosmopolitan distribution in temperate and subtropical climate zones (Page et al. 1995, 2009, Delany et al. 2009). The Kentish plover mainly breeds in coastal habitats such as coastal beaches, shorelines and saline lakes (Delany et al. 2009). Contrary to the Kentish plover, the Ringed plover has a more northerly distribution in the temperate and high arctic and breeds in a wider range of habitats, such as along rivers, on agricultural fields and coastal habitats (Cramp and Simmons 1983, Pienkowski 1984). While the Kentish plover is adapted to clay and sandy substrates, the Ringed plover mainly breeds on stony or gravel substrates (Pienkowski 1984). Coastal systems generally receive high visitor pressure, especially during the breeding season. High human pressure may cause increased predation rates leading to high nest losses, reduced parental incubation activity or in few cases, direct trampling on nests (Montalvo and Figuerola 2006, Delany et al. 2009). As a consequence, plovers are forced to breed in inland sites. This may be more disadvantageous for the Kentish plover compared to

the Ringed plover as the reproduction success of the Kentish plover relies heavily on coastal habitats, whilst the Ringed plover has a wider range of suitable breeding habitats (Webber et al. 2013, Gómez-Serrano and López-López 2014).

Large parts of the Netherlands have become unsuited for both species due to rapid vegetation growth and the loss of dynamic water tables creating new open habitats (Arts et al. 2000, Sovon 2018). As a consequence, both species rely heavily on the Delta region and the Wadden Sea, as these areas inhabit almost the entire breeding population of the Kentish plover and between 70 and 80% of the Ringed plovers breeding population (Sovon 2018). The concentrated distribution of the species and the specific breeding habitat preferences make the Kentish and Ringed plover highly vulnerable to extinction. The recently published brochure about the protection of both species of the Vogelbescherming Nederland, the Dutch BirdLife international partner, reflects the need for detailed demographic analyses to take proper conservation measures (Vogelbescherming Nederland 2019).

Formulating effective conservation objectives for these small populations require thorough understanding of the drivers of the population dynamics (Beissinger and Westphal 1998, Caswell 2000). For both plover species, the abundances are well-known, due to well-developed monitoring schemes (Boele et al. 2019). However, monitoring schemes often do not provide sufficient information for conservation measures (Goss-custard 1993), as monitoring schemes only provide a population trend (Williams et al. 2002, MacKenzie et al. 2006). To understand the factors driving the long-term population dynamics, reproduction and survival can be monitored and used for demographic analyses to assess the relationship with population growth. Estimating demographic parameters, such as survival, reproduction and dispersal, and identifying which biotic or abiotic factors influence them, is the first step for managing small populations. These results can then be used for a population viability analysis to determine the relative importance of breeding vs. nonbreeding seasons to annual population growth and consequently which vital rates might be the most realistic targets for investment of conservation resources.

Here, I studied the long-term survival and breeding output differences between Kentish plover and Ringed plover and the possible impact of environmental conditions and human activity on the reproduction and survival of these plover species in the Netherlands. I used mark-recapture data and reproductive data to assess the effect of environmental conditions and human activity on survival and reproduction of the Kentish and Ringed plover. This study extends on previous research of Majoor et al. (2002) and Foppen et al. (2006) by including all available ring-recovery data (since 1950) and reproduction data (since 1995).

Previous study estimated the breeding success in the Wadden Sea at 0.4—0.6 fledglings per breeding pair, which is, based on current estimated survival rate, too low for the population conservation (van der Jeugd et al. 2014). Disturbance effects of increasing human presence may be (partly) responsible for the low breeding success. In shorebirds, population growth rates have the highest sensitivity to adult survival (Sandercock 2003). However, high levels of disturbance may cause strong declines in population size by reducing the number of available breeding habitats and causing declining recruitment rates (Liley and Sutherland 2007). In the Delta region, human recreational activity has strongly increased from 6 million hotel stays in 2004 to 10 million in 2017 (Kenniscentrum Kusttoerisme 2017). Increasing human activity at high-quality sites may shift breeding pairs to less preferred breeding habitats. At these lower quality breeding sites, habitat characteristics may reduce predator visibility, and as a consequence increase nests predation rates.

I predict that the decline of both species is mainly affected by their reproductive success. The European decline of both species has been attributed to the poor reproductive success due to predation and increased human disturbance (Montalvo and Figuerola 2006, Delany et al. 2009). However, the Kentish plover may be affected to a greater extent by human disturbance due to their specific habitat preferences. Therefore, human recreation pressure may have a greater effect on the reproduction output of the Kentish plover compared to the Ringed plover. A previous study on the survival of both species indicated that fledgling and adult survival was similar to other European plover populations (Foppen et al. 2006). Therefore, I predict that first-year survival and adult survival remained constant for both plover species.

Methods

Data collection

Ring-recovery data were received from the Dutch Centre for Avian Migration and Demography and were used to estimate survival. The ring-recovery data consisted of the years 1950 until 2018 for the Kentish plover and the years 1971 until 2018 for the Ringed plover. Both juveniles, i.e. birds in their natal year, and adults, i.e. birds caught in their second summer or later, were captured using nets as part of the Retrapping Adults for Survival project (RAS). Both species are migratory and therefore it was possible to capture individuals that were breeding outside the Netherlands. To disentangle migratory birds and birds breeding in the Netherlands, the ring-recovery data was limited to the period of 15th of May until the

1st of July. Given that in the Netherlands, Kentish and Ringed plover start breeding in late April until August (Tulp 1998), which is similar to Ringed plovers breeding in Sweden (Wallander and Andersson 2003), and Kentish plover breeding in Germany (Schulz and Stock 1991), it is unlikely that foreign birds, i.e. birds breeding outside the Netherlands, were included in the analyses. Since 1996, birds were also colour-ringed during field studies in the Wadden Sea (Tulp 1998) and since 1999 in the Delta region (Majoor et al. 2002, Foppen et al. 2006). In these studies, breeding adults were captured on their nests using funnel traps. During capture, the eggs were replaced with boiled quail eggs to avoid the parent destroying the eggs. Chicks were caught by hand in the pre-fledging period. Both chicks and adults received a colour-ring and a metal-ring. Inclusion of both metal-ring-recovery data and colour-ring-recovery data may increase the survival estimates as previously demonstrated (e.g. Besbeas et al. 2002, Schaub et al. 2007, Dudgeon et al. 2015) and therefore both datasets were included in the survival analyses.

To estimate the hatching success, I used the Nest Record schemes of Sovon, Dutch Centre for Field Ornithology, which started in 1995. Volunteers gathered breeding performance of birds breeding in the Netherlands by actively searching for nests and re-visiting the nests at least three times with weekly intervals. The Nest Record scheme data was supplemented by the detailed reproductive data gathered in the Delta region between 1999 and 2005, and data gathered during a field study in the Wadden Sea in 1997. In the Delta region intensive fieldwork was carried out between 1999 and 2002 by Sovon and RIKZ, the former Ministry of Infrastructure and Water Management. Due to the intensive field work, almost all nests were found during this period (maximum of 10% of nests were missed; Majoor et al. 2002). Nests were located by observing the breeding pairs and were subsequently marked by a wooden stick at 5 meters from the nests. These were visited on a weekly basis; some nests were visited less frequently due to difficulties reaching the nests (Supplementary materials, Fig. S1 and Fig. S2). For both the Nest Record scheme data and the studies in the Delta region and the Wadden Sea, observers gathered detailed information about the nest site, habitat, nest content and nests success or failure, and when possible the cause of failure each visit.

Finally, I analysed data for total breeding success, i.e. number of fledglings per breeding pair, gathered in the period 1995—2018 in the Delta Region (data: Delta Project Management; Strucker et al. 2010). Every year, the number of fledglings per breeding pair was estimated over two to five field visitations during April—August for each breeding location in the Delta. This method estimates the ratio of fledglings to the total observed nests

during the breeding season, categorised into four classes (further details see Schekkerman et al. 2017; Supplementary materials Table S1). As the number of breeding pairs for the calculations differed for the various local breeding populations, I weighted the ratio for each local population based on the number of individuals.

Environmental conditions

The Ringed plover mainly winters in the Dutch Delta, whilst the Kentish plover migrates south to southern Europe and Africa and often remains along the Mediterranean Sea. The North Atlantic Oscillation (NAO) was used as an index for the climate conditions affecting survival during the non-breeding seasons on the wintering grounds of both plover species (Hurrell 1995). The NAO is a widely used index and has been linked to the phenology and ecology of birds and other taxa during winter (e.g. Forchhammer et al. 1998, Gordo et al. 2011). High index values are associated with high winter temperatures and high precipitation levels in Northern Europe. Contrary, for Southern Europe, high index values are associated with drier and colder winter temperatures (Hurrell 1995). I calculated average NAO index over the period December—March, as an estimate of winter NAO. The NAO data was obtained from the Climatic Research Unit, University of East Anglia

<https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/nao/>.

Temperature and precipitation may directly affect chick survival as chicks are less proficient at thermoregulating (Visser and Ricklefs 1993, Schekkerman and Visser 2001). I calculated precipitation anomalies over the study period from the average temperature and precipitation levels per month over 1981—2010. To determine direct effects of environmental conditions on the hatching success of the nests, daily temperature and precipitation levels were included as the daily average per weather station. I used fixed weather stations to determine weather conditions as many weather stations in the Netherlands did not measure all weather conditions or contained high numbers of missing values. The weather stations Vlissingen (51°44' N; 03°60' E in the Delta region) and De Bilt (52°10' N; 05°18' E inland) measured all weather variables and were therefore used to determine the weather conditions. In the Wadden Sea, only two weather stations were present, and both had long intervals with missing data within the study period. Therefore, I selected a weather station on the mainland that was close to the Wadden Sea, i.e. weather station De Kooy (52°93' N; 04°78' E), which is approximately 16 km south from the island centre of the Wadden Sea island Texel.

Besides weather conditions, the conditions of the breeding habitat may directly affect breeding success. I included the variable 'island' (assuming difficult access for mammalian

predators and humans) and whether or not the habitat site was grazed by cattle (cattle may reduce hatching success via trampling of the nests). Nest location in the Nest Record scheme had a precision error of up to 1000 meters. Hence, islands could not directly be discriminated via satellite images. Some birds breeding on islands or in fields grazed by cattle may have been missed as both variables rely on data noted by the observer in the Nest Record schemes. However, for the large dataset in the period 1999—2002 nests located on islands or in habitats grazed by cattle were noted.

Recreational disturbance

The reproduction success of Ringed and Kentish plover has been linked to human activity (Liley and Sutherland 2007, Pietrelli and Biondi 2012). Human recreational activity on beaches can be measured with the number of vehicles passing on highways near the coast. Vehicles passing data was gathered from the National Data Warehouse for Traffic Information (NDW). However, this data only included a limited number of years and often only recent years, such as 2013 and 2014, that contained only few nest records ($N_{2013/2014} = 67$). Other organisations that were contacted such as the recreational research institute NBCT-NIPO and the province Zeeland could either not share their data or included only yearly estimates of average traffic numbers during weekends and holidays, and weekdays since 2010. Therefore, vehicles passing data could not be used in this study. Other indicators of human activity are weather related measures. Human activity increases with high temperatures and low precipitations levels. However, it has been difficult to link temperature and precipitation levels to human recreational activity, as both environmental conditions may not only affect human activity but also directly affect the reproductive success through the survival of the eggs and chicks. Therefore, I included a weather rating index, which is an objective evaluation of the weather conditions scaled from 1 to 10 (KNMI 2019). This index is based on the duration of precipitation, fog density, cloud cover and wind speed from 7 a.m. until 7 p.m. For each category penalty points are deducted from the maximum score of 10. This can result in a weather rating of 1 during for instance long duration of precipitation and strong winds (Supplementary materials; Table S2). Theoretically, the deduction could result in non-positive numbers. Therefore, non-positive numbers were set to 1. The weather data of the fixed weather stations Vlissingen, De Kooy, and De Bilt were used to calculate weather ratings for the Delta, Wadden Sea and inland respectively. The data from weather station Vlissingen missed cloud cover and fog data for four days. To ensure daily weather rate estimations, these missing days were replaced with data from the weather station Westdorpe,

approximately 28 km South-East of Vlissingen (51°23' N; 01°70' E). Finally, I included public access as an indicator of human disturbance. During the nest visits, public accessibility was scored on a binomial scale, where 0 is no access and 1 is access. Public accessibility was only scored during the intensive field study in the period 1999-2002.

Prior to the analyses, I assessed collinearity between all numeric covariates within the reproductive model. Collinearity in predictive variables was determined using a Pearson Correlation matrix for multi-model selection (Grueber et al. 2011) and all variables within a model had a correlation coefficient less than 0.70 suggesting non-collinearity. All continuous variables were centred and scaled to have a mean of zero and a standard deviation of one.

Apparent survival analyses

I used Cormack-Jolly-Seber (CJS) mark-recapture methods (Lebreton et al. 1992) to estimate apparent survival (Φ) and resighting probability (p) for both plover species. Apparent survival is defined as the probability that an individual survived and returned to the study area from year t to year $t+1$. Encounter histories were constructed from live resightings of Ringed and Kentish plovers between 15th of May and 1st of July from ring recovery data of both metal- and colour-ringed birds. The time interval of the model was one year.

The majority of plovers ringed as chick were not seen in subsequent years and therefore only a limited number could be sexed ($N = 105$ for Kentish plover; $N = 74$ for Ringed plover). Therefore, I separated the survival analyses into an age-specific model for birds ringed as chick and an adult model for both species. Chicks were ringed at the age of approximately 15 days. At this age mortality is high (Sandercock et al. 2005), hence I only included chicks that were observed to be alive two weeks after ringing in the age-specific model. The adult model contained birds ringed as adults or ringed chicks observed in their second summer and subsequently sexed. I removed individuals that were initially metal-ringed and later received a colour-ring ($N = 20$ for the Kentish plover; $N = 13$ for the Ringed plover). Dead recoveries were excluded from the analyses ($N = 43$ for the Kentish plover; $N = 32$ for the Ringed plover).

I first investigated different base model scenarios to determine the model structure for survival and resighting probabilities and how they varied across a trend of time (T) or a fully parameterised model with time-specific estimates (t). Next, I used the top performing base model to compare model structures with individual covariates (i.e. sex, age, ring-type, period) and environmental covariates (i.e. NAO). Survival estimation depends on resightings of metal- or colour-ringed birds. In my study, birds were not equally resighted over the study

period (Supplementary materials Fig. S3 and Fig. S4). To increase precision of the survival estimates, the study was split into four time periods, containing equal numbers of resightings. For the Ringed plover these periods were split into 1970—1999, 2000—2002, 2003—2018 for both the age-specific model for birds ringed as chicks and the adult model. For the Kentish plover, the periods were split into 1950—1999, 2000—2002, 2003—2006, 2007—2018 for birds ringed as chick and into 1950—1999, 2000—2002, 2003—2018 for adults.

Dispersal analyses

I used mark-recapture data to estimate dispersal rates. Both species have high breeding site fidelity. Breeding dispersal was estimated within 10 km for 89% of the Ringed plover and 8% for the Kentish plover within the Delta region (Foppen et al. 2006). Contrary, natal site fidelity is much larger, 25% of the first-year Ringed plovers and 19% of the first-year Kentish plovers dispersed over more than 20 km. I defined three states: Delta (D), Wadden Sea (W), and Inland (I) based on capture location within the breeding season, i.e. 15 May—1 July. I used a multi-state model (Lebreton et al. 1992) to estimate the transition rates between these states.

I first investigated different base model scenarios to determine the model structure for transition and resighting probabilities and how these varied across a trend of time (T) or a fully parameterised model with time-specific estimates (t). Next, I used the top performing base model to compare model structures with included individual covariates (i.e. sex, age, ring-type, period).

MARK model selection

Model selection was based on the Akaike Information Criterion for small sample sizes (AIC_c) and for overdispersion ($QAIC_c$) when present (Burnham and Anderson 2002). To compare the performance of environmental covariates in relation to the saturated time model, I calculated the amount of variation explained by the covariates as:

$$[DEV(covariate) - DEV(Constant)] / [DEV(time) - DEV(Constant)] \quad \text{Eq 1}$$

where DEV is the deviance, Covariate are model structures containing either the base models or those with environmental covariates, and Constant is a constant model, i.e. no covariates were included (Skalski et al. 1993). Goodness-of-fit (GOF) was tested using program RELEASE within the program MARK (White and Burnham 1999). Calculation of the dispersion coefficient $C\text{-hat}$ (\hat{c}) was performed in program MARK. However, MARK cannot

compute \hat{c} calculations with individual covariates present. Therefore, the dispersion coefficient (\hat{c}) was calculated based on the full-time dependent model $\Phi(\text{time})p(\text{time})$. GOF was not tested for the multi-state model, as there is no GOF-test developed for these types of models (Pradel et al. 2005).

The models were constructed in RMark (Laake 2013) and were run in program MARK version 6.2 (White and Burnham 1999). I performed the analyses in R version 3.5.3 (R Core Team 2017). For descriptive purposes, I describe average apparent survival probabilities or transition probabilities for each state. We estimated the averages using the R-Package “MuMIn” (Barton 2018), which incorporates the standard errors of parameter estimates when estimating the overall mean.

Nest survival model

Daily nest survival probability was calculated using a logistic-exposure model fit within a Bayesian framework (Shaffer 2004, Schmidt et al. 2010). Data for this model consisted of the nest encounter history. The covariates island, grazed and public access were only present for the years 1999—2002 and therefore the analysis was limited to these years. The interval survival, i.e. survival between two consecutive nests visits, of each nest was noted as y_{ij} , where $y_{ij} = 1$ for nest i that survived during interval j and $y_{i,j} = 0$ for nest i that failed within interval j . Nest survival was assumed to follow a Bernoulli distribution, $y_{i,j} = \text{Bern}(\theta_{i,j})$, where $\theta_{i,j}$ is the probability that nest i survives interval j . Studies on the survival of Snowy plover chicks showed that survival was lower during high human disturbance events such as during weekends and holidays (Colwell et al. 2007). Other studies showed that bird densities decrease during weekends (Cornelius et al. 2001), which was linked to increased human activity (Pietrelli and Biondi 2012). Therefore, human disturbance may have a greater effect during the weekends. Hence, daily survival was estimated separately for weekdays and weekend days. I calculated the nest survival as two separate survival probabilities, one during the weekdays and one during the weekend days. The interval between two consecutive nest visits differs per nest. To correct for the interval length, the week model was raised to the power of n weekdays within the interval and the weekend model was raised to the power of n weekend days within the interval. The individual nest i daily nest survival probability was then estimated as $S_{i,j} * K_{i,j}$, where $\theta_{i,j} = \text{observer}_{effect} * S^{t_{i,j}} * K^{t_{i,j}}$, $t_{i,j}$ is the length of interval j for nest i and $S_{i,j}$ is the probability that nest i survives the weekdays over interval j and $K_{i,j}$ is the probability that nest

i survives the weekend days over interval j . Researchers visiting the nests may affect the hatching probability (Götmark 1992). Hence, investigator disturbance was included as the fixed observer effect in the model to correct for possible effects of research activities around the nest. The daily nest survival probability was then modelled as a function of covariates using the logit link function, for week days as $\text{logit}(S_{i,j}) = X\beta$, and for weekend days as $\text{logit}(K_{i,j}) = X\beta$ where X is the design matrix of the covariates of interest and β is the parameter vector.

The effects of environmental conditions were determined by modelling the daily nest survival as a function of ten covariates. Nest initiation date, maximum tidal height, average temperature, average precipitation and average weather rate between two consecutive visits were included as numeric variables. Furthermore, year and clutch size were included as categorical variables. Public accessibility, island, and nest sites grazed by cattle were included as binomial variables, taking the value 1 when true and 0 when false. All covariates were included as fixed effects and estimated as linear effects on daily survival rate. Finally, I included a random effect, to account for unexplained variance.

The daily nest survival probability model was:

$$y_{i,j} \sim \text{Bernoulli}(\text{visit} * (S_{i,j})^{\text{Week_days}_{i,j}} * (K_{i,j})^{\text{Weekend_days}_{i,j}})$$

$$\begin{aligned} \text{logit}(S_{i,j}) = & \alpha_0 + \alpha_2 \cdot \text{Year} + \alpha_3 \cdot \text{Nest_initiation}_{i,j} + \alpha_4 \cdot \text{Temperature}_{i,j} + \alpha_5 \\ & \cdot \text{Precipitation}_{i,j} + \alpha_6 \cdot \text{Tide}_{i,j} + \alpha_7 \cdot \text{Grazed}_{i,j} + \alpha_8 \cdot \text{Island}_{i,j} + \alpha_9 \\ & \cdot \text{Salinity}_{i,j} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{logit}(K_{i,j}) = & \alpha_{10} + \alpha_{11} \cdot \text{Weather_rate}_{i,j} + \alpha_{12} \cdot \text{Public_access}_{i,j} \\ & + \alpha_{13} \cdot \text{Weather_rate}_{i,j} \cdot \text{Public_access}_{i,j} + \alpha_{14} \cdot \text{Year} + \alpha_{15} \\ & \cdot \text{Nest_initiation}_{i,j} + \alpha_{16} \cdot \text{Temperature}_{i,j} + \alpha_{17} \cdot \text{Precipitation}_{i,j} + \alpha_{18} \\ & \cdot \text{Tide}_{i,j} + \alpha_{19} \cdot \text{Grazed}_{i,j} + \alpha_{20} \cdot \text{Island}_{i,j} + \alpha_{21} \cdot \text{Salinity}_{i,j} \end{aligned}$$

Prior distribution was set to $N(4,4)$ for the overall intercept coefficient (α_0 and α_{10}), and a Uniform $N(0, 3)$ for all other coefficients. The use of a prior distribution of 4 for the daily survival rate ensures that the estimation remains above zero. Incubation survival rate was then estimated over the course of 24 days, assuming five days to complete clutches, for the Ringed plover (Prater 1974, Pienkowski 1984) and 26 days, assuming four days to complete clutches, for the Kentish plover (Rittinghaus 1961). As number of weekend days and weekdays differ

by the starting day of the week, I estimated incubation survival rate starting at every day of the week and subsequently calculated the average incubation survival rate.

Variable selection and statistical analysis

I used a backward variable selection process to determine the effects of the covariates on the model fit. In this method, covariates were one by one removed and subsequently ranked by the change in Deviance Information Criterion (DIC; Spiegelhalter et al. 2002) relative to the base model, i.e. the model with all variables included. All covariates that resulted in a DIC below the DIC of the base model, i.e. excluding the variable resulted in an improved model, were dropped. All covariates that improved model fit, i.e. inclusion resulted in lower DIC, were subsequently included in a combination model. This combination model was used to calculate the daily survival rate. I sampled using MCMC procedures with three independent Markov chains of length 500.000 with a burn-in period of 250.000 and 1/50 thinning. Convergence was examined using the Gelman-Rubin statistics (\hat{R}) < 1.01 (Gelman et al. 2004) and visual inspection of chains. The model was constructed in R version 3.5.3 (R Core Team 2017) using R-Package “R2jags” (Su and Yajima 2015) and ran in program JAGS version 4.2.0 (Plummer 2003).

Total reproductive output

A generalized linear quasi-possion regression was used to determine the effects of environmental conditions on the number of fledglings per breeding pair. The analyses were divided into three main periods, 1) April—July, 2) May—July, 3) June—July. First, I determined the effects of environmental conditions during the complete reproduction using environmental covariate averages over the April—July. Second, I determined the effects of environmental conditions during the incubation and hatching period using the environmental covariate averages over May—July. Finally, the effects of environmental covariates during the fledgling period were determined using the averages over June—July. In all periods, public access, island, and salinity were included as binomial variables. Prior to the analyses, I determined collinearity between all numeric covariates within the generalized model. Collinearity in predictive variables was determined using a Pearson Correlation matrix for multi-model selection (Grueber et al. 2011). Average weather rating could not be tested against other variables as this variable showed high correlations with windchill and precipitation duration during all periods ($r > 0.70$). All other variables within the model had a correlation coefficient less than 0.70 suggesting non-collinearity.

Results

Survival analyses

Kentish plover resightings

The total number of ringed Kentish plovers was 4234 birds. Almost 90% were juveniles (N = 3764) captured and ringed as chick. The remaining were adult females (N = 470), adult males (N = 264), and non-sexed adult birds (N = 93). Not all birds that were ringed as chicks were seen in subsequent years and could therefore be sexed (females N = 39; males N = 38). Hence, only a subset of resighted first-year birds was added to the adult model, resulting in a total of 811 birds used in the adult survival model.

Ringed plover resightings

In total 2623 Ringed plovers were ringed over the course of the study period. Almost 85% were juveniles (N = 2231) captured and ringed as chick. The other 15% consisted of adult females (N = 188), adult males (N = 204), and not sexed adult birds (N = 58). Not all birds that were ringed as chicks were seen in subsequent years and therefore only a subset was added to the adult model (N = 52), resulting in a total of 386 birds used in the adult survival analyses.

Apparent survival first-year birds

First-year birds of the Kentish plover showed moderate return rates: 6% (268 of 4234) of all chicks was captured more than once during the study period (Supplementary materials Fig. S3). No overdispersion was detected when fitting the full-time dependent model $\Phi(\text{time})p(\text{time})$. The top performing age-specific survival model included period and age for the survival parameter and period and ring-type for the resighting parameters. This model outperformed other models ($\Delta\text{AIC} = 3.67$; Table 1). The top performing model indicated that first-year apparent survival differed between periods and first-year birds and adults (Table 1). As expected, first-year apparent survival probability was significantly lower than adult apparent survival ($M \pm \text{SE}$; 0.22 ± 0.11 ; 0.77 ± 0.04 ; Fig. 1).

For the Ringed plover, first-year birds showed higher return rates compared to first-year Kentish plovers: 12% (307 of 2623) of all chicks was captured more than once during the study period (Supplementary materials Fig. S4). Fitting the full-time dependent model indicated for overdispersion (GOF test $\hat{c} = 1.84$). The overdispersion coefficient (\hat{c}) was subsequently used to adjust the model selection. The top performing model contained age for

the survival parameter and an interaction of period and ring-type for the resighting parameter (Table 1). This model outperformed the second model ($\Delta AIC = 3.29$) and indicated that apparent survival probability for first-year and adult birds did not differ over time. Apparent survival for first-year birds was estimated at 0.30 (SE = 0.04; Fig. 1) and for adult birds at 0.73 (SE = 0.02; Fig. 1).

Table 1. Model selection summary of the age-specific and the adult survival model for the Kentish plover. k is the number of parameters and R^2 is the variance explained by the model [$DEV(\text{Covariate}) - DEV(\text{Constant}) / DEV(\text{time}) - DEV(\text{Constant})$]. For full model selection summary see Supplementary materials Table S3.

| Age-specific model | | | | | | |
|---------------------------|------------------|----------|--------------------------------|---------------|-----------------|-----------|
| Phi | p | k | ΔAIC | Weight | Deviance | R2 |
| Period*age | Period*ring-type | 12 | 0* ¹ | 0.00 | 1316.91 | 0.87 |
| Age | Period*ring-type | 8 | 3.67 | 0.00 | 1328.63 | 0.85 |
| Age*NAO | Period*ring-type | 10 | 7.59 | 0.00 | 1328.52 | 0.85 |
| time | Period*ring-type | 74 | 84.78 | 0.00 | 1274.90 | 0.94 |
| Period*age | 1 | 8 | 99.39 | 0.00 | 1424.35 | 0.69 |
| time | time | 136 | 181.64 | 0.00 | 1240.86 | 1.00 |
| Time | Period*ring-type | 8 | 52.02 | 0.00 | 1376.98 | 0.77 |
| 1 | Period*ring-type | 7 | 70.32 | 0.00 | 1397.29 | 0.74 |
| 1 | 1 | 2 | 499.16 | 0.00 | 1836.15 | 0.00 |
| Adult model | | | | | | |
| Phi | p | k | ΔAIC | Weight | Deviance | R2 |
| Time | Period*ring-type | 10 | 0* ² | 0.61 | 1019.13 | 0.73 |
| time | Period*ring-type | 76 | 24.75 | 0 | 1032.19 | 0.71 |
| Sex | Period*ring-type | 10 | 35.59 | 0 | 1054.72 | 0.66 |
| 1 | Period*ring-type | 9 | 36.24 | 0 | 1057.41 | 0.66 |
| Sex*NAO | Period*ring-type | 12 | 37.63 | 0 | 1052.68 | 0.67 |
| Period*sex | Period*ring-type | 16 | 43.15 | 0 | 1050.00 | 0.68 |
| time | time | 136 | 141.47 | 0 | 872.04 | 1 |
| 1 | 1 | 2 | 384.33 | 0 | 1419.65 | 0.00 |
| Sex | 1 | 3 | 385.44 | 0 | 1418.74 | 0.00 |

*¹AICc = 1849.19; *²AICc=1858.89

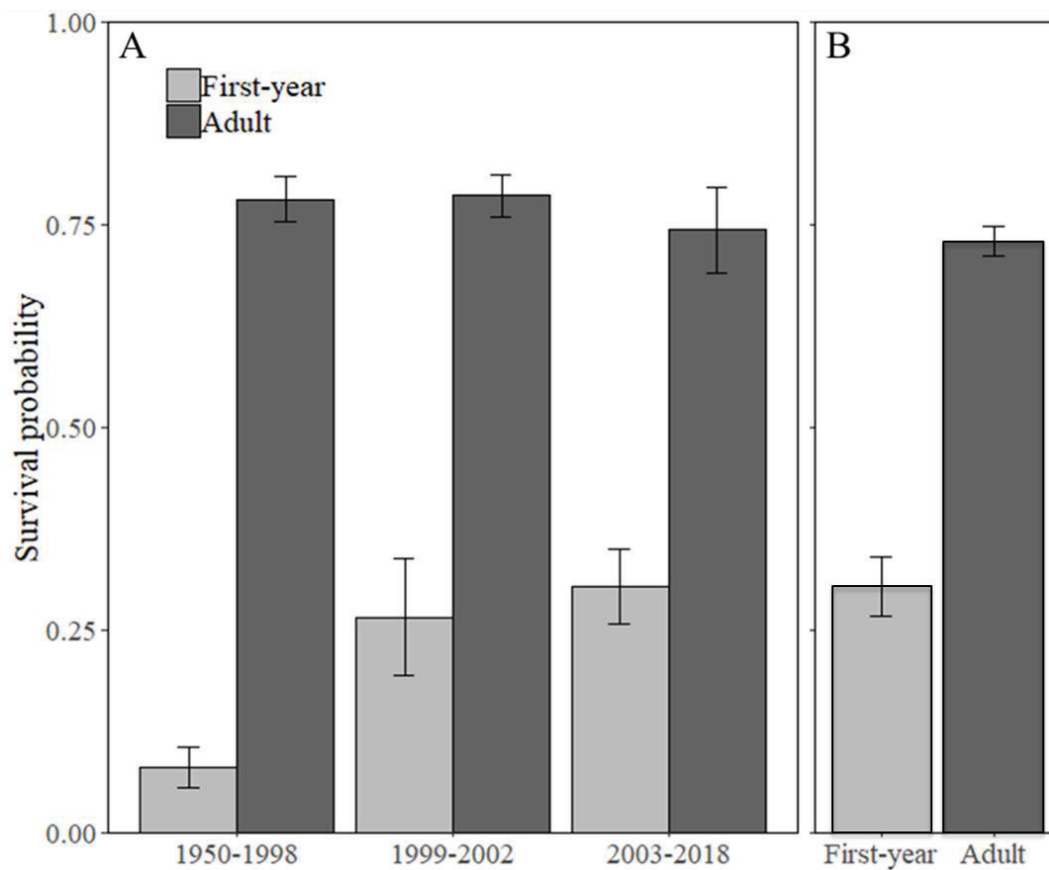


Figure 1. Apparent survival probabilities and standard errors estimated by the age-specific model for first-year survival and their subsequent adult survival for the Kentish plover (A) and the Ringed plover (B). For the Kentish plover apparent survival estimates are derived from the top performing model $\Phi(\text{period}*\text{age})p(\text{period}*\text{ring-type})$ and for the Ringed plover from the top performing model $\Phi(\text{age})p(\text{period}*\text{ring-type})$. The total study period for the Kentish plover was 1950-2018 and for the Ringed plover 1970-2018

Apparent survival adults

Adult Kentish plover showed moderate return rates (Supplementary materials Fig. S3): 39% (183 of 470) of females and 35% (92 of 264) of males were captured more than once during the study period. No overdispersion was detected when fitting the full-time dependent model $\Phi(\text{time})p(\text{time})$. The top performing survival model for adult survival included time or time as a linear trend (Time) for the survival parameter and resighting probability containing period and ring-type. However, these models resulted in few survival probabilities estimated or biologically unrealistic estimates over time. Therefore, these estimates were treated as non-reliable estimates as the beta estimates also contained high standard errors. Instead, the third model was used to derive the apparent survival probabilities ($\Delta\text{AIC} = 35.59$; Supplementary materials Table S3), which included an interaction of period and sex (i.e. $\text{sex}*\text{period}$) for survival and period and ring-type for the resighting parameter. This model indicates that adult

apparent survival differed between periods and between males and females (Table 1). Adult male apparent survival probability was higher than adult female apparent survival ($M \pm SE$; 0.74 ± 0.02 ; 0.69 ± 0.02 ; Fig. 2).

Adult Ringed plover showed lower return rates (Supplementary materials Fig. S4) than the Kentish plover for males but higher for females: 49% (93 of 188) for females and 25% (50 of 204) for males were captured more than once during the study period. No overdispersion was detected when fitting the full-time dependent model $\Phi(\text{time})p(\text{time})$. The top performing survival model for adult survival included time as a linear trend (Time) for the survival parameter and resighting probability containing period and ring type. However, these models resulted in few survival probabilities estimated or biologically unrealistic estimates over time, i.e. starting survival probabilities of 0.09. Therefore, these estimates were treated as non-reliable estimates as the beta estimates also contained high standard errors. Instead, the second model ($\Delta\text{AIC} = 56.94$; Supplementary materials Table S4), which included an interaction, indicated for a constant survival probability (i.e. 1) for period and ring-type for the resighting parameter. This model indicates that adult apparent survival did not differ between sexes and was constant over the course of the study period (Table 2). Adult apparent survival probability of both females and males was estimated at 0.67 ($SE = 0.01$; Fig. 2).

Table 2. Model selection summary of the age-specific survival model and the adult survival model for the Ringed plover. k is the number of parameters and R^2 is the variance explained by the model [DEV(Covariate)-DEV(Constant)/DEV(time)-DEV(Constant)]. The model selection summary for the age-specific model was adjusted for overdispersion ($\hat{c} = 1.84$) and therefore the QAIC is given. For full model selection summary see Supplementary materials Table S4.

| Age-specific model | | | | | | |
|---------------------------|------------------|----------|-----------------|---------------|------------------|-----------|
| Phi | p | k | ΔQAIC | Weight | QDeviance | R2 |
| Age | Period*ring-type | 8 | 0* | 0.60 | 400.5 | 1.11 |
| Age*NAO | Period*ring-type | 10 | 3.29 | 0.11 | 399.8 | 1.12 |
| Period*age | Period*ring-type | 12 | 3.98 | 0.08 | 396.4 | 1.13 |
| Period | Period*ring-type | 9 | 21.99 | 0.00 | 420.5 | 1.01 |
| 1 | Period*ring-type | 7 | 23.72 | 0.00 | 426.3 | 0.98 |
| Time | Period*ring-type | 8 | 25.48 | 0.00 | 426.0 | 0.98 |
| NAO | Period*ring-type | 8 | 25.70 | 0.00 | 426.2 | 0.98 |
| time | Period*ring-type | 54 | 82.43 | 0.00 | 388.6 | 1.17 |
| Age | 1 | 3 | 104.58 | 0.00 | 515.2 | 0.51 |
| 1 | 1 | 2 | 200.63 | 0.00 | 613.2 | 0.00 |
| time | time | 96 | 205.07 | 0.00 | 421.8 | 1.00 |
| Adult model | | | | | | |
| Phi | p | k | ΔAIC | Weight | Deviance | R2 |
| time | Period*ring-type | 56 | 0* ² | 0.95 | 624.24 | 0.77 |
| time | time | 96 | 15.59 | 0.05 | 538.43 | 1.00 |
| Time | Period*ring-type | 10 | 18.25 | 0.00 | 744.28 | 0.45 |
| 1 | Period*ring-type | 9 | 32.31 | 0.00 | 760.40 | 0.41 |
| NAO | Period*ring-type | 10 | 33.95 | 0.00 | 759.98 | 0.41 |

| | | | | | | |
|------------|------------------|----|--------|------|--------|------|
| Sex | Period*ring-type | 10 | 34.36 | 0.00 | 760.39 | 0.41 |
| Sex*NAO | Period*ring-type | 12 | 37.22 | 0.00 | 759.11 | 0.41 |
| Period*sex | Period*ring-type | 16 | 42.11 | 0.00 | 755.65 | 0.42 |
| 1 | 1 | 2 | 172.31 | 0.00 | 914.64 | 0.00 |
| Sex | 1 | 3 | 174.23 | 0.00 | 914.55 | 0.00 |

*¹AICc = 2404.66; *²AICc = 1306.77

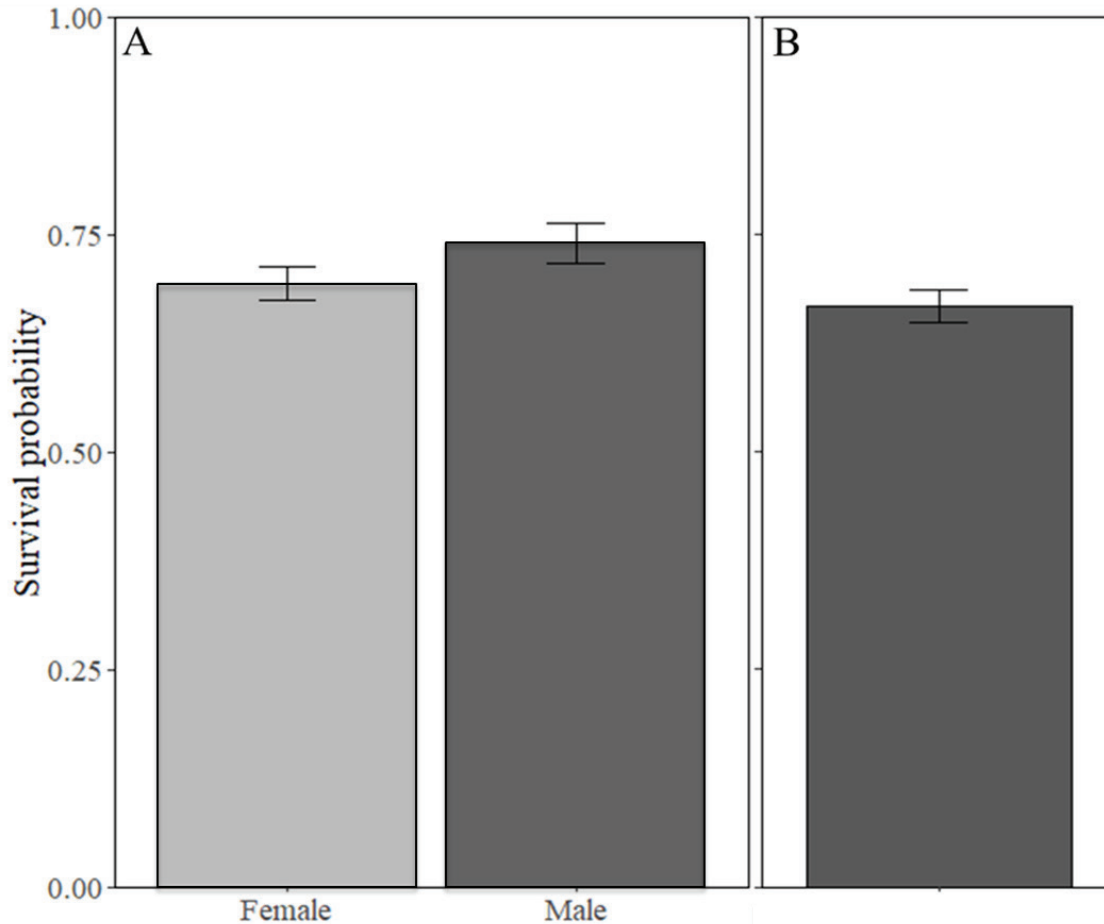


Figure 1. Apparent survival probabilities and standard errors estimated by the adult model for the Kentish plover (A) and the Ringed plover (B). For the Kentish plover apparent survival estimates are divided into males and females and are derived from the top performing model $\Phi(\text{sex})p(\text{period}*\text{ring-type})$ and for the Ringed plover only one estimate for both males and females is given from the top performing model $\Phi(\text{constant})p(\text{period}*\text{ring-type})$. The total study period for the Kentish plover was 1950-2018 and for the Ringed plover 1970-2018.

Dispersal analyses

For both species, dispersal analyses with the included covariates could not be executed, as they resulted in non-estimated parameters. Therefore, the model was reduced to a constant model, i.e. fixed transitions between states, over time, and with individual covariates, to limit the estimated parameters to a minimum. However, within this constant model the transitions rates could not be estimated for both the Kentish plover and the Ringed plover.

Hatching success

Kentish plover

A total of 584 nests were found over the years 1995—2018 and 279 nests could be used to model daily nest survival. The average number of nest visits was 3 (SE = 0.05, range = 2—10) and the average interval length was 8 days (SE = 0.15, range = 1—43 days). The clutch size was on average 2.78 (SE=0.03). The majority of the nests was located on the mainland and 30% on islands (N = 80). Only two nests were situated outside the Delta and therefore no distinction between nests situated in the Delta, the Wadden Sea or inland could be made in the analyses. 17 failed nests had a known cause. The majority failed due to trampling by cattle (N = 10), followed by flooding (N = 3) and predation (N = 3). Predators included Carrion crow *Corvus corone*, Oystercatchers *Haematopus ostralegus* and Red fox *Vulpes vulpes*.

To determine the average period survival probability over the laying and incubation period, I calculated the period survival probability starting on each day of the week and determined the number of weekdays and weekend days within the full period of 26 days. Average period survival probability was estimated at 0.93 (95% CI: 0.01—1.00) assuming a clutch size of four eggs (year 2001).

Six variables improved model fit and were therefore selected and used in the combination model (Supplementary materials Table S5). This combination model improved model fit over the base model (Δ DIC = 3.70; Table 3). Earlier laid nests had a significantly higher daily survival rate (Fig. 3). Other variables did not significantly affect the daily egg survival rate (Supplementary materials, Table S5). Including period did not significantly improve the daily egg survival rate, suggesting that daily egg survival rate did not differ between the years (Supplementary materials, Table S5).

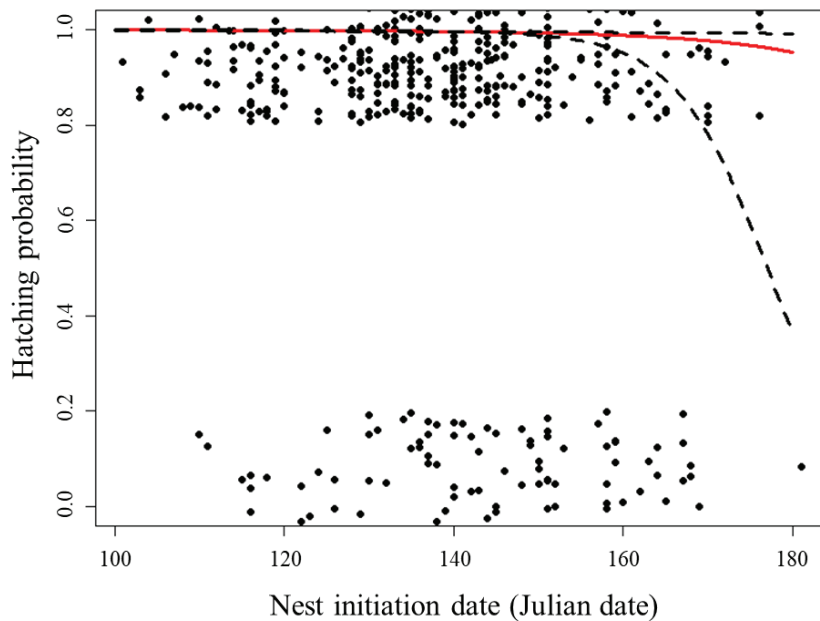


Figure 3. The predicted hatching probability with increasing nest initiation date for Kentish plover in the Netherlands. The points indicate the observed values and the red line the model prediction. All data points take a value of 1 or 0. However, for visualisation purposes, points are jittered. The dashed lines give the 95% confidence intervals. Model predictions are based on the combination model.

Ringed plover

A total of 1158 nests was found over the years 1995-2018 and 305 nests could be used to model daily nest survival. The average number of nest visits was 3 (SE = 0.04; range = 2—11) and the average interval length was 7 days (SE = 0.12; range = 1—21 days). The clutch size was on average 3.60 (SE=0.05). The majority of the nests was located on the mainland and only 5% was located on islands (N = 15). Only one nests was situated outside the Delta and therefore no distinction between nests situated in the Delta, the Wadden Sea or inland could be made in the analyses. 36 failed nests had a known cause. The majority failed due to trampling by cattle (N = 17) or flooding (N = 11). Six nests were predated by birds, mainly by Carrion crow *Corvus corone* and Oystercatchers *Haematopus ostralegus*.

To determine the average period survival probability over the laying and incubation period, I calculated the period survival probability starting on each day of the week and determined the number of weekdays and weekend days within the full period of 24 days. Average period survival probability was estimated at 0.82 (95% CI: 0.01—0.86) assuming a clutch size of four eggs

Seven variables improved model fit and were therefore selected and used in the combination model (Supplementary materials, Table S6). Clutch size of four eggs and clutch size of five eggs had significant positive effects on the daily nest survival. This combination model improved model fit over the base model ($\Delta\text{DIC} = 10.30$; Table 3). None of the included variables had a significant effect on the daily survival rate of the eggs (Supplementary materials, Table S6). The fixed observer effect caused a decline in the daily survival rate (0.832; 95% CI: 0.800-0.863; Supplementary materials Table S6).

Table 3. Variable selection summary of the daily nest survival model for the Ringed plover and Kentish plover. The base model includes all variables. Variables are ranked by DIC when excluding the variable. DIC below the base model means that excluding the variable improves the model DIC and *vice versa*. pD are the effective number of parameters. Weather * public is an interaction variable of weather rating and public accessibility. Combination model is the selection of variables that improved the base model, i.e. excluding of these models resulted in a DIC above the base model.

| Ringed plover | | | Kentish plover | | |
|--------------------------|------|-------|--------------------------|------|-------|
| Excluded variable | pD | DIC | Excluded variable | pD | DIC |
| Observer effect | 25.5 | 541.3 | Year | 16.8 | 648.1 |
| Grazed | 23.2 | 555.5 | Precipitation | 18.4 | 648.9 |
| Island | 22.8 | 555.8 | Grazed | 19.7 | 650.2 |
| Tidal height | 24.4 | 556.0 | Island | 20.5 | 651.9 |
| Public access | 24.4 | 556.4 | Salinity | 20.3 | 651.9 |
| Weather rating | 25.0 | 556.6 | Base model | 20.7 | 652.3 |
| Salinity | 24.9 | 556.7 | Public access | 20.7 | 652.4 |
| Base model | 24.9 | 556.8 | Weather rating | 20.8 | 652.6 |
| Precipitation | 26.0 | 558.0 | Tidal height | 19.5 | 653.0 |
| Weather * public | 26.3 | 558.9 | Temperature | 19.1 | 654.5 |
| Temperature | 27.1 | 559.7 | Weather * public | 19.7 | 654.9 |
| Nest initiation date | 24.0 | 560.1 | Nest initiation date | 20.2 | 656.3 |
| Year | 28.2 | 565.4 | Observer effect | 23.7 | 665.1 |
| Clutch size | 33.2 | 601.7 | Clutch size | 32.5 | 723.5 |
| <i>Combination model</i> | 19.3 | 553.1 | <i>Combination model</i> | 12.7 | 642.0 |

Total reproductive output

The average number of fledglings per breeding pair was 0.39 (SE = 0.04) fledglings for the Kentish plover and 0.57 (SE = 0.05) for the Ringed plover. There were large variations between locations in the Delta and within years. For both plover species, the number of fledglings per breeding pair did not differ significantly between years ($P > 0.05$). None of the included covariates was significantly affecting the number of fledglings per breeding pair for the Kentish plover ($P > 0.05$; Supplementary materials Fig. S5 and Fig. S6) and Ringed plover ($P > 0.05$; Supplementary materials Fig. S7 and Fig. S8).

Discussion

The Kentish plover and Ringed plover populations in the Netherlands have been rapidly declining over the past decades. Previous studies focused on the demographic rates within a short time span (Majoor et al. 2002, Foppen et al. 2006). The present study extends on previous research by including all available data and estimating the survival and recruitment of the Kentish and Ringed plover populations in the Netherlands. Mark-recapture data consisted of almost 70 years for the Kentish plover and almost 50 years for the Ringed plover. This time span to estimate survival is substantially longer than the time span of previous studies. As predicted, the survival estimates were higher for adults compared to first-year birds in both Kentish and Ringed plover. Contrary to the expectations, I did not detect significant effects of human disturbance on nest survival. Number of fledglings per breeding pair was slightly lower compared to other populations in Europe, and may not be sufficient for sustainable population growth, based on the estimated survival rates. Taken together, the results uncover the demographic pathways linking environmental fluctuation to demographic rates and provide a solid foundation for population viability analyses.

Sex biased survival and adult sex ratios

The first-year apparent survival estimates for Kentish plover were above the survival estimates of other Kentish plover populations (estimate ranges 0.15-0.30; Sandercock et al. 2005; Foppen et al. 2006), but also below survival estimates of Snowy plover populations (estimates ranging from 0.40-0.46; Stenzel et al. 2007; Mullin et al. 2010). The Snowy was recognized as a conspecific of the Kentish plover until 2009, when genetical analyses revealed that Kentish plover and Snowy plover are separate species (Küpper et al. 2009). As both species adopted the same breeding strategy, survival estimates are thought to be similar for both species. The method used in my study to estimate survival is based on encounter histories of individually marked animals captured or resighted in the focal study area. This method only estimates apparent survival, because mortality is confounded with permanent emigration (Lebreton et al. 1992). As a consequence, population comparisons are difficult to carry out, as resighting probabilities are lower in small study sites due to permanent emigration. In my study, I used data at a nation-wide scale, hence individuals are less likely missed. The estimates in my study were based on chicks that survived the first two week after ringing, i.e. approximately 28 days after hatching. Mortality rates are high during the first 6-

10 days after hatching (Warriner et al. 1986, Loegering and Fraser 1995, Ruhlen et al. 2003, Sandercock et al. 2005, Lukacs et al. 2006). Therefore, the inclusion of the pre-fledgling period in first-year survival might have negatively affected the estimates of post-fledgling survival. The lower apparent survival estimates for first-year birds may arise from high mortality rates or higher dispersal rates. In the Dutch Delta, permanent emigration of first-year birds was estimated at 20% (Foppen et al. 2006). If this migration rate is used to correct the apparent survival rates found in my study, the survival estimates would be around 0.40. This estimate is close to the estimated true survival of first-year Snowy plovers using joint live dead recovery models (Stenzel et al. 2007). The periodical fluctuations observed in first-year apparent survival of Kentish plovers is likely attributed to low resighting probabilities over the long period of 1950-1999 ($N_{1950-1999} = 104$ versus $N_{1950-2018} = 562$).

Contrary to the Ringed plover, adult apparent survival differed between sexes for the Kentish plover, being higher in males compared to females. Sex differences in adult mortality is a common phenomenon observed in many Kentish and Snowy plover populations (Sandercock 2003, Foppen et al. 2006, Stenzel et al. 2007, Mullin et al. 2010). Apparent survival of females may be affected by permanent emigration from the study site, leading to underestimation of the true survival (Stenzel et al. 1994, 2007). For the Kentish plover dispersal movements for up to 170 km between breeding sites have been recorded within a single breeding season (Szekely and Lessells 1993). Although dispersal rates could not be estimated in the present study, a previous study in the Delta region indicated that females dispersed over distances up to 50 km (Foppen et al. 2006). The nation-wide scale of my study and the long study period reduces the chance of missing individuals. However, as the main breeding sites Delta and Wadden Sea are located close to neighbouring breeding sites abroad in Northern France and Germany, it cannot be ruled out that individuals were ‘lost’ and permanently emigrated. Model selection did not indicate for sex differences in resighting probabilities as models that included sex for the resighting parameter were not well supported. Nonetheless, birds may still be missed or present in areas with low resighting probabilities. On the other hand, females may have lower true survival rates due to their dispersal, as dispersal is often at a survival cost, i.e. exploring new areas may increase predation risk or decrease feeding efficiency in an unfamiliar environment (Yoder et al. 2004).

Sex biased dispersal and survival probabilities may result in skewed adult sex ratios in populations. In both Kentish and Snowy plover, sex biased survival of chicks and adults are primary causes of male skewed adult sex ratios (Székely et al. 2014, Eberhart-Phillips et al. 2017). Kentish plovers have a polygamous breeding system with male skewed parental care:

many females desert the nests shortly after hatching and remate, while the males care for the chicks (Page et al. 2009). Polygamy is thought to be an important strategy in Kentish plover, as the costs of polygamy appear to be low, while the life-time reproductive success could increase significantly (Warriner et al. 1986, Fraga and Amat 1996, Amat et al. 1999, Thomas et al. 2007). However, in the present studied population there were no cues that females start a second clutch after leaving the nests, but instead females desert nests and start moulting on refuges for high tides (Tulp 1998, Majoor et al. 2002). Remating of females after nest desertion is affected by the duration of the breeding season, the local hatching success and the predation intensity (Warriner et al. 1986, Fraga and Amat 1996, Amat et al. 1999). Snowy plovers in California show high rates of polygamy as their breeding season spans a long time period, i.e. March until July. Contrary, the North European population starts breeding in late April until July, which may reduce the chances of successful second clutches.

Reproduction and human disturbance indicators

For the Ringed plover, only clutch size had a significant effect on the daily nest survival whilst for the Kentish plover only nest initiation date was significantly affecting the daily nest survival. Previous studies demonstrated that nest survival of shorebirds is affected by nest initiation date (Smith and Wilson 2010). Furthermore, larger clutch sizes have been linked with higher breeding success and lower rates of nest desertion (Briggs 1983, Fraga and Amat 1996). Contrary to earlier studies on plovers, I did not detect significant effects of human disturbance on the hatching success of Kentish plover or Ringed plover (Warriner et al. 1986, Schulz and Stock 1991). Instead, public accessibility, weather rating and the interaction between both had a non-significant negative effect on the hatching success of Ringed plover. Both public access and weather rating may not be appropriate indicators of human disturbance, as neither accounts for human recreational intensity. Although, weather rating was not correlated with temperature, higher weather ratings in general tend to be coherent with warmer temperatures. Hence, high weather ratings do not only increase human recreational activity but also have positive effects on the incubation through warmer temperatures (Visser and Ricklefs 1993, Schekkerman and Visser 2001). Furthermore, areas that prohibit human access are not always human free, as some people still travel through these areas. Other measures of human disturbance are vehicle counts. In Snowy plover, vehicle counts on the beach were suggested to negatively affect hatching success and chick survival (Ruhlen et al. 2003). In my study, vehicle counts were not available. However, including vehicle counts may be directly linked to breeding success in both species.

Inclusion of the environmental variables to calculate hatching success resulted in the removal of almost 50% of the nests. During an intensive field study in 1999—2002, detailed habitat characteristics and public accessibility were given per nest. However, for nests outside this period, variables such as human access and island were not given in the data and could also not be extrapolated via satellite images as GPS coordinates had low accuracy (1000 m error). Furthermore, human accessibility may have changed over time and areas previously accessible may now be partly inaccessible to protect nests of shorebirds or *vice versa*. The nest visits by researchers may interact with the fate of the nests, as these visits may induce nest predation as observed for Snowy plovers (Hardy and Colwell 2008). In this study, researcher activity was included as a fixed factor that may explain unexplained residual variance. For example, predation was found to have a significant effect on nest success (Wallander and Andersson 2003) and may be confounded with the unexplained residual variance. Sparseness of the data resulted in larger confidence intervals for the daily survival estimate. Simulations suggested that larger datasets would increase model precision (Supplementary materials Table S7 and Table S8). Future research should therefore focus on determining the effects of habitat characteristics and human presence on nest survival and collecting data of these variables when searching for nests.

The estimated fledgling numbers were slightly above the estimates in the Wadden Sea and the Delta region, i.e. ranging from 0.25-0.40 for Kentish plover and 0.40-0.60 for the Ringed plover (Tulp 1998, Majoor et al. 2002). Ringed plover had twice as many fledged chicks compared to the Kentish plover and this may result from the fact that Ringed plovers initiate multiple clutches in one year, whilst the Kentish plover rarely has more than one clutch (Rittinghaus 1956, Pienkowski 1984). The number of fledglings per breeding pair are below the numbers observed in Germany at a stable population size in 2015 and 2016, whilst far below the 1.1 fledglings per breeding pair during population growth in Germany (Hötker et al. 2011, Cimiotti et al. 2016). The number of fledglings per breeding pair did not differ over the course of the study period. However, the numbers fluctuate widely between areas in the Delta (ranges 0—3). None of the included variables affected the fledgling number. It is likely that other factors such as habitat characteristics and predation may have affected the recruitment rates, as the number of fledglings was breeding area specific. However, these variables could not be included as these data were lacking.

In the present study, the intermitted phase between hatching and fledgling could not be directly linked to environmental conditions. However, factors as human disturbance, predation and food availability have already been linked to reduced chick survival in Kentish

plover and Snowy plover (Ruhlen et al. 2003). In the Dutch Delta region, chick survival probability in the first two weeks was roughly estimated over the years 2000—2002 at 0.66 (ranges 0.64—0.70) for the Ringed plover and 0.69 (ranges 0.66—0.74) for the Kentish plover (Majoor et al. 2002).

Population perspectives

Recruitment rates observed in this study are lower than in populations that show population growth (Cimiotti et al. 2016). However, the estimated annual productivity rates for Kentish plover may increase significantly when the females remate with other males after nest desertion. Biased adult sex ratios are not uncommon in Kentish and Snowy plovers, i.e. sex ratios of 0.54 in Turkey, 0.58 in Sweden and 0.58 in California (Warriner et al. 1986, Sandercock et al. 2005). Variation in environmental factors is likely responsible for variation in the degree of polyandry reported for different Snowy and Kentish Plover populations (Rittinghaus 1956, Lessells 1984, Warriner et al. 1986, Fraga and Amat 1996). Environmental factors may include 1) constraints to remate due to a lack of mates (Lank et al. 1985), 2) breeding habitat shortages (Szekely and Lessells 1993), or 3) nest predation.

In the Dutch population, the most likely explanation is breeding habitat shortages. Habitat quality parameters rather than habitat area have been proven to be of importance for the reproductive success of both species (Szentirmai and Székely 2004, Pietrelli and Biondi 2012). However, in the Netherlands, suitable habitats also receive high human disturbance levels, leading to the avoidance of these habitats by breeding adults (Webber et al. 2013). Furthermore, habitat with no or less human disturbance intensities are prone to be quickly overgrown by vegetation. For example, the Delta region lacks dynamic seasonal water tables or saltwater to reduce vegetation growth (Arts et al. 2000).

Management measures that had positive effects on the populations growth rates in Europe reduced human disturbance by keeping out humans from potential breeding habitats. However, these areas are still prone to predation. Proper fencing is therefore needed if predator management is implemented (Wilson and Colwell 2010). In Germany, fencing and predator control was implemented successfully and increased the breeding population with 64% in 7 years (Cimiotti et al. 2016). However, predator control mainly focusses on mammalian predators, and is therefore only successful when avian predators are less abundant.

Taken together, the current survivorship and recruitment rates are likely too low for local population conservation. The biology of both species shows a quick recolonization

capacity because of their dispersal behaviour which enables them to inhabit newly created habitat quickly. A great example is that only one year after building the Marker Wadden Islands, already four breeding pairs of the Kentish plover established themselves on the islands in 2017. Management measures focused on reproduction may result in higher recruitment rates. Enlargement of the Dutch population may also increase immigration and emigration from other populations in Europe, such as in Schleswig-Holstein in Germany or in Bretagne and Normandy in France. Future analyses using integrated population models will reveal whether increasing reproductive success will be enough for sustainable population conservation.

References

- Amat, J. A., R. M. Fraga, and G. M. Arroyo. 1999. Brood desertion and polygamous breeding in the Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis* 141:596–607.
- Arts, F. A., J. Graveland, and P. L. Meiniger. 2000. Kustbroedvogels, vegetatiesuccessie en natuurontwikkeling: implicaties voor toekomstig beheer van kustgebieden. *Limosa* 73:17–28.
- Barton, K. 2018. Package “MuMIn”: Multi-Model Inference. R package version 1.40.4. <https://cran.r-project.org/package=MuMIn>.
- Beissinger, S. R., and M. I. Westphal. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *The Journal of Wildlife Management* 62:821–841.
- Besbeas, P., S. N. Freeman, B. J. T. Morgan, and E. A. Catchpole. 2002. Integrating mark-recapture-recovery and census data to estimate animal abundance and demographic parameters. *Biometrics* 58:540–547.
- BirdLife International. 2017. European birds of conservatino concern: populations, trends and national responsibilities. BirdLife International, Cambridge, England.
- Boele, A., J. van Bruggen, F. Hustings, K. F. J. Koffijberg, J. W. Vergeer, and T. van der Meij. 2019. Broedvogels in Nederland in 2017. Sovon-rapport 2019/04. Nijmegen, the Netherlands.
- Briggs, K. 1983. The distribution and reproduction of Ringed plovers breeding coastally and inland in north-west England. *Bird Study* 30:222–228.
- Brownie, C., J. E. Hines, J. D. Nichols, K. H. Pollock, and J. B. Hestbeck. 1993. Capture-recapture studies for multiple strata including non-markovian transitions. *Biometrics* 49:1173–1187.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, USA.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81:619–627.
- Cimiotti, D. V., M. Avé, H. Hoffman, J. Leyrer, B. Klinner-Hötker, R. Schulz, and H. Hötker. 2016. Möglichkeiten zum Erhalt der Brutpopulationen des Seeregenpfeifers in Schleswig-Holstein - Untersuchungen 2016. Bergenhusen, Germany.
- Cornelius, C., S. A. Navarrete, and P. A. Marquet. 2001. Effects of human activity on the structure of coastal marine bird assemblages in Central Chile. *Conservation Biology* 15:1396–1404.
- Crain, C. M., K. Kroeker, and B. S. Halpern. 2008. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters* 11:1304–1315.

- Cramp, S., and K. E. L. Simmons. 1983. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol III. Waders to Gulls. Oxford University Press, Oxford, England.
- Delany, S., D. Scott, T. Dodman, and D. Stroud. 2009. An atlas of wader populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International and International Wader Study Group, Wageningen, The Netherlands.
- Dudgeon, C. L., K. H. Pollock, J. M. Braccini, and J. M. Semmens. 2015. Integrating acoustic telemetry into mark – recapture models to improve the precision of apparent survival and abundance estimates. *Oecologia* 178:761–772.
- Eberhart-Phillips, L. J., C. Küpper, T. E. X. Miller, M. Cruz-López, K. H. Maher, N. dos Remedios, M. A. Stoffel, J. I. Hoffman, O. Krüger, and T. Székely. 2017. Sex-specific early survival drives adult sex ratio bias in snowy plovers and impacts mating system and population growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:E5474–E5481.
- Foppen, R. P. B., F. A. Majoor, F. J. Willems, P. L. Meininger, G. C. Van Houwelingen, and P. A. Wolf. 2006. Survival and emigration rates in Kentish *Charadrius alexandrinus* and Ringed Plovers *Ch. hiaticula* in the Delta area, SW-Netherlands. *Ardea* 94:159–173.
- Forchhammer, M. C., E. Post, and N. C. Stenseth. 1998. Breeding phenology and climate. *Nature* 391:29–30.
- Fraga, R. M., and J. A. Amat. 1996. Breeding biology of a Kentish plover (*Charadrius alexandrinus*) population in an inland saline lake. *Ardeola* 43:69–85.
- Fraser, L. H., and P. A. Keddy. 2005. The world’s largest wetlands: ecology and conservation. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Gelman, A. J., J. B. Carlin, H. S. Stern, and D. B. Rubin. 2004. Bayesian data analysis. 2nd edition. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, Florida.
- Gómez-Serrano, M. A., and P. López-López. 2014. Nest site selection by Kentish plover suggests a trade-off between nest-crypsis and predator detection strategies. *PLoS ONE* 9:e107121.
- Gordo, O., C. Barriocanal, and D. Robson. 2011. Ecological impact of the North Atlantic Oscillation (NAO) in the Mediterranean ecosystems. Pages 153–170 *in* S. M. Vincente-Serrano and R. M. Trigo, editors. Hydrological, socioeconomic and ecological impacts of the North Atlantic Oscillation in the Mediterranean region, vol. 46. Advances in Global Change Research, Dordrecht, The Netherlands.
- Goss-custard, J. D. 1993. The effect of migration and scale on the study of bird populations : 1991

- Witherby Lecture. *Bird Study* 40:81–96.
- Götmark, F. 1992. The effects of investigator disturbance on nesting birds. Pages 63–104. Springer, Boston, USA.
- Grueber, C. E., S. Nakagawa, R. J. Laws, and I. G. Jamieson. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: Challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24:699–711.
- Hardy, M. A., and M. A. Colwell. 2008. The impact of predator exclosures on Snowy Plover nesting success: a seven-year study. *Wader Study Group Bulletin* 115:161–166.
- Hötker, H., J. Bellebaum, D. V Cimiotti, B. Klinner-Hötker, R. Schulz, and K.-M. Thomsen. 2011. Möglichkeiten zum Erhalt der Brutpopulationen des Seeregenpfeifers in Schleswig-Holstein - Untersuchungen 2011. Bergenhusen, Germany.
- Hurrell, J. W. 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269:676–679.
- International Wader Study Group. 2003. Waders are declining world-wide. Conclusions from the 2003 International Wader Study Group Conference. Pages 8–12. *Wader Study Group Bulletin* 101/102, Cádiz, Spain.
- van der Jeugd, H., H. Schekkerman, M. Versluijs, C. Hallmann, P. Coehoorn, B. Ebbing, T. Lok, and B. Spaans. 2014. Geïntegreerde monitoring van vogels van de Nederlandse waddenzee: Sovon-report 2014/18. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen, The Netherlands.
- Kenniscentrum Kusttoerisme. 2017. Kerncijfers vrijetijdseconomie Zeeland 2017. <https://www.kenniscentrumtoerisme.nl/nl/kerncijfers-vrijetijdseconomie-zeeland-2017>.
- van Kleunen, A., R. Foppen, and C. van Turnhout. 2017. Basisrapport voor de Rode Lijst Vogels 2016 volgens Nederlandse en IUCN-criteria. Sovon-rapport 2017/34. Nijmegen.
- KNMI. 2019. Weercijfer. <https://www.knmi.nl/kennis-en-datacentrum/uitleg/weercijfers>.
- Küpper, C., J. Augustin, A. Kosztolányi, T. Burke, J. Figuerola, and T. Székely. 2009. Kentish versus Snowy Plover: Phenotypic and genetic analyses of *Charadrius alexandrinus* reveal divergence of Eurasian and American subspecies. *The Auk* 126:839–852.
- Laake, J. L. 2013. RMark: an R interface for analysis of capture-recapture data with MARK. Alaska Fisheries Science Center National Marine Fisheries Service. R-package version 2.2.4. <http://www.afsc.noaa.gov/Publications/ProcRpt/PR2013-01.pdf>.
- Lank, D. B., L. W. Oring, and S. J. Maxson. 1985. Mate and nutrient limitation of egg-laying in a polyandrous shorebird. *Ecology* 66:1513–1524.

- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. A. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Lessells, C. M. 1984. The mating system of Kentish plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ibis* 126:474–483.
- Liley, D., and W. J. Sutherland. 2007. Predicting the population consequences of human disturbance for Ringed Plovers *Charadrius hiaticula*: a game theory approach. *Ibis* 149:82–94.
- Loefering, J. P., and J. D. Fraser. 1995. Factors affecting Piping plover chick survival in different brood-rearing habitats. *Journal of Wildlife Management* 59:646–655.
- Lukacs, P. M., V. J. Dreitz, F. L. Knopf, and K. P. Burnham. 2006. Estimating Survival Probabilities of Unmarked Dependent Young When Detection Is Imperfect. *The Condor* 106:926–931.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, J. A. Royle, K. H. Pollock, L. L. Bailey, and J. E. Hines. 2006. *Occupancy estimation and modeling*. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- Majoor, F., G. Van Houwelingen, F. Willems, and R. Foppen. 2002. Analyse van overlevings- en broedbiologische gegevens van Bontbek- en Strandplevier in de Delta. Beek-Ubbergen.
- Ministry of Agriculture Nature and Food Quality. 2019. Strandplevier *Charadrius alexandrinus* ssp. *Alexandrinus*. <https://minez.nederlandsesoorten.nl/content/strandplevier-charadrius-alexandrinus-ssp-alexandrinus>.
- Montalvo, T., and J. Figuerola. 2006. The distribution and conservation of the Kentish Plover *Charadrius alexandrinus* in Catalonia. *Revista Catalana d'Ornitologia* 22:1–8.
- Mullin, S. M., M. A. Colwell, S. E. McAllister, and S. J. Dinsmore. 2010. Apparent survival and population growth of Snowy plovers in Coastal Northern California. *Journal of Wildlife Management* 74:1792–1798.
- Page, G. W., L. E. Stenzel, J. S. Warriner, J. C. Warriner, and P. W. Paton. 2009. Snowy plover (*Charadrius nivosus*). Page in A. Poole, editor. *The Birds of North America Online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA.
- Page, G. W., J. S. Warriner, J. C. Warriner, and P. W. C. Patton. 1995. Snowy plover *Charadrius alexandrinus*. Page in A. Poole and F. Gill, editors. *The Birds of North America*, 154. Academy of Natural Sciences/American Ornithologists' Union, Philadelphia/Washington, D.C., USA.
- Pienkowski, M. W. 1984. Breeding biology and population dynamics of Ringed plovers *Charadrius hiaticula* in Britain and Greenland: nest-predation as a possible factor limiting distribution and timing of breeding. *Journal of Zoology London* 202:83–114.

- Pietrelli, L., and M. Biondi. 2012. Long term reproduction data of Kentish Plover *Charadrius alexandrinus* along a Mediterranean coast. *Wader Study Group Bulletin* 119:114–119.
- Plummer, M. 2003. JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Page 125 in K. Hornik, F. Leisch, and A. Zeileis, editors. *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (DSC 2003)*. Vienna, Austria.
- Pradel, R., O. Gimenez, and J.-D. Lebreton. 2005. Principles and interest of GOF tests for multistate capture–recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 28:189–204.
- Prater, A. J. 1974. Breeding biology of the Ringed Plover. Pages 15–22 *Proceedings of the wader symposium held in Warsaw (Poland) in 13 and 14 September 1973*. International Waterfowl Research Bureau, Warszawa.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.r-project.org.
- Rittinghaus, H. 1956. Untersuchungen am Seeregenpfeifer (*Charadrius alexandrinus* L.) auf der Insel Oldeog. *Journal für Ornithologie* 97:117–155.
- Rittinghaus, H. 1961. *Der Seeregenpfeifer (Charadrius alexandrinus L.)*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, Germany.
- Ruhlen, T. D., S. Abbott, L. E. Stenzel, and G. W. Page. 2003. Evidence that human disturbance reduces Snowy plover chick survival. *Journal of Field Ornithology* 74:300–304.
- Sandercock, B. K. 2003. Estimation of survival rates for wader populations: a review of mark-recapture methods. *Wader Study Group Bulletin* 100:163–174.
- Sandercock, B. K., T. Székely, and A. Kosztolányi. 2005. The effects of age and sex on the apparent survival of Kentish plovers breeding in Southern Turkey. *The Condor* 107:583–596.
- Scarton, F., G. Cecconi, and R. Valle. 2013. Use of dredge islands by a declining European shorebird, the Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*. *Wetlands Ecology and Management* 21:15–27.
- Schaub, M., O. Gimenez, and A. Sierro. 2010. Use of integrated modeling to enhance estimates of population dynamics obtained from limited data. *Conservation Biology* 21:945–955.
- Schekkerman, H., F. A. Arts, H. van der Jeugd, E. W. M. Stienen, and M. van Roomen. 2017. Naar een demografische analyse van populaties van karakteristieke vogels in het Deltagebied. Sovon rapport 2017/58. CAPS-rapport 2017/01. Nijmegen.
- Schekkerman, H., and G. H. Visser. 2001. Prefledging energy requirements in shorebirds: energetic implications of self-feeding precocial development. *The Auk* 118:944–957.

- Schmidt, J. H., J. A. Walker, M. S. Lindberg, D. S. Johnson, and S. E. Stephens. 2010. A general Bayesian hierarchical model for estimating survival of nests and young. *The Auk* 127:379–386.
- Schulz, R., and M. Stock. 1991. Kentish plovers and tourists: competitors on sandy coasts? *Wader Study Group Bulletin* 68:83–91.
- Shaffer, T. L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *The Auk* 121:526–540.
- Skalski, J. R., A. Hoffman, and S. G. Smith. 1993. Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. Pages 9–28 in J. D. Lebreton and P. M. North, editors. *Marked Individuals in the Study of Bird Populations*. Birkhauser-Verlag, Basel, Switzerland.
- Smith, P. A., and S. Wilson. 2010. Intra-seasonal patterns in shorebird nest survival are related to nest age and defence behaviour. *Oecologia* 163:613–624.
- Sovon. 2018. *Vogelatlas van Nederland*. Kosmos Uitgevers, Utrecht, the Netherlands.
- Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. P. Carlin, and A. van der Linde. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series b* 64:583–639.
- Stenzel, L. E., G. W. Page, J. C. Warriner, J. S. Warriner, D. E. George, C. R. Eyster, B. A. Ramer, and K. K. Neuman. 2007. Survival and natal dispersal of juvenile Snowy plovers (*Charadrius alexandrinus*) in Central Coastal California. *The Auk* 124:1023.
- Stenzel, L. E., J. C. Warriner, J. S. Warriner, K. S. Wilson, C. Bidstrup, and G. W. Page. 1994. Long-distance breeding dispersal of Snowy Plovers in Western North America. *Journal of Animal Ecology* 63:887–902.
- Strucker, R. C. W., M. S. J. Hoekstein, and P. A. Wolf. 2010. *Kustbroedvogels in het Deltagebied in 2009*. RWS Waterdienst BM 10.09. Culemborg.
- Su, Y.-S., and M. Yajima. 2015. Package “R2jags”: using R to Run “Jags.” <https://cran.r-project.org/web/packages/R2jags/index.html>.
- Szekely, T., and C. M. Lessells. 1993. Mate change by Kentish plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ornis Scandinavica* 24:317–322.
- Székely, T., A. Liker, R. P. Freckleton, C. Fichtel, and P. M. Kappeler. 2014. Sex-biased survival predicts adult sex ratio variation in wild birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20140342.
- Szentirmai, I., and T. Székely. 2004. Diurnal variation in nest material use by the Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis* 146:535–537.
- Thomas, G. H., T. Székely, and J. D. Reynolds. 2007. Sexual conflict and the evolution of breeding

- systems in shorebirds. *Advances in the Study of Behavior* 37:279–342.
- Tulp, I. 1998. Reproductie van Strandplevieren *Charadrius alexandrinus* en Bontbekplevieren *Charadrius hiaticula* op Terschelling, Griend en Vlieland in 1997. *Limosa* 71:109–120.
- Visser, G. H., and R. E. Ricklefs. 1993. Temperature regulation in neonates of shorebirds. *The Auk* 110:445–457.
- Vogelbescherming Nederland. 2019. Steun voor de strandbroeders: bescherming van strandplevier, bontbekplevier en dwergstern. Zeist, the Netherlands.
- Wallander, J., and M. Andersson. 2003. Reproductive tactics of the ringed plover *Charadrius hiaticula*. *Journal of Avian Biology* 34:259–266.
- Warriner, J. S., J. C. Warriner, G. W. Page, and L. E. Stenzel. 1986. Mating system and reproductive success of a small population of polygamous Snowy plovers. *Wilson Bulletin* 98:15–37.
- Webber, A. F., J. A. Heath, and R. A. Fischer. 2013. Human disturbance and stage-specific habitat requirements influence snowy plover site occupancy during the breeding season. *Ecology and Evolution* 3:853–863.
- White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120–139.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2002. Analysis and management of animal populations: modelling, estimation, and decision making. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Wilson, C. A., and M. A. Colwell. 2010. Movements and fledging success of Snowy plover (*Charadrius alexandrinus*) chicks. *Waterbirds* 33:331–340.
- Yoder, J. M., E. A. Marschall, and D. A. Swanson. 2004. The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology* 15:469–476.

Supplementary materials

Table 1. The used classification for the fledgling numbers per breeding pairs in the Netherlands. Adapted from (Schekkerman et al. 2017).

| Classification | Fledglings per breeding pair | Value used in analyses |
|----------------|------------------------------|------------------------|
| ? | Unknown | - |
| 0 | 0 | 0.00 |
| A | <0.1 | 0.05 |
| B | 0.1-0.5 | 0.30 |
| C | 0.5-1.0 | 0.75 |
| D | >1.0 | 1.25 |

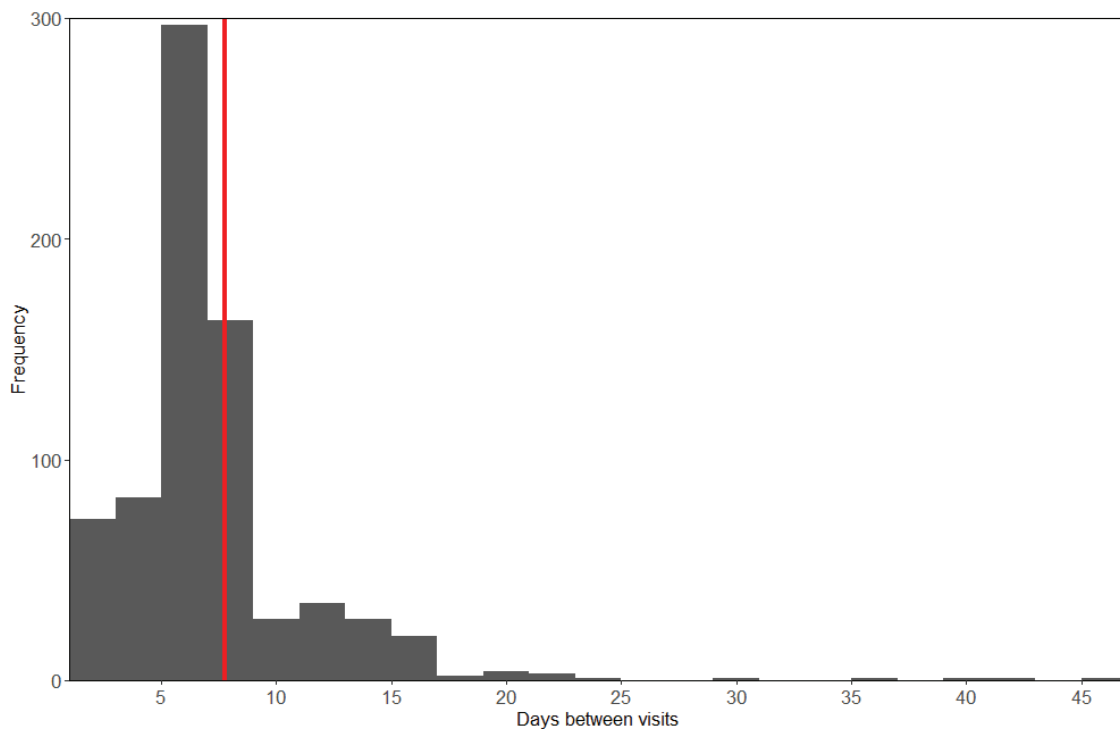


Figure S1. The distribution of the intervals between nest visits in days for the Kentish plover. The red line indicates the average interval length between two consecutive nest visits.

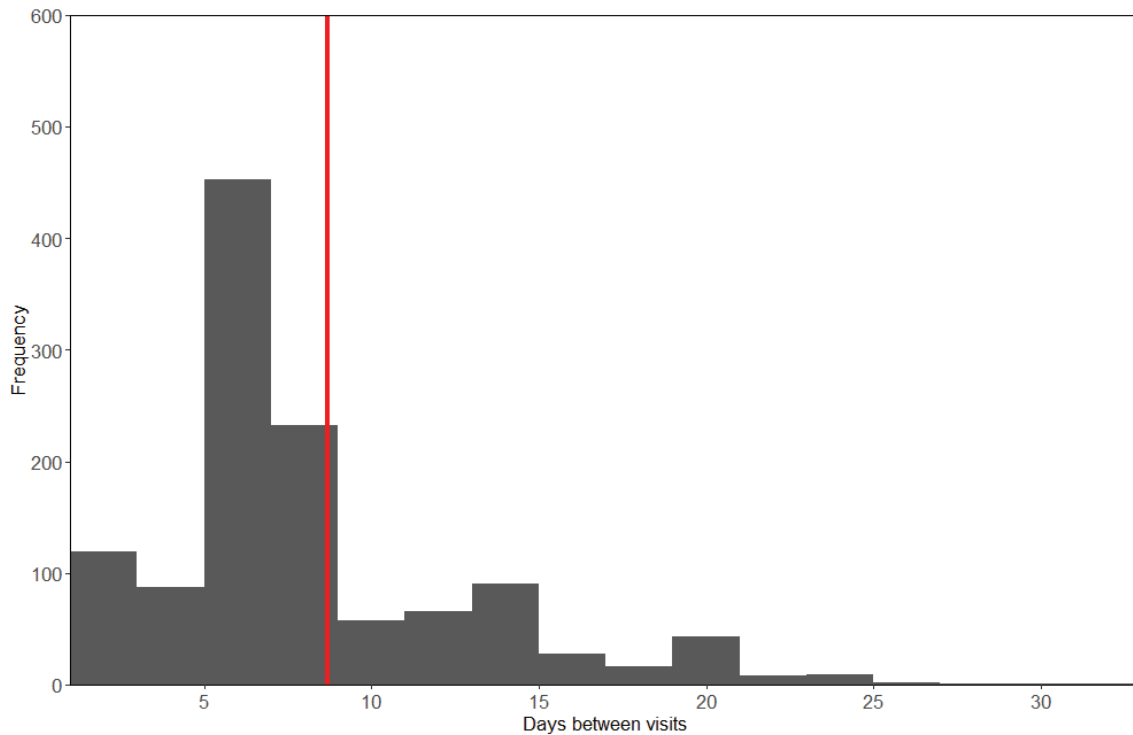


Figure S2. The distribution of the intervals between nest visits in days for the Ringed plover. The red line indicates the average interval length between two consecutive nest visits.

Table S2. Weather rating points for cloud cover, maximum windspeed, precipitation duration and mist. Per day, the points are tallied and deducted from 10. This may result in non-positive numbers, which were then set to 1.

| Points | Cloud cover | Maximum windspeed (m/s) | Precipitation duration (min) | Mist presence (hours) |
|--------|------------------------|-------------------------|------------------------------|-----------------------|
| 0 | $\leq 1/8$ of the sky | 0-3.3 | < 10 | 0 |
| 1 | $> 1/8$ and $\leq 5/8$ | 3.4-5.4 | 10-89 | < 3 |
| 2 | $> 5/8$ and $\leq 7/8$ | 5.5-10.7 | 90-299 | > 2.99 |
| 3 | $> 7/8$ | > 10.8 | 300-499 | |
| 4 | | | > 500 | |

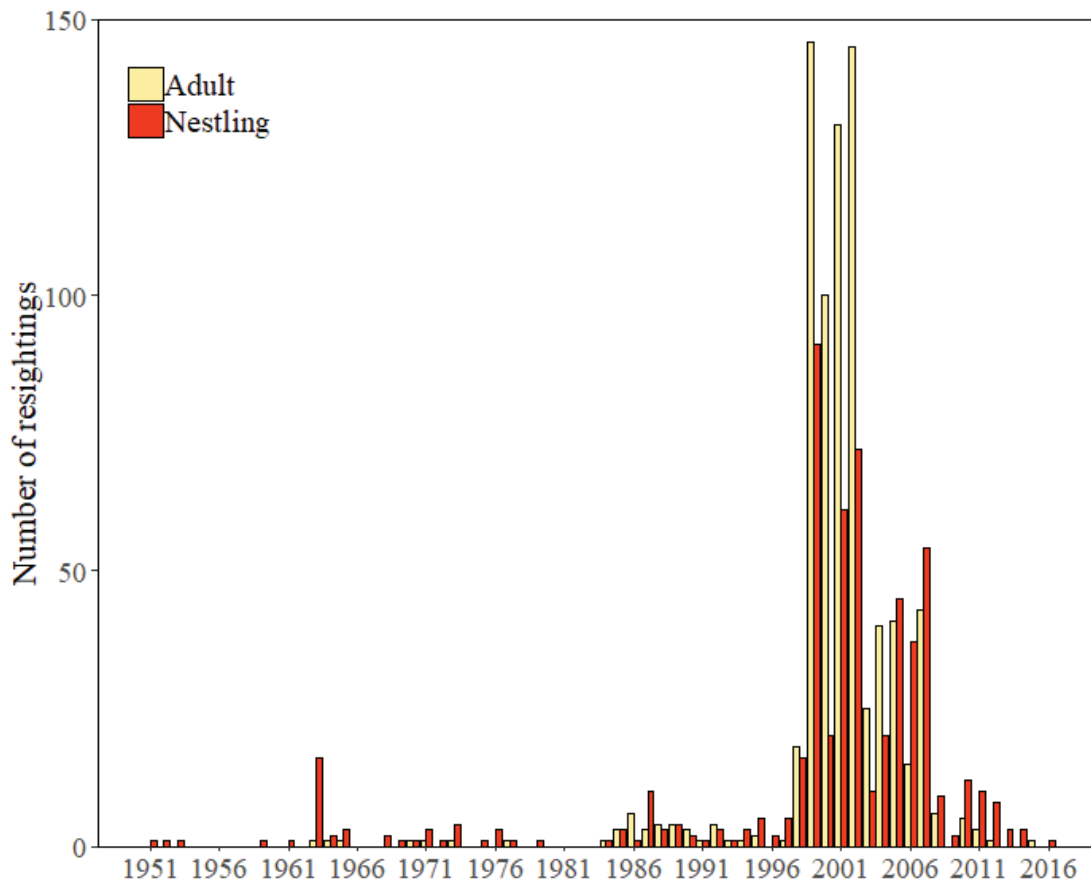


Figure S3. The number of resightings of both metal- and colour-ringed birds that were ringed as chick (Nestling) and birds ringed as adults (Adult) for the Kentish plover. High resightings in 1999 until 2002 were attributed due to intensive fieldwork carried out in the Delta region. Colour-rings were only used since 1996. All resightings before 1996 are only metal-ring recoveries.

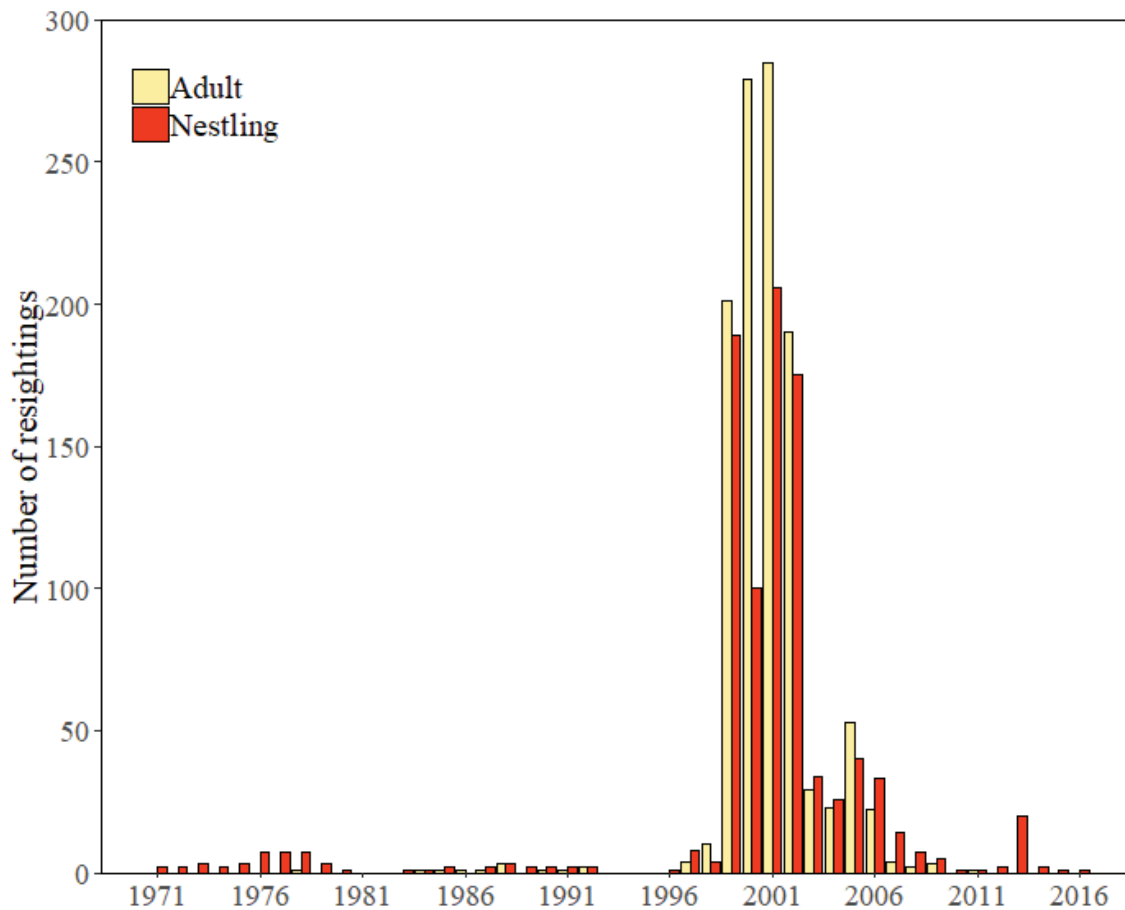


Figure S4. The number of resightings of both metal- and colour-ringed birds that were ringed as chick (Nestling) and birds ringed as adults (Adult) for the Ringed plover. High resightings in 1999 until 2002 were attributed due to intensive fieldwork carried out in the Delta region. Colour-rings were only used since 1996. All resightings before 1996 are only metal-ring recoveries.

Table S3. Model selection summary of the first-year and the adult survival model for the Kentish plover. k is the number of parameters and R^2 is the variance explained by the model [DEV(Covariate)-DEV(Constant)/DEV(time)-DEV(Constant)].

| Phi | p | k | Δ AIC | Weight | Deviance | R ² |
|-------------------|------------------|----|--------------|--------|----------|----------------|
| First-year | | | | | | |
| Age*NAO | Time | 6 | 0*1 | 1.00 | 1312.95 | 0.88 |
| Period*Age | Time | 8 | 8.24 | 0.00 | 1317.18 | 0.87 |
| Age | Time | 4 | 11.36 | 0.00 | 1328.32 | 0.85 |
| Period*age | Period*ring-type | 12 | 16.02 | 0.00 | 1316.91 | 0.87 |
| | Period*ring-type | 8 | 19.69 | 0.00 | 1328.63 | 0.85 |
| Age | Period*ring-type | | | | | |
| Age*NAO | Period*ring-type | 10 | 23.61 | 0.00 | 1328.52 | 0.85 |
| Time | Period*ring-type | 8 | 68.04 | 0.00 | 1376.98 | 0.77 |
| 1 | Period*ring-type | 7 | 86.35 | 0.00 | 1397.29 | 0.74 |
| NAO | Period*ring-type | 8 | 88.33 | 0.00 | 1397.26 | 0.74 |

| | | | | | | |
|------------------|------------------|----------|-------------|---------------|-----------------|-----------|
| time | Period*ring-type | 74 | 100.80 | 0.00 | 1274.90 | 0.94 |
| Period*age | 1 | 8 | 189.58 | 0.00 | 1500.52 | 0.69 |
| time | time | 136 | 197.66 | 0.00 | 1240.86 | 1.00 |
| 1 | 1 | 2 | 515.18 | 0.00 | 1836.15 | 0.00 |
| Phi Adult | p | k | ΔAIC | Weight | Deviance | R2 |
| Time | Period*ring-type | 10 | 0*2 | 0.61 | 1019.13 | 0.73 |
| Time | Ring-type | 4 | 0.90 | 0.39 | 1032.19 | 0.71 |
| time | Period*ring-type | 76 | 24.75 | 0.00 | 1032.19 | 0.71 |
| Sex | Period*ring-type | 10 | 35.59 | 0.00 | 1054.72 | 0.66 |
| 1 | Period*ring-type | 9 | 36.24 | 0.00 | 1057.41 | 0.66 |
| NAO | Period*ring-type | 10 | 36.95 | 0.00 | 1068.16 | 0.64 |
| Sex*NAO | Period*ring-type | 12 | 37.63 | 0.00 | 1052.68 | 0.67 |
| Period*sex | Period*ring-type | 16 | 43.15 | 0.00 | 1050.00 | 0.68 |
| Time | Period | 6 | 99.68 | 0.00 | 1126.93 | 0.53 |
| time | time | 136 | 141.47 | 0.00 | 872.04 | 1.00 |
| 1 | 1 | 2 | 384.33 | 0.00 | 1419.65 | 0.00 |
| Sex | 1 | 3 | 385.44 | 0.00 | 1418.74 | 0.00 |

*1AICc = 1833.18 *2AICc = 1858.89

Table S4. Model selection summary of the first-year and the adult survival model for the Ringed plover. *k* is the number of parameters and R² is the variance explained by the model [DEV(Covariate)-DEV(Constant)/DEV(time)-DEV(Constant)].

| Phi | p | k | ΔAIC | Weight | Deviance | R2 |
|-------------------|------------------|----------|-------------|---------------|-----------------|-----------|
| First-year | | | | | | |
| Age | Period*ring-type | 8 | 0* | 0.60 | 400.5 | 1.11 |
| Age*NAO | Period*ring-type | 10 | 3.29 | 0.11 | 399.8 | 1.12 |
| Period*age | Period*ring-type | 12 | 3.98 | 0.08 | 396.4 | 1.13 |
| Period | Period*ring-type | 9 | 21.99 | 0.00 | 420.5 | 1.01 |
| 1 | Period*ring-type | 7 | 23.72 | 0.00 | 426.3 | 0.98 |
| Time | Period*ring-type | 8 | 25.48 | 0.00 | 426.0 | 0.98 |
| NAO | Period*ring-type | 8 | 25.70 | 0.00 | 426.2 | 0.98 |
| time | Period*ring-type | 54 | 82.43 | 0.00 | 388.6 | 1.17 |
| Age | 1 | 3 | 104.58 | 0.00 | 515.2 | 0.51 |
| 1 | 1 | 2 | 200.63 | 0.00 | 613.2 | 0.00 |
| time | time | 96 | 205.07 | 0.00 | 421.8 | 1.00 |
| Phi Adult | p | k | ΔAIC | Weight | Deviance | R2 |
| NAO | time | 50 | 0*2 | 0.41 | 580.37 | 0.89 |

| | | | | | | |
|------------|----------------------|-----|--------|------|--------|------|
| Sex*NAO | time | 52 | 0.83 | 0.27 | 576.53 | 0.90 |
| 1 | time | 49 | 1.84 | 0.17 | 584.54 | 0.88 |
| time | Period*ring- type | 76 | 56.94 | 0.00 | 624.24 | 0.77 |
| time | time | 136 | 73.57 | 0.00 | 647.87 | 1.00 |
| Time | Period*ring- type | 10 | 72.32 | 0.00 | 744.28 | 0.45 |
| 1 | Period*ring- type | 9 | 86.94 | 0.00 | 760.40 | 0.41 |
| NAO | Period*ring- type | 10 | 88.58 | 0.00 | 759.98 | 0.41 |
| Sex | Period*ring- type | 10 | 88.98 | 0.00 | 760.39 | 0.41 |
| Sex*NAO | Period*ring- type | 12 | 91.80 | 0.00 | 759.11 | 0.41 |
| Period*sex | Period*ring- type | 16 | 96.64 | 0.00 | 755.65 | 0.42 |
| 1 | 1 | 2 | 230.28 | 0.00 | 914.64 | 0.00 |
| Sex | 1 | 3 | 232.21 | 0.00 | 914.55 | 0.00 |

*¹AICc = 1849.19 *²AICc = 1248.79

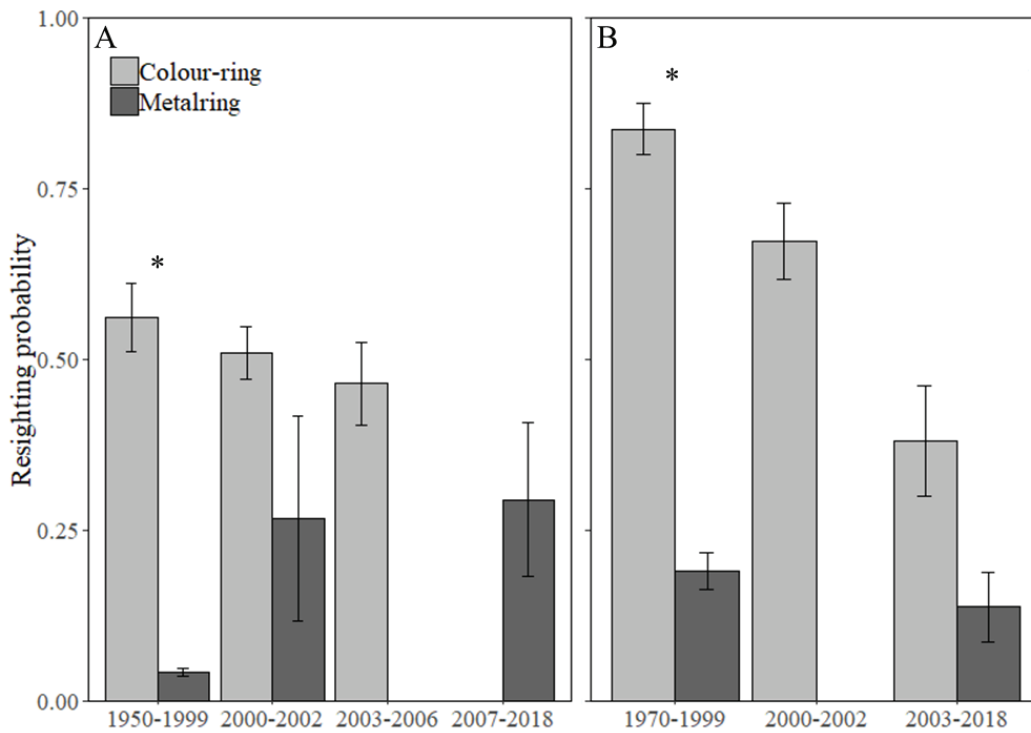


Figure S3. The resighting probability of colour- or metal-ringed in the adult model for Kentish plover (A) and Ringed plover (B). Birds were only colour-ringed since 1996 and therefore the resighting probability of colour-ringed birds prior to 1996 were fixed to 0 (*). Some years could not be estimated and are therefore not shown in the graph ($N_{\text{colour-ring}} = 1$; $N_{\text{metal-ring}} = 2$). For the Kentish plover model estimates are derived from the top performing model $\Phi(\text{period*age})p(\text{period*ring-type})$ and for the Ringed plover from the top performing model $\Phi(\text{age})p(\text{period*ring-type})$.

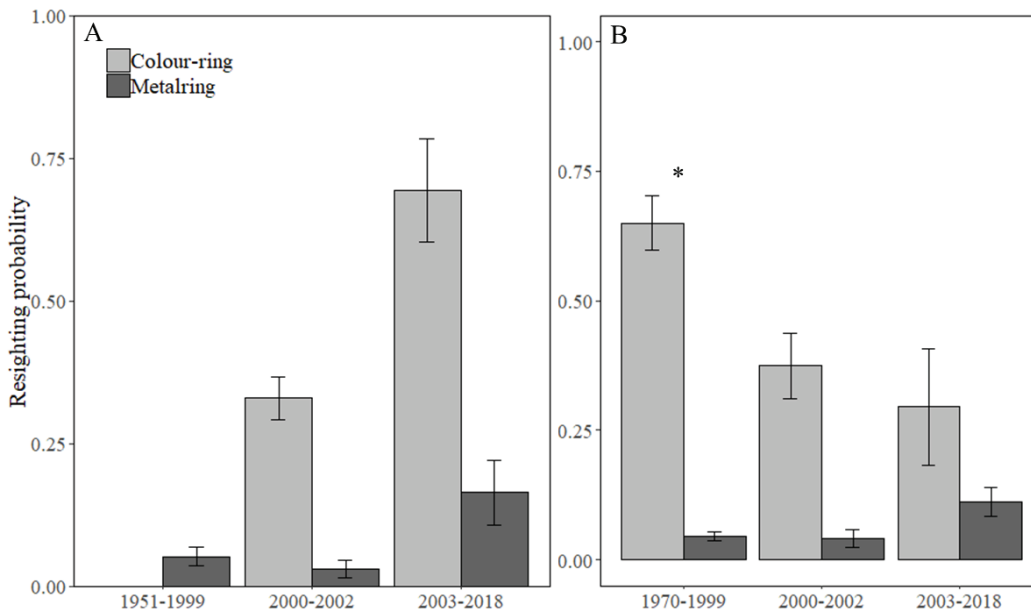


Figure S4. The resighting probability of colour- or metal-ringed in the age-specific model for Kentish plover (A) and Ringed plover (B). Birds were only colour-ringed since 1996 and therefore the resighting probability of colour-ringed birds prior to 1996 were fixed to 0 (*). For the Kentish plover model estimates are derived from the top performing model $\Phi(\text{sex})p(\text{period*ring-type})$ and for the Ringed plover from the top performing model $\Phi(\text{constant})p(\text{period*ring-type})$.

Table S5. Parameter estimates from the logistic linear regression model of nest survival for the Kentish plover in the Netherlands. Day is the model estimate, separated into weekdays and weekend days. LCI and UCI are the lower and upper 95% confidence intervals.

| Parameter | Day | Mean | LCI | UCI |
|-------------------------|---------|-------|--------|-------|
| Intercept week | Week | 4.19 | 0.46 | 8.00 |
| Clutch size one egg | Week | -2.54 | -9.89 | 4.92 |
| Clutch size two eggs | Week | -0.13 | -7.62 | 7.46 |
| Clutch size three eggs | Week | -0.04 | -7.48 | 7.42 |
| Clutch size four eggs | Week | 5.90 | -4.94 | 21.54 |
| Nest initiation date | Week | -0.43 | -0.74 | -0.12 |
| Precipitation | Week | -0.20 | -0.58 | 0.13 |
| Temperature | Week | 0.17 | -0.16 | 0.51 |
| Year 1999 | Week | 3.10 | -5.73 | 17.54 |
| Year 2000 | Week | -0.90 | -8.30 | 6.55 |
| Year 2001 | Week | 1.57 | -7.08 | 15.96 |
| Year 2002 | Week | -0.76 | -8.16 | 6.67 |
| Intercept weekend | Weekend | 4.41 | 0.59 | 8.17 |
| Clutch size one egg | Weekend | 3.72 | -6.16 | 19.05 |
| Clutch size two eggs | Weekend | 1.86 | -5.84 | 9.70 |
| Clutch size three eggs | Weekend | 3.06 | -4.65 | 10.83 |
| Clutch size four eggs | Weekend | 1.37 | -6.37 | 9.28 |
| Nest initiation date | Weekend | -1.20 | -2.47 | -0.45 |
| Precipitation | Weekend | 0.66 | -0.17 | 2.15 |
| Temperature | Weekend | -0.02 | -0.65 | 0.55 |
| Year 1999 | Weekend | 0.19 | -2.42 | 3.17 |
| Year 2000 | Weekend | -3.07 | -10.91 | 4.58 |
| Year 2001 | Weekend | 6.69 | -4.95 | 21.88 |
| Year 2002 | Weekend | -0.57 | -9.88 | 15.23 |
| Weather rating * public | Weekend | 0.19 | -2.42 | 3.17 |

Table S6. Parameter estimates from the logistic linear regression model of nest survival for the Ringed plover in the Netherlands. Day is the model estimate, separated into weekdays and weekend days. LCI and UCI are the lower and upper 95% confidence intervals.

| Parameter | Day | Mean | LCI | UCI |
|------------------------|---------|-------|--------|-------|
| Intercept week | Week | 4.76 | 1.09 | 8.32 |
| Clutch size one egg | Week | -3.19 | -7.16 | 1.36 |
| Clutch size two eggs | Week | -0.85 | -5.67 | 11.59 |
| Clutch size three eggs | Week | 7.67 | -1.14 | 22.09 |
| Clutch size four eggs | Week | 9.38 | 0.43 | 23.29 |
| Clutch size five eggs | Week | 5.59 | -5.49 | 21.65 |
| Nest initiation date | Week | -0.31 | -1.98 | 1.95 |
| Temperature | Week | 0.70 | -0.42 | 2.26 |
| Tidal height | Week | -0.59 | -2.24 | 2.09 |
| Intercept weekend | Weekend | 5.07 | 1.28 | 8.81 |
| Clutch size one egg | Weekend | 1.31 | -6.36 | 17.79 |
| Clutch size two eggs | Weekend | 5.16 | -5.15 | 21.01 |
| Clutch size three eggs | Weekend | 9.39 | -0.27 | 23.48 |
| Clutch size four eggs | Weekend | 10.50 | 0.93 | 24.29 |
| Clutch size five eggs | Weekend | 0.03 | -19.79 | 19.84 |
| Nest initiation date | Weekend | -0.75 | -3.78 | 2.54 |
| Temperature | Weekend | 0.29 | -2.57 | 3.41 |
| Tidal height | Weekend | -0.13 | -2.99 | 2.72 |
| Public access | Weekend | -0.22 | -2.71 | 3.03 |
| Weather rating | Weekend | -0.39 | -3.18 | 2.38 |
| Weather * public | Weekend | -0.11 | -2.90 | 2.57 |

| | | | |
|-----------------|------|------|------|
| Observer effect | 0.83 | 0.80 | 0.86 |
|-----------------|------|------|------|

Table S7. Model verification using simulated data to estimate the daily survival rate of nests. The simulations were executed with the visit parameter and without. N gives the number of nests, parameter gives the week or weekend model, estimates the estimated values from the model, and 95% CI Lower the lower 95% confident interval and 95% CI Upper the upper 95% confident interval.

| N | Parameter | Starting values | Visit | | | No visit | | |
|------|-----------|-----------------|-----------|--------------|--------------|-----------|--------------|--------------|
| | | | Estimates | 95% CI Lower | 95% CI Upper | Estimates | 95% CI Lower | 95% CI Upper |
| 650 | Week | 0.95 | 0.964 | 0.943 | 0.987 | 0.949 | 0.934 | 0.963 |
| | Weekend | 0.925 | 0.899 | 0.860 | 0.941 | 0.887 | 0.851 | 0.923 |
| | Visit | 0.91 | 0.891 | 0.752 | 0.993 | | | |
| 650 | Week | 0.98 | 0.971 | 0.947 | 0.995 | 0.963 | 0.942 | 0.982 |
| | Weekend | 0.88 | 0.850 | 0.804 | 0.901 | 0.845 | 0.801 | 0.893 |
| | Visit | 0.95 | 0.942 | 0.838 | 0.998 | | | |
| 6500 | Week | 0.98 | 0.978 | 0.970 | 0.986 | 0.964 | 0.959 | 0.969 |
| | Weekend | 0.95 | 0.96 | 0.946 | 0.975 | 0.948 | 0.936 | 0.960 |
| | Visit | 0.88 | 0.898 | 0.858 | 0.939 | | | |
| 650 | Week | 0.97 | 0.972 | 0.952 | 0.992 | 0.964 | 0.947 | 0.979 |
| | Weekend | 0.94 | 0.953 | 0.912 | 0.991 | 0.949 | 0.911 | 0.986 |
| | Visit | 1.00 | 0.944 | 0.852 | 0.998 | | | |

Table S8. Model verification using simulated data to estimate weekly survival of nests. The simulations were executed with the visit parameter and without. Daily survival rate of nests is then estimated as the weekly survival to the power (1/7). N gives the number of nests, parameter gives the week or weekend model, estimates the estimated values from the model, and 95% CI Lower the lower 95% confident interval and 95% CI Upper the upper 95% confident interval.

| N | Parameter | Starting values | Visit | | | No visit | | |
|------|-----------|-----------------|-----------|--------------|--------------|-----------|--------------|--------------|
| | | | Estimates | 95% CI Lower | 95% CI Upper | Estimates | 95% CI Lower | 95% CI Upper |
| 650 | Week | 0.95 | 0.965 | 0.943 | 0.989 | 0.950 | 0.934 | 0.963 |
| | Weekend | 0.925 | 0.903 | 0.863 | 0.943 | 0.889 | 0.852 | 0.924 |
| | Visit | 0.91 | 0.884 | 0.742 | 0.937 | | | |
| 650 | Week | 0.98 | 0.971 | 0.946 | 0.994 | 0.963 | 0.941 | 0.981 |
| | Weekend | 0.95 | 0.855 | 0.805 | 0.905 | 0.850 | 0.803 | 0.896 |
| | Visit | 0.88 | 0.939 | 0.833 | 0.998 | | | |
| 6500 | Week | 0.98 | 0.978 | 0.970 | 0.986 | 0.964 | 0.959 | 0.969 |
| | Weekend | 0.95 | 0.961 | 0.946 | 0.974 | 0.948 | 0.936 | 0.959 |
| | Visit | 0.88 | 0.897 | 0.857 | 0.937 | | | |
| 650 | Week | 0.97 | 0.955 | 0.914 | 0.992 | 0.963 | 0.947 | 0.979 |
| | Weekend | 0.94 | 0.972 | 0.952 | 0.992 | 0.951 | 0.913 | 0.988 |
| | Visit | 1.00 | 0.942 | 0.847 | 0.997 | | | |



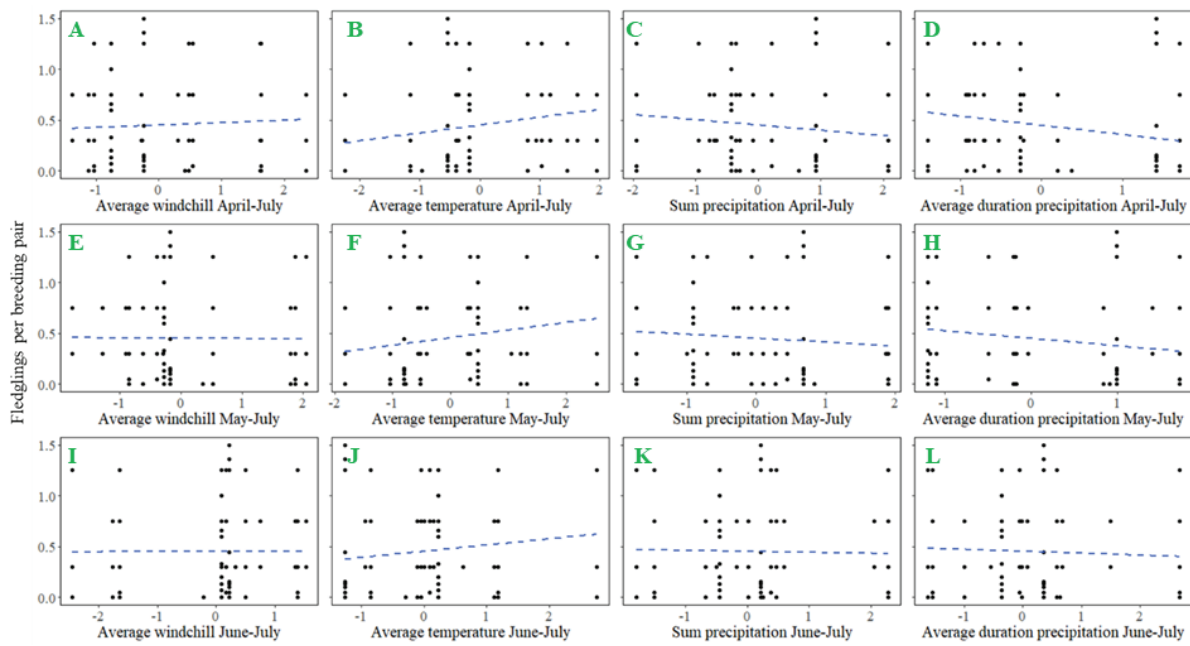


Figure S5. The correlation between fledglings per breeding pair and four environmental covariates for the Kentish plover in the Delta region over three periods: A) Average windchill over April—July, B) Average temperature over April—July, C) The precipitation sum over April—July, D) Average precipitation duration over April—July, E) Average windchill over May—July, F) Average temperature over May—July, G) The precipitation sum over May—July, H) Average precipitation duration over May—July, I) Average windchill over June—July, J) Average temperature over June—July, K) The precipitation sum over June—July, L) Average precipitation duration over June—July. None of the covariates was significantly affecting the fledgling per breeding pair (Generalized linear quasi-poisson model, $p > 0.05$).

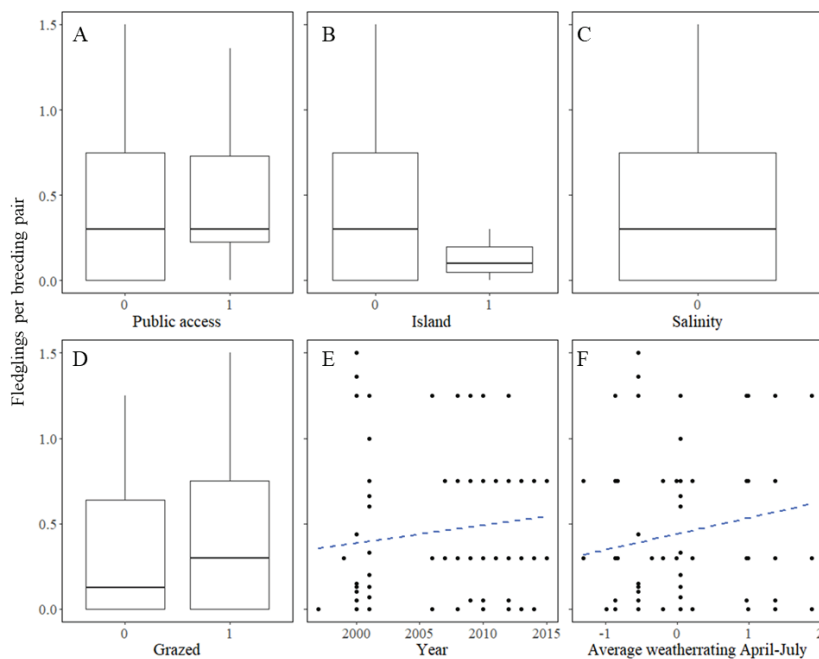


Figure S6. The correlation between fledglings per breeding pair and twelve environmental covariates for the Kentish plover in the Delta region: A) Public access, B) Island, C) Salinity, D) Grazed, E) Year, F) Average weather rating over April—July. Salinity was not tested, as all nests were situated at fresh or brackish water. None of other the covariates was significantly affecting the fledgling per breeding pair (Generalized linear quasi-poisson model, $p > 0.05$).

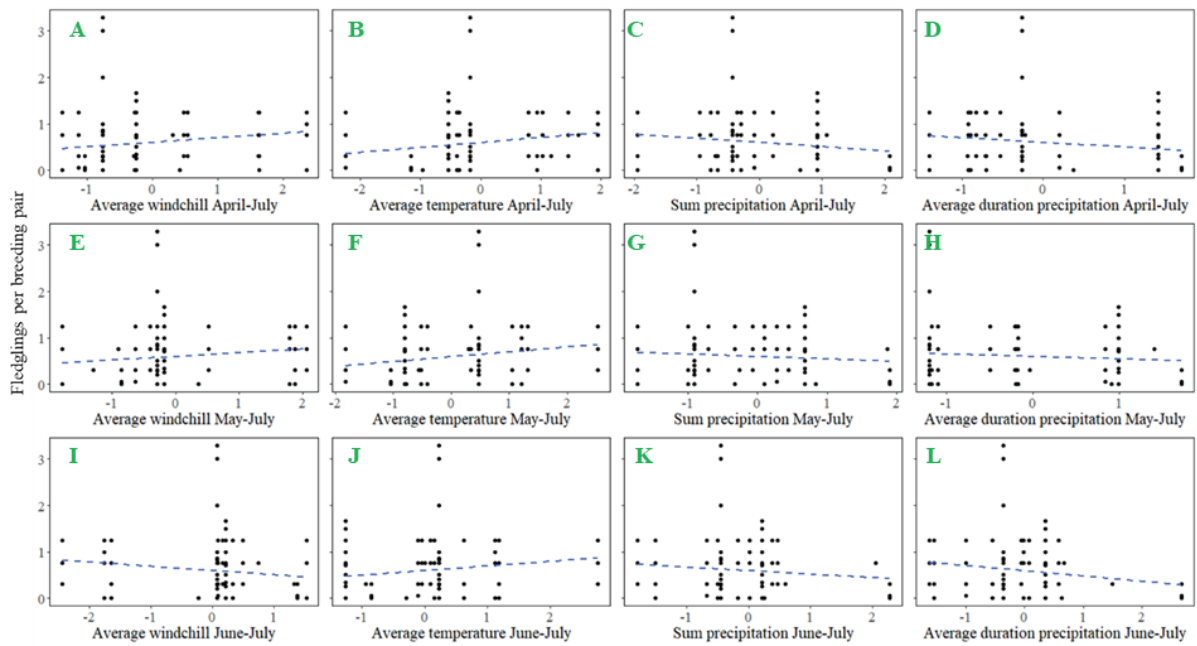


Figure S7. The correlation between fledglings per breeding pair and four environmental covariates for the Ringed plover in the Delta region over three periods: A) Average windchill over April—July, B) Average temperature over April—July, C) The precipitation sum over April—July, D) Average precipitation duration over April—July, E) Average windchill over May—July, F) Average temperature over May—July, G) The precipitation sum over May—July, H) Average precipitation duration over May—July, I) Average windchill over June—July, J) Average temperature over June—July, K) The precipitation sum over June—July, L) Average precipitation duration over June—July. None of the covariates was significantly affecting the fledgling per breeding pair (Generalized linear quasi-poisson model, $p > 0.05$).

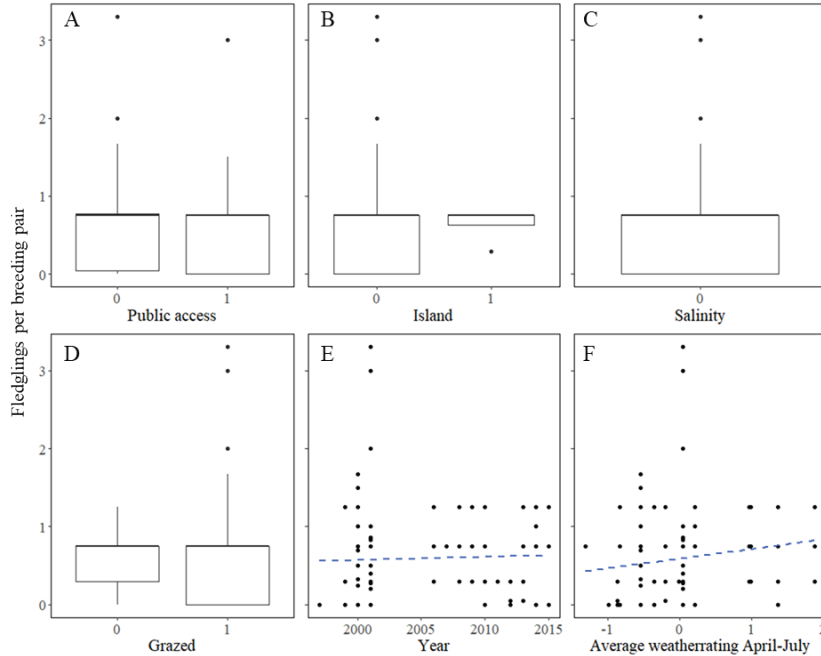


Figure S8. The correlation between fledglings per breeding pair and twelve environmental covariates for the Kentish plover in the Delta region: A) Public access, B) Island, C) Salinity, D) Grazed, E) Year, F) Average weather rating over April—July. Salinity was not tested, as all nests were situated at fresh or brackish water. None of other the covariates was significantly affecting the fledgling per breeding pair (Generalized linear quasi-poisson model, $p > 0.05$).



In opdracht van:



Vogeltrekstation



Radboud Universiteit

Sovon Vogelonderzoek Nederland

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

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

