



**Monitoring van het voor  
vogels oogstbare voedsel-  
aanbod in de kombergingen  
van het Pinkegat en  
Zoutkamperlaag  
t/m monitoringjaar 2015**

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

Sovon-rapport 2016/15





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

*rapportage t/m monitoringjaar 2015*

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

Marcel Kersten - Ecosense

Johan Krol - Natuurcentrum Ameland

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

Jeroen Wijsman - IMARES Wageningen UR

Hans Schekkerman - Sovon Vogelonderzoek Nederland

Kees Rappoldt - EcoCurves



Sovon-rapport 2016.15

Dit rapport is samengesteld in opdracht van de NAM  
(Sovon project S2015.116)



## Colofon

© Sovon Vogelonderzoek Nederland 2016

*Wijze van citeren:* Ens B.J., Kersten M., Krol J., van der Meer J., Wijsman J., Schekkerman H. & Rappoldt K. 2016. Monitoring van het voor vogels oogstbare voedselaanbod in de kombergingen van het Pinkegat en Zoutkamperlaag - rapportage tot en met monitoringjaar 2015. Sovon-rapport 2016/15. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

*Foto's omslag:* Hans Schekkerman & Bruno Ens

*Vormgeving:* John van Betteray, *opmaak:* Kees Nuijten

*ISSN-nummer:* 2212 5027

Sovon Vogelonderzoek Nederland

Postbus 6521

6503 GA Nijmegen

Tel: 024-7.410.410

*e-mail:* [info@sovon.nl](mailto:info@sovon.nl)

*website:* [www.sovon.nl](http://www.sovon.nl)

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

# Inhoud

|       |  |    |
|-------|--|----|
| 2     | Samenvatting.....  | 3  |
| 3     | Inleiding.....   | 5  |
| 4     | Monitoring data.....   | 7  |
| 4.1   | Onderzoeksgebied.....  | 7  |
| 4.2   | Hoogtekaart .....  | 7  |
| 4.2.1 | Lodingen.....  | 7  |
| 4.2.2 | LiDAR .....  | 7  |
| 4.3   | Waterstanden.....  | 7  |
| 4.4   | SIBES .....  | 7  |
| 4.5   | WOT litorale surveys Waddenzee .....                               | 7  |
| 5     | Model.....   | 8  |
| 5.1   | Beschrijving berekeningen en versiebeheer.....                     | 8  |
| 5.1.1 | Habitat geschiktheid (proxy voor draagkracht).....                 | 8  |
| 5.1.2 | Correctie van proxies voor onvolledige dekking.....                | 9  |
| 5.1.3 | Monitoring.....  | 10 |
| 5.1.4 | Schema van het model .....   | 10 |
| 5.2   | Functionele respons.....   | 12 |
| 5.2.1 | Holling type II functionele respons ( <i>disc equation</i> ) ..... | 12 |
| 5.2.2 | Algemene functionele respons .....                                 | 13 |
| 5.2.3 | Functionele respons Kanoet ( <i>Digestive Rate Model</i> ).....    | 14 |
| 5.3   | Dieet .....  | 15 |
| 5.3.1 | Lange en korte prooilijst .....                                    | 15 |
| 5.3.2 | Berekend dieet .....   | 16 |
| 5.4   | Voedselbehoefte en beschikbare foerageertijd.....                  | 17 |
| 5.5   | Correctiefactoren habitat.....                                     | 19 |
| 5.6   | Correctiefactoren bodemdieren.....                                 | 20 |
| 5.6.1 | Biomassa .....   | 20 |
| 6     | Resultaten.....  | 21 |
| 6.1   | Verloop verschillende proxies per soort.....                       | 21 |
| 6.1.1 | Bergeend .....   | 21 |
| 6.1.2 | Pijlstaart .....   | 23 |
| 6.1.3 | Scholekster .....  | 24 |
| 6.1.4 | Kluut.....   | 26 |

|        |  |    |
|--------|--|----|
| 6.1.5  | Zilverplevier.....   | 28 |
| 6.1.6  | Bontbekplevier .....   | 30 |
| 6.1.7  | Kanoet.....  | 32 |
| 6.1.8  | Drieteenstrandloper.....                                     | 34 |
| 6.1.9  | Bonte Strandloper .....                                      | 36 |
| 6.1.10 | Rosse Grutto .....   | 38 |
| 6.1.11 | Wulp .....   | 40 |
| 6.1.12 | Tureluur .....   | 42 |
| 6.1.13 | Steenloper .....   | 44 |
| 6.2    | Hoe gevoelig zijn de proxies voor bodemdaling?.....          | 46 |
| 6.2.1  | Gemiddelde gevoeligheid.....                                 | 48 |
| 6.2.2  | Verschillen tussen soort-seizoen combinaties .....           | 50 |
| 6.3    | Oorzaken variatie in proxy waarden .....                     | 50 |
| 7      | Discussie .....  | 55 |
| 7.1    | Nieuwe ontwikkelingen .....                                  | 55 |
| 7.2    | Advies auditcommissie .....                                  | 55 |
| 8      | Aanbevelingen .....  | 56 |
| 9      | Dankwoord .....  | 57 |
| 10     | Appendices .....   | 58 |
| 10.1   | Benthos soortenlijst.....                                    | 58 |
| 10.2   | Dieet & aantalsversloop nieuw onderzochte vogelsoorten ..... | 59 |
| 10.2.1 | Bergeend.....  | 59 |
| 10.2.2 | Pijlstaart.....  | 61 |
| 10.2.3 | Bontbekplevier .....   | 63 |
| 10.2.4 | Drieteenstrandloper.....                                     | 63 |
| 10.2.5 | Bonte Strandloper .....                                      | 65 |
| 10.2.6 | Tureluur .....   | 67 |
| 10.2.7 | Steenloper .....   | 68 |
| 11     | Literatuur.....  | 70 |

## 2. Samenvatting

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

In het monitoring programma voor de jaren 2014-2019 (NAM 2014b) is gekozen voor een analysestrategie waarbij de op de wadplaten gemonitorde variabelen bodemdieren, bodemhoogte, sedimentatie en waterstanden worden geïntegreerd tot één variabele die zo goed mogelijk de instandhoudingsdoelen representeert (Auditcommissie 2014a). Het is niet mogelijk de draagkracht voor de verschillende wadvogelsoorten direct te bepalen op basis van deze metingen, maar het is wel mogelijk om de metingen te combineren tot proxies voor draagkracht voor naar schatting 17 soorten wadvogels. Dit rapport bouwt voort op de rapportage over het eerste jaar, waarin de voortgang is beschreven bij het ontwikkelen van proxies voor draagkracht voor zes goed onderzochte wadvogelsoorten: Scholekster, Kluut, Zilverplevier, Kanoet, Rosse Grutto en Wulp (Ens *et al.* 2015b). Daarnaast zijn er nu ook proxies ontwikkeld voor Bergeend, Pijlstaart, Bontbekplevier, Drieteenstrandloper, Bonte Strandloper, Tureluur en Steenloper.

De bruikbaarheid van de nieuwe ontwikkelde proxies voor Bergeend en Pijlstaart is echter twijfelachtig. Uit het literatuuronderzoek blijkt namelijk dat het menu van Pijlstaart naast wadprooien voor een belangrijk deel uit zaden en algen bestaat en die worden niet bemonsterd in het kader van de SIBES survey en de WOT schelpdiersurveys. De Bergeend leeft wel hoofdzakelijk van wadprooien, maar wij hebben geen metingen in de literatuur kunnen vinden over de functionele respons op deze wadprooien. De functionele respons is daarom opgesteld op basis van de algemene functionele respons voor steltlopers en het is maar de vraag of extrapolatie naar een eend die op heel andere wijze naar zijn voedsel zoekt verantwoord is. De enige proxy die betrouwbaar geschat kan worden betreft de aanwezige biomassa aan prooidieren die op het menu van de Bergeend staan.

Er zijn berekeningen uitgevoerd voor 7 verschillende proxies:

1. **Oppervlak:** het areaal geschikt foerageerhabitat op basis van de berekende opnamesnelheid van voedsel en een energetisch bepaalde ondergrens aan de opnamesnelheid. Dit is de proxy voor draagkracht zoals toegepast door Kraan *et al.* (2009).
2. **BM\_aanw:** de aanwezige biomassa aan prooidieren op basis van dieet.
3. **BM\_oogst:** de oogstbare prooibiomassa. Dit is de biomassa prooidieren in gebieden waar de drempelwaarde in opnamesnelheid gehaald wordt en komt overeen met de proxy voor draagkracht zoals toegepast door Zwartz *et al.* (1996).
4. **BM\_oogst\_droog:** de beschikbare oogstbare prooibiomassa. Dit is de oogstbare prooibiomassa gewogen naar droogvalduur
5. **FR\_aanw:** de opnamesnelheden berekend voor het aanwezige voedsel, gesommeerd over de totale oppervlakte
6. **FR\_oogst:** de berekende opnamesnelheden, gesommeerd over de oppervlaktes waar de kritische opnamesnelheid gehaald wordt, d.w.z. waar het voedsel oogstbaar is
7. **FR\_oogst\_droog:** de berekende opnamesnelheden, gesommeerd over de oppervlaktes waar de kritische opnamesnelheid gehaald wordt, en gewogen naar de droogvalduur

In het habitatmodel is ook de mogelijkheid ontwikkeld om bij elke proxy een “dieet” te berekenen, zodanig dat de optelling van de bijdrage van alle prooien in het berekende dieet uitkomt op de proxy waarde. Dit maakt het mogelijk om te onderzoeken waar verschillen in patroon tussen proxies vandaan komen en wat de oorzaak is van pieken en dalen. Zo is er bij verschillende wormenetende soorten, zoals de Kluut en de Zilverplevier, een piek in het jaar 2014 die het gevolg is een hoog aanbod Veelkleurige Zeeduizendpoten in dat jaar.

Soms vertonen de verschillende proxies een opvallend gelijk patroon, zoals de bij de Bergeend in de nazomer en de Kanoet in de zomer, maar in veel andere gevallen zijn er grote verschillen in het verloop van de proxies in de periode 2008-2015. Voorbeelden zijn de Scholekster in de winter en de Steenloper in zowel zomer als winter.

In de rapportage over het seizoen 2014 werd geconstateerd dat vooral het verloop van de proxy oppervlakte geschikt voedselgebied vaak sterk verschilde van het verloop van de andere proxies, maar in deze rapportage is dat verschil veel minder sterk. Dit heeft te maken met de voor het eerst toegepaste correctie voor het oppervlakte droogvallend wad dat tijdens de jaarlijkse surveys is bemonsterd op bodemdieren. Dit percentage varieert namelijk tussen 65% en 75%. Een belangrijke vraag is hoe gevoelig de proxies zijn voor bodemdaling (Auditcommissie 2015).

Om daarover berekeningen uit te kunnen voeren zijn aannames nodig over hoe diepe bodemdaling zich vertaalt aan het oppervlak en hoe de populaties bodemdieren zullen reageren op daling van het wadoppervlak. We zijn uitgegaan van twee scenario's voor elk van deze kwesties, zodat er uiteindelijk met vier verschillende scenario's is gerekend.

Scenario's voor de vertaling van diepe bodemdaling naar daling aan het wadoppervlak:

1. De daling van de diepe ondergrond vertaalt zich één op één als een kuil aan het oppervlak.
2. De daling van de diepe ondergrond wordt uitgesmeerd over de hele komberging waarbinnen de daling zich afspeelt.

Scenario's voor de reactie van bodemdier populaties op bodemdaling:

1. Bodemdieren dalen mee
2. Bodemdieren schuiven op (de vestigingskans en de dichtheid van de bodemdieren blijft op iedere hoogte gelijk)

Als het voedsel meedaalt heeft dit geen effect op proxies waar droogvalduur geen rol speelt, maar alleen op proxies die de droogvalduur meewegen. Voor die proxies is het effect altijd negatief. Opschuivend voedsel heeft op alle proxies effect en meestal is dit negatief. Het effect kan extra groot zijn in het geval van daling volgens de bodemdalingkaart, als de daling zich vooral afspeelt in het geschikte habitat voor de soort. Dit lijkt het geval bij de Kluut. De gevoeligheid kan worden uitgedrukt als % verandering per cm gemiddelde bodemdaling. De gevoeligheid van de twee proxies die altijd reageren op bodemdaling verschilt weinig als per scenario wordt gemiddeld over alle combinaties van vogel en seizoen (zie tabel 6.1).

Meest opvallend zijn de hoge gevoeligheden voor opschuivend voedsel als daling volgens de kaart

plaatsvindt in het Pinkegat. Daarnaast valt op dat de gemiddelde gevoeligheid in Zoutkamerplaag altijd lager ligt dan in het Pinkegat.

Om te onderzoeken hoe de berekende proxy waarden afhangen van de waargenomen variatie in voedsel, getijde en hoogte van de wadplaten zijn variantie analyses uitgevoerd voor de proxy FR\_oogst\_Droog. Daarbij zijn alle mogelijke combinaties gemaakt van 8 voedseljaren (2008 t/m 2015), 18 getijdejaren (1998 t/m 2015) en 5 of 6 hoogtekaarten, afhankelijk van het seizoen.

Verreweg de grootste bron van variatie is het voedsel. Op ruime afstand daarachter komt waterstand. De verschillen in hoogtekaarten hebben maar een kleine invloed. Ook de interacties zijn bijna steeds verwaarloosbaar. Het effect van hoogte is in dezelfde orde van grootte als het effect van de interactie voedsel-waterstand. Het effect van variatie in waterstand is vooral hoog in de winter (door stormen waarbij het wad niet droogvalt), met als gevolg dat de totale variatie in "winter" proxies hoger is dan de totale variatie in "zomer" proxies.

Naast een groot aantal voorstellen voor technische verbeteringen ligt het voor de hand om in het komende onderzoek de proxy te selecteren die het beste correleert met de draagkracht voor de verschillende wadvogelsoorten. Dit kan op verschillende manieren:

1. Vergelijken van de gemiddelde verdeling van de vogels over de Waddenzee op basis van hoogwatertellingen met de verdeling die wordt voorspeld op basis van de proxies.
2. Vergelijken van de trend in vogelaantallen in het studiegebied op basis van hoogwatertellingen met de trend in draagkracht proxy.
3. Vergelijken van laagwatertellingen van wadvogels op geselecteerde wadplaten met de proxywaarde berekend voor elk van die wadplaten.
4. Vergelijken van het waargenomen dieet met het voorspelde dieet.
5. Vergelijken van draagkrachtvoorspellingen met het draagkrachtmodel WEBTICS met variatie in ruimte of tijd van de verschillende proxies.

Tabel 6.1. Gevoeligheid van de proxies BM\_oogstbaar\_droog en FR\_oogstbaar\_droog voor bodemdaling, uitgedrukt als % afname per cm gemiddelde bodemdaling. De waarden in de tabel zijn de gemiddeldes over alle combinaties van vogelsoort en seizoen.

| Proxy              | Komberging / voedsel | Daling volgens kaart |             | Daling uniform |             |
|--------------------|----------------------|----------------------|-------------|----------------|-------------|
|                    |                      | Meedalend            | Opschuivend | Meedalend      | Opschuivend |
| BM_oogstbaar_droog | Pinkegat             | -1,83                | -4,26       | -0,90          | -1,56       |
|                    | Zoutkamerplaag       | -1,25                | -1,49       | -0,78          | -0,97       |
| FR_oogstbaar_droog | Pinkegat             | -1,67                | -3,70       | -0,92          | -1,40       |
|                    | Zoutkamerplaag       | -1,21                | -1,13       | -0,79          | -0,87       |



### 3. Inleiding

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

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

Volgens het monitoringplan zullen de proxies voor draagkracht jaarlijks worden bepaald met behulp van een ecologisch model op basis van meetgegevens over de hoogteligging van de wadplaten (m.b.v. LIDAR), de waterstanden, de hier aanwezige voedselbestanden (benthos), en vogelsoort-specifieke rekenregels. De hoogtemetingen worden uitgevoerd door FUGRO en geanalyseerd door Deltares, de

waterstanden door Rijkswaterstaat, de benthos-surveys door het NIOZ in het kader van het SIBES-programma (Compton *et al.* 2013), aangevuld met de Waddenzee brede surveys van mosselbankcontouren en mossel- en kokkelbestanden door IMARES (van den Ende *et al.* 2014, van Asch *et al.* 2015, Troost *et al.* 2015), de vogelsoortspecifieke rekenregels worden opgesteld door Sovon, en het geïntegreerde ecologische model wordt geprogrammeerd door het bureau EcoCurves.

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

1. in welke periode van het jaar het beschikbare voedselaanbod naar verwachting het meest beperkend zal zijn – dit zal samenhangen met de periode van aanwezigheid en de functie van het gebied in die periode (opvetten om door te trekken; overwinteren, etc)
2. welke soorten prooidieren en welke grootteklassen van deze soorten ze hier eten,
3. hoe hun voedselopnamesnelheid afhangt van de dichtheid en kwaliteit van de prooidieren (de functionele respons),
4. de dagelijkse voedselbehoefte in de loop van het seizoen,
5. in welke mate hun foerageervoorkomen wordt beperkt door habitatkenmerken zoals sediment-samenstelling en de afstand tot hoogwater-vluchtplaatsen (HVP's),
6. hoe biomassa, kwaliteit en beschikbaarheid van prooidieren veranderen in de loop van het jaar.

In eerder onderzoek zijn verschillende berekeningswijzen toegepast: de oogstbare prooibiomassa (Zwarts *et al.* 1996) en het oppervlak geschikt foerageerhabitat (Kraan *et al.* 2009). Dit verschil in de aanpak bij de berekening van de proxy voor draagkracht bewijst dat het niet op voorhand vaststaat wat de beste berekeningswijze is. Daar komt bij dat geen van beide proxies rekening houdt met droogvalduur. In de rapportage over 2014 (Ens *et al.* 2015b) is er daarom voor gekozen de volgende vijf berekeningsmethodieken te hanteren:

1. De aanwezige biomassa aan prooidieren op basis van dieet.
2. De beschikbare biomassa aan prooidieren, bepaald door de aanwezige biomassa aan prooidieren te wegen naar de procentuele droogvalduur.
3. Het areaal geschikt foerageerhabitat op basis van de berekende opnamesnelheid van voedsel

en een energetisch bepaalde ondergrens aan de opnamesnelheid. Dit is de proxy voor draagkracht zoals toegepast door Kraan *et al.* (2009).

4. De oogstbare prooibiomassa. Dit is de biomassa prooidieren in gebieden waar de drempelwaarde in opnamesnelheid gehaald wordt en komt overeen met de proxy voor draagkracht zoals toegepast door Zwarts *et al.* (1996).
5. De beschikbare oogstbare prooibiomassa. Dit is de oogstbare prooibiomassa gewogen naar droogvalduur

In een aantal van deze proxies wordt rekening gehouden met opnamesnelheid als kritische ondergrens, maar boven die ondergrens speelt de hoogte van de opnamesnelheid geen rol. Het is echter voorstelbaar dat gebieden waar een hoge opnamesnelheid generaliseerd kan worden belangrijker zijn dan gebieden waar de opnamesnelheid maar net boven de kritische ondergrens komt. Daarom zijn voor deze rapportages ook proxies ontwikkeld waarin de opnamesnelheid boven de kritische ondergrens wordt meegewogen. Er zijn uiteindelijk berekeningen uitgevoerd voor de volgende zeven proxies (onderstreept en dik de namen zoals die ook in de verschillende grafieken zijn gebruikt):

1. **Oppervlak**: het areaal geschikt foerageerhabitat op basis van de berekende opnamesnelheid van voedsel en een energetisch bepaalde ondergrens aan de opnamesnelheid. Dit is de proxy voor draagkracht zoals toegepast door Kraan *et al.* (2009).
2. **BM\_aanw**: de aanwezige biomassa aan prooidieren op basis van dieet.
3. **BM\_oogst**: de oogstbare prooibiomassa. Dit is de biomassa prooidieren in gebieden waar de drempelwaarde in opnamesnelheid gehaald wordt en komt overeen met de proxy voor draagkracht zoals toegepast door Zwarts *et al.* (1996).
4. **BM\_oogst\_droog**: de beschikbare oogstbare prooibiomassa. Dit is de oogstbare prooibiomassa gewogen naar droogvalduur
5. **FR\_aanw**: de opnamesnelheden berekend voor het aanwezige voedsel, gesommeerd over de totale oppervlakte
6. **FR\_oogst**: de berekende opnamesnelheden, gesommeerd over de oppervlaktes waar de kritische opnamesnelheid gehaald wordt, d.w.z. waar het voedsel oogstbaar is
7. **FR\_oogst\_droog**: de berekende opnamesnelheden, gesommeerd over de oppervlaktes waar

de kritische opnamesnelheid gehaald wordt, en gewogen naar de droogvalduur

Deze berekeningen zijn steeds gemaakt voor twee diëten. In het beperkte dieet zijn alleen die prooi-soorten opgenomen waarvan bekend is dat ze regelmatig het stapelvoedsel vormen. In het uitgebreide dieet zijn alle prooi-soorten opgenomen die met enige regelmaat worden gegeten. Er is eerder ingeschat dat voor 17 soorten wadvogels naar verwachting zinvolle proxies ontwikkeld kunnen worden (Ens *et al.* 2015b). In het eerste jaar is het onderzoek beperkt tot de volgende zes soorten: Scholekster, Kanoet, Wulp, Rosse Grutto, Kluut en Zilverplevier. Dit is aangevuld met proxies voor Bergeend, Pijlstaart, Bontbekplevier, Drieteenstrandloper, Bonte Strandloper, Tureluur en Steenloper. Voor deze soorten zijn dieet, functionele respons en voedselbehoefte bepaald, met gerichte aandacht voor grenzen aan exploitierbare grootteklassen. Voor deze soorten is ook een beschrijving gegeven van seizoenspatronen in de aantallen wadvogels in de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag in de loop van het jaar, op basis van hoogwatertellingen uitgevoerd in de afgelopen 10 jaar in het kader van het NEM.

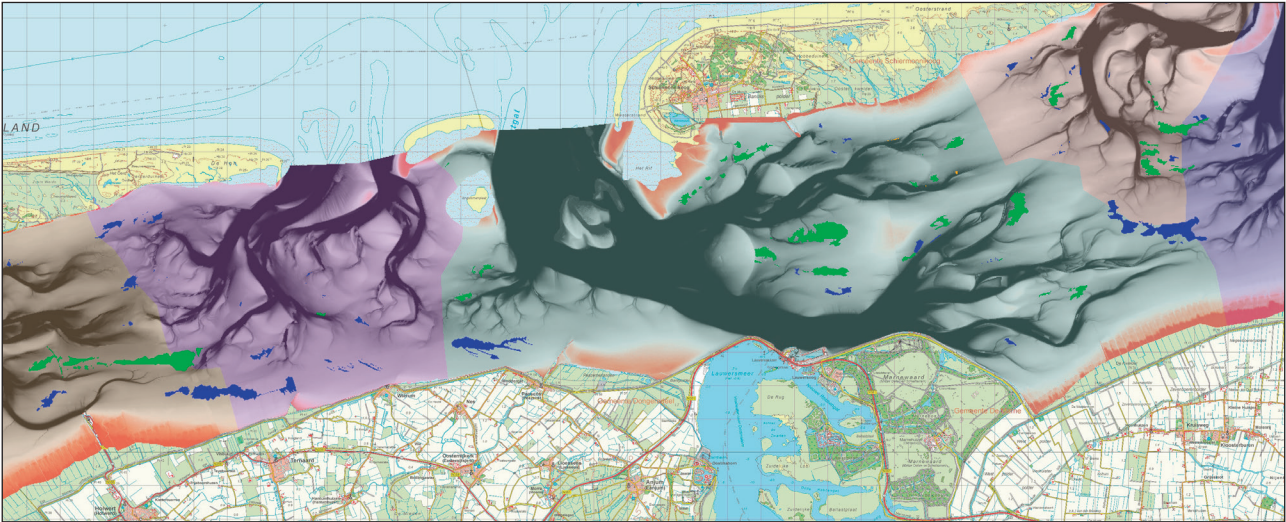
Een belangrijke uitbreiding van de tools bij het model bestaat uit de mogelijkheid om bij elke proxy een plot te genereren van het onderliggende "dieet". Bij de bespreking van de trends in de verschillende proxy plots levert deze tool de link naar de bijdragen van de verschillende componenten in het dieet en verschaft zo meer inzicht in de onderliggende oorzaken voor de trend in de proxy. Bij de bespreking van de trendplots voor de verschillende proxies in dit rapport is hier veelvuldige gebruik van gemaakt. Daarnaast is in deze rapportage veel aandacht voor onderzoek naar de oorzaken van variatie in de proxy waarden en de gevoeligheid voor bodemdaling, mede naar aanleiding van het rapport van de auditcommissie over de rapportage over het eerste jaar van de nieuwe aanpak van de monitoring (Auditcommissie 2015). In dat kader is een variantie analyse uitgevoerd om na te gaan hoe variatie in voedselaanbod, plaahtoogte en waterstanden doorwerkt in variatie in een geselecteerde proxy, en is de gevoeligheid van de proxies voor bodemdaling bepaald. De gevoeligheidsanalyse vereiste aannames over (1) de vertaling van daling in de diepe ondergrond, naar daling van het bodemoppervlak en (2) de reactie van de populaties bodemdieren op bodemdaling.

## 4. Monitoring data

Voor de beschrijving van het onderzoeksgebied en de monitoring data kunnen wij goeddeels verwijzen naar de vorige rapportage (Ens *et al.* 2015b). Waar nodig geven wij hier kort aanvullende informatie.

### 4.1 Onderzoeksgebied

Het onderzoeksgebied betreft de kombergingen van Pinkegat en Zoutkamperlaag. In Figuur 4.1 zijn deze gebieden weergegeven met verschillen in weerschijn.



Figuur 4.1. Ligging van het aan Ameland grenzende onderzoeksgebied Pinkegat (paarse weerschijn) en het aan Schiermonnikoog grenzende onderzoeksgebied Zoutkamperlaag (grijze weerschijn). Ook weergegeven de contouren van de mosselbanken (blauw) en gemengde mossel-oester banken (groen) voor het jaar 2013.

### 4.2 Hoogtekaart

#### 4.2.1 Lodingen

Voor dit rapport is de meest recente hoogtekaart cyclus5 gebruikt (Elias & Wang 2013) om gaten in de hoogtemetingen middels LiDAR op te vullen. Er circuleert een nieuwere versie van deze kaart waarin de meest recente lodingen van het wad onder Rotum en het Eems-Dollard gebied zijn verwerkt, maar documentatie over deze kaart ontbreekt. Zonder documentatie is deze kaart niet bruikbaar. Aangezien we ons in dit rapport beperken tot Pinkegat & Zoutkamperlaag, die buiten het aangepaste gebied vallen, is het probleem niet groot.

#### 4.2.1 LiDAR

In Tabel 4.1 zijn de beschikbare LiDAR kaarten weergegeven en de periode waarvoor ze gebruikt zijn in berekeningen van de verschillende proxies.

### 4.3 Waterstanden

De waterstandsmetingen zijn aangevuld met de metingen over de periode t/m 2015.

### 4.4 SIBES

Doordat het NIOZ de analyse van de SIBES monsters wist te versnellen konden voor deze rapportage de gegevens t/m het seizoen 2015 worden gebruikt.

Tabel 4.1. Seizoenen waarvoor gerekend is en de opnamedatum van de LiDAR kaart die bij die berekeningen is gebruikt.

| Datum berekening   | Datum LiDAR kaart |
|--------------------|-------------------|
| 2008 voorjaar      | 2010 voorjaar     |
| 2008 najaar/winter | 2010 voorjaar     |
| 2009 voorjaar      | 2010 voorjaar     |
| 2009 najaar/winter | 2010 voorjaar     |
| 2010 voorjaar      | 2010 voorjaar     |
| 2010 najaar/winter | 2011 najaar       |
| 2011 voorjaar      | 2011 voorjaar     |
| 2011 najaar/winter | 2011 najaar       |
| 2012 voorjaar      | 2012 najaar       |
| 2012 najaar/winter | 2012 najaar       |
| 2013 voorjaar      | 2013 najaar       |
| 2013 najaar/winter | 2013 najaar       |
| 2014 voorjaar      | 2014 voorjaar     |
| 2014 najaar/winter | 2014 najaar       |
| 2015 voorjaar      | 2015 zomer        |

### 4.5 WOT litorale surveys waddenzee

De WOT litorale schelpdiersurveys, die worden uitgevoerd door IMARES, waren beschikbaar t/m 2014. Daarom zijn voor 2015 de gegevens uit 2014 gebruikt. Voor de analyse van de vogelaantallen konden de gegevens t/m de winter van 2013/2014 worden gebruikt.

## 5. Model

Omdat het model zo'n centrale rol speelt in de rapportage is ervoor gekozen om de tekst over het model grotendeels over te nemen uit de vorige rapportage (Ens *et al.* 2015b). Hier en daar zijn kleine aanpassingen gemaakt op basis van nieuwe inzichten. Uitvoerige documentatie van technische details is te vinden in EcoCurves Rapport 23 (Rappoldt 2016).

### 5.1 Beschrijving berekeningen en versiebeheer

#### 5.1.1 Habitat geschiktheid (proxy voor draagkracht)

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

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

Om aan een monsterpunt een bijbehorend oppervlak toe te kennen wordt een maximale afstand gehanteerd van 400 m – de straal van een cirkelvormig gebied rond het monsterpunt. Als er binnen 800 m een ander monsterpunt ligt, dan wordt er een lijn getrokken tussen de twee punten op even grote afstand van beide punten. Aan monsterpunten die verder dan 400 m verwijderd zijn van alle andere punten zou op die manier een oppervlak van 50 ha toegewezen worden. In de berekeningen wordt

dat echter begrensd tot 30 ha, iets meer dan het oppervlak dat hoort bij een gridafstand van 500 m. De berekeningen worden gedaan op een resolutie van 20m, dus voor kaartvakken van 20 x 20 m. Zo'n "pixel" wordt toegerekend aan een SIBES punt P als: (1) Het op minder dan 400m afstand van P ligt, en (2) Het dichterbij P ligt dan bij elk ander SIBES punt. Komt hierdoor het totaal aan P toegekend oppervlak boven de 30 ha, dan worden pixels verwijderd, te binnen met degene die het verst van P verwijderd zijn; zie Figuur 5.1.

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

Tot nu toe kon dit echter alleen gedaan worden voor de schelpdieretende soorten Scholekster en Kanoet. Voor een soort als de Steenloper vormen de mosselbanken een habitat waarbinnen onder schelpen en zeesla e.d. naar allerlei prooien gezocht wordt. Gegevens daarover zijn in deze versie van het habitat model nog niet ingebouwd.

Voedsel dat bijna nooit droogvalt levert naar verwachting een kleinere bijdrage aan de habitat geschiktheid. Om daar rekening mee te houden kunnen we de totale biomassa op een gridcel vermenigvuldigen met de droogvalduur (een fractie van de tijd).

Kennen we ook de functionele respons en de voedselbehoefte van de vogels, dan kunnen we alleen gridcellen beschouwen waar de opnamesnelheid groter is dan de gemiddeld te realiseren snelheid bij een gemiddelde foerageerduur van 12 uur per etmaal. Daarnaast kunnen we ook de kwaliteit van een dergelijke gridcel karakteriseren als de opnamesnelheid die de vogels er kunnen halen.



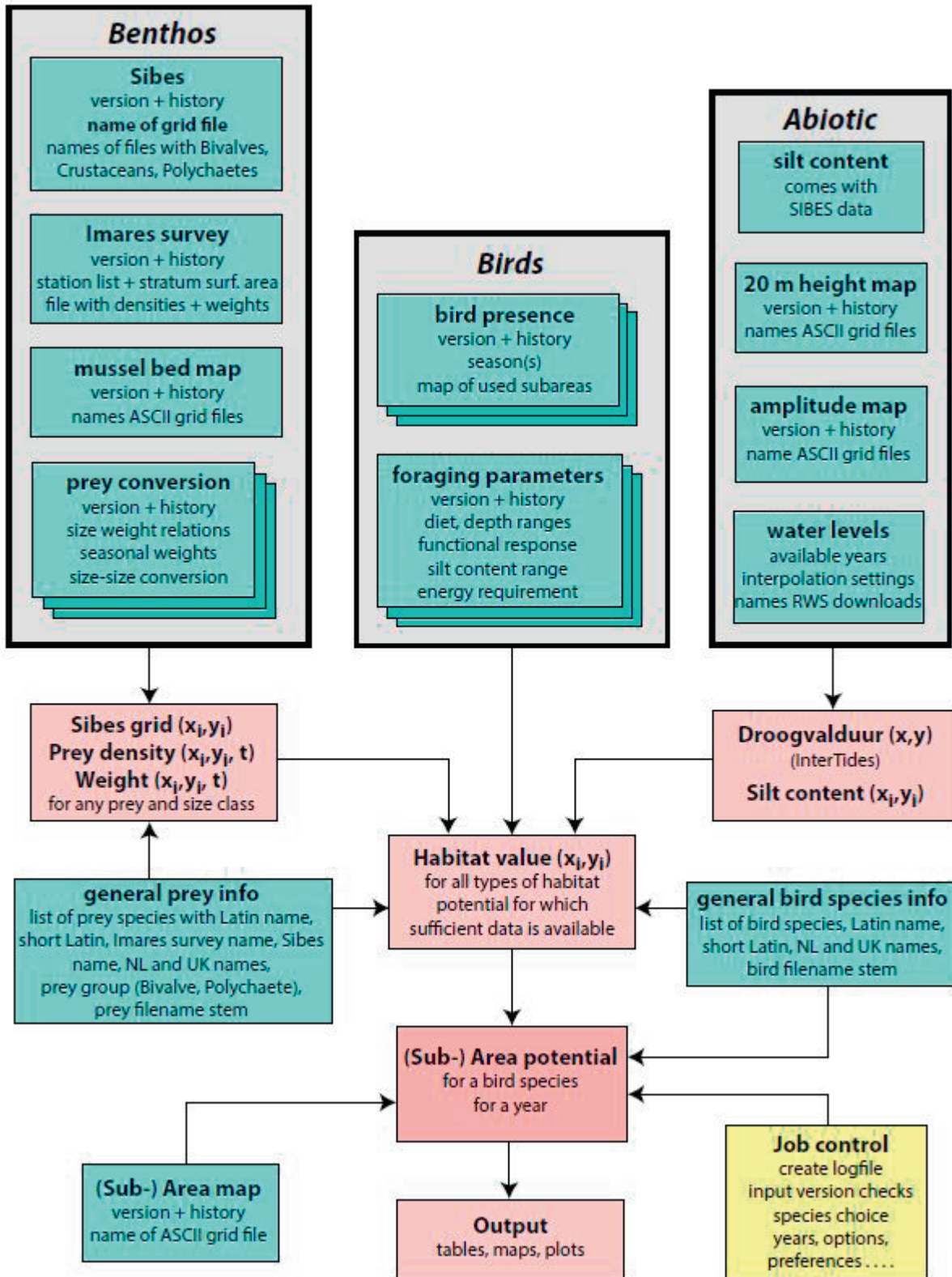
Figuur 5.1. Toekenning van oppervlaktes aan SIBES monsterpunten volgens de paragraaf 5.1.1, zichtbaar door elk van die oppervlakjes een eigen kleur te geven. Droogvallend wad dat niet aan een monsterpunt wordt toegekend is zwart gekleurd. De kaart heeft betrekking op 2012.

5.1.2 Correctie van proxies voor onvolledige dekking

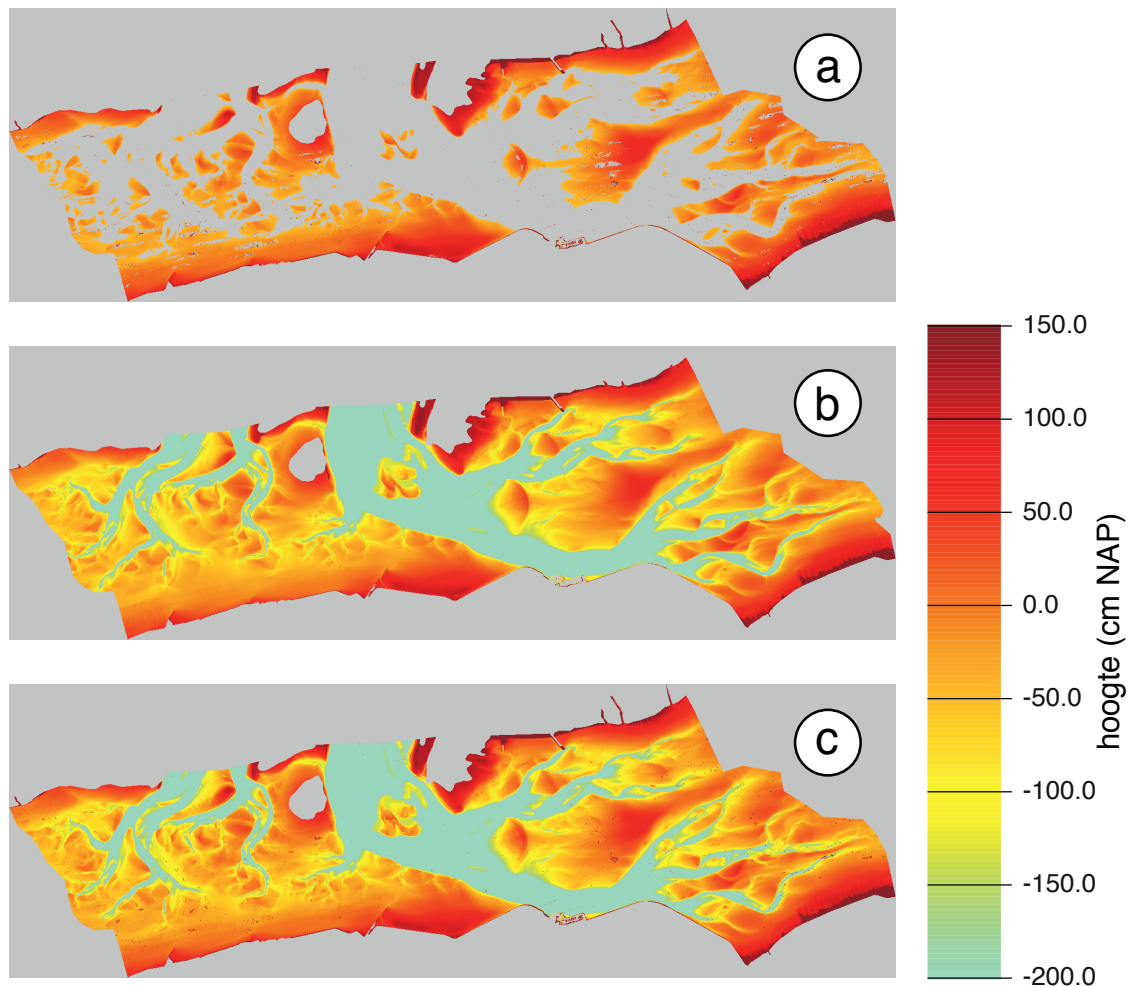
Het oppervlak droogvallend wad wordt berekend door voor de geselecteerde hoogtekaart het oppervlak te berekenen met een droogvalduur tussen

1% en 85% van de tijd. Pixels met een droogvalduur onder 1% liggen in een geul. Pixels met een droogvalduur boven de 86% maken meestal deel uit van kwelders.

Van dit droogvallend oppervlak is tussen 65% en



Figuur 5.2. Schema van het habitat model met data modules (cyaan) en programma modules (roze). De pijlen geven weer waar de onderdelen aan bijdragen. Het geel gekleurde onderdeel "job control" bepaalt aan de hand van de "user input" wat er wordt uitgerekend. De berekeningen worden gedaan op het SIBES grid ( $x_i; y_i$ ). Zie de tekst voor verdere uitleg.



Figuur 5.3. Gebruik van de LiDAR gegevens in de hoogtekaart. (a) De LiDAR kaart voor het voorjaar 2010. (b) De cyclus 5 hoogtekaart (Elias & Wang 2013). (c) De LiDAR kaart aangevuld met de hoogtes afgelezen op de cyclus 5 hoogtekaart.

75% toegekend aan SIBES punten, zie Figuur 5.1. Dat percentage verschilt enigszins van jaar tot jaar. Om te voorkomen dat door deze verschillen in dekingsgraad de proxies ook verschillend zijn worden de proxies gecorrigeerd door ze te delen door de jaarlijkse dekingsgraad.

### 5.1.3 Monitoring

Het resultaat van de monitoring voor een bepaalde vogelsoort is een habitat geschiktheid die wordt berekend voor een reeks van jaren. Neemt de geschiktheid toe of af dan kan worden nagegaan of deze verandering samenhangt met bodemdaling. Ontbrekende gegevens of ontbrekende parameters kunnen in de loop van de jaren worden aangevuld en verder kunnen ook de verschillende maten voor de habitat geschiktheid (proxies voor draagkracht) worden aangepast aan nieuwe inzichten. De nieuwe gegevens en inzichten kunnen dan elk jaar worden gebruikt om voor alle beschikbare jaren de gewenste draagkrachtproxy te berekenen, in grafiek te brengen en op kaarten weer te geven.

### 5.1.4 Schema van het model

Het schema in Figuur 5.2 geeft de structuur van het model. Input data en parameter files zijn cyaan-kleurig en programma modules zijn roze. Sommige parameter files zijn getekend als een stapel op elkaar liggende rechthoeken. In die gevallen is er voor iedere vogelsoort of voor iedere prooi een dergelijke file. Hieronder worden de verschillende onderdelen nog toegelicht.

#### 5.1.4.1 Benthos

Prooigegevens zijn afkomstig van

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

Als een SIBES punt binnen een mossel- of mossel/oester-bank ligt (volgens de IMARES bank contouren) dan worden de Mossel, Kokkel en Nonnetjes gegevens van het dichtstbijzijnde IMARES punt gebruikt in plaats van de SIBES data voor deze soorten. Slechts een paar procent van de SIBES punten echter valt binnen een mossel- of gemengde bank.

Als een SIBES punt P buiten deze banken ligt EN er ligt een IMARES punt op het oppervlak toegekend aan P dan worden de IMARES data voor Kokkel, Mossel en Nonnetje gebruikt in plaats van de SIBES data. Liggen er meerdere IMARES punten binnen het oppervlak behorend bij P dan wordt het dichtstbijzijnde gebruikt.

Omdat in het bijzonder buiten de banken de dichtheid aan IMARES punten veel kleiner is dan die van SIBES punten wordt voor ruwweg 1/5 deel van de SIBES punten de data voor Mossel, Kokkel en Nonnetje vervangen

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

Een berekening van de habitat geschiktheid vindt plaats voor een seizoen waarin de vogels daadwerkelijk van het waddengebied gebruik maken. Survey gegevens zullen dan ook moeten worden omgerekend naar andere maanden dan waarin de bemonstering plaatsvindt. Verder zijn er meestal omrekeningen van verschillende maten en gewichten nodig (lengte, dikte, versgewicht, vleesgewicht, drooggewicht, asvrij drooggewicht, etc.). Deze conversies kunnen per benthos soort in een "prey conversion" file worden beschreven. In Appendix 8.1 staat een lijst met alle gehanteerde benthosnamen.

#### 5.1.4.2 Vogels

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

1. *Bird presence*. Een lijst met de foerageergebiede

den waar de soort gebruik van maakt. Een kaart met foerageergebieden biedt de mogelijkheid om factoren in rekening te brengen die niet direct met voedsel te maken hebben. We kunnen daarbij denken aan het al of niet oversteken van brede geulen tussen de hoogwatervluchtplaats en een foerageergebied of een maximale afstand tussen de hoogwatervluchtplaats en een foerageergebied.

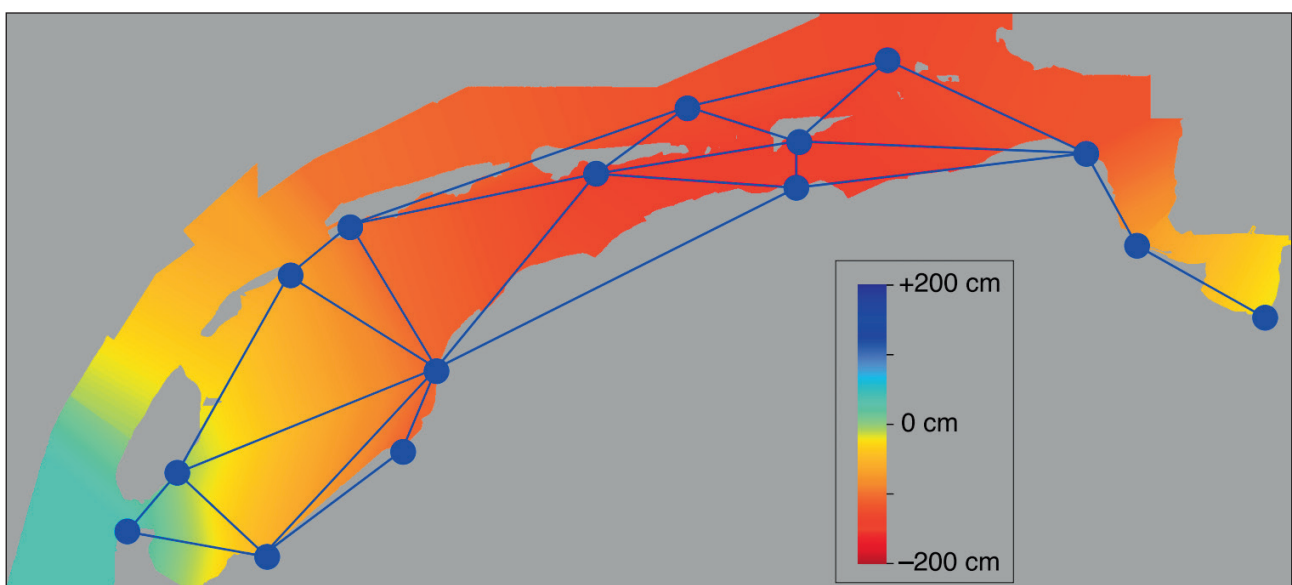
2. *Foerageer parameters*. De parameters in deze file bepalen de voedselopname bij gegeven dichtheid en gewicht van het voedsel. Het zijn dus het dieet en de functionele respons parameters, samen met verwante parameters zoals de dagelijkse voedselbehoefte.

#### 5.1.4.3 Abiotische factoren

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

- Hoogtekaart van het Waddengebied of van het Pinkegat Zoutkamperlaag met een resolutie van 20 m. Deze kaarten worden gemaakt door Deltares op basis van lodingen door Rijkswaterstaat en/of LiDAR metingen.
- Kaart van de gemiddelde amplitude van het getij. Zo'n kaart wordt berekend uit de met een fysisch model gesimuleerde waterstroming en waterstanden. De kaart komt binnenkort beschikbaar.
- De door Rijkswaterstaat gemeten waterstanden worden gebruikt om op basis van de gekozen hoogtekaart een droogvalduur te berekenen.

In Figuur 5.3 is te zien hoe de LiDAR kaarten zijn gebruikt in het habitat model. Figuur 5.3a laat de



Figuur 5.4. Peilstations van Rijkswaterstaat in de Waddenzee en een voorbeeld van geïnterpoleerde waterstanden. Het programma INTERTIDES interpoleert het grootste deel van de Waddenzee binnen de driehoeken waarvan de peilstations de hoekpunten vormen. Voor punten daarbuiten wordt de waterstand geïnterpoleerd vanaf de dichtstbijzijnde rand.

LiDAR hoogtemetingen zien uit het voorjaar 2010. De LiDAR kaarten hebben alleen betrekking op de hogere delen van het droogvallende wad en zijn daarom aangevuld met de cyclus 5 hoogtekaart (Figuur 5.3b) tot een combinatiekaart in Figuur 5.3. Opvallend is de ruis van donkere (en dus hoge) punten in Figuur 5.3a. Enkele hoogten afgelezen voor de SIBES locaties zijn daardoor mogelijk beïnvloed.

Door omstandigheden waren niet altijd van het seizoen zelf LiDAR metingen beschikbaar. In de berekeningen is steeds de LiDAR kaart genomen die in tijd het meest nabij was (Tabel 4.1).

Een droogvalduur is eenvoudig de fractie van een (lange) reeks waterstanden die lager liggen dan de bodemhoogte, dus waarbij het punt droog ligt. De reeks waterstanden wordt berekend door interpolatie tussen 3 waterstanden gemeten op nabijgelegen getijde stations. Details daarover zijn te vinden in Figuur 5.4. De methode maakt gebruik van grote delen van het programma InterTides (<http://www.walterwaddenmonitor.org/tools/intertides/>). De documentatie van dat programma is te vinden in Rappoldt *et al.* (2014).

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

#### 5.1.4.4 Versiebeheer

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

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

Bij het opgeven van een bepaalde versie wordt gezocht naar een file met het betreffende versienummer, of met het dichtstbijzijnde lagere nummer. Om dat snel te kunnen doen staat het versienummer ook in de naam van de versiefile (bijvoorbeeld Tureluur\_2014\_002.txt). Het programma kan dan

- een consistentie check uitvoeren,
- de hoogste en dus laatste versie gebruiken,
- de laatste versie uit een specifiek jaar gebruiken

(gevraagde versie 2013.999),

- een specifieke versie uit het verleden gebruiken (aan de hand van een oude logfile).

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

Met name voor kaarten en grote databestanden is het niet handig of niet mogelijk om een versienummer in de file zelf op te nemen. De specificatie van een model run bevat in dat geval nooit de namen van de feitelijke (grote) datafiles, maar slechts de namen van de kleine "versiefiles". Bij het inlezen wordt in de versiefile gekeken waar de datafiles te vinden zijn. Het op deze wijze georganiseerd versiebeheer is flexibel, vereist geen speciale software en is platform onafhankelijk.

#### 5.1.4.5 Het programma

Het programma is geschreven in Fortran 95/2003 en volgt ongeveer de opbouw van het schema in Figuur 5.2. De verschillende onderdelen zijn ondergebracht in Fortran modules. De uitvoer bestaat uit grafieken als EPS files (*Encapsulated Postscript*), kaarten als ASCII grid files (in te lezen in QGIS of ArcView), kaarten als Tiff bitmaps voor een snelle inspectie, en tenslotte gewone tekst files. Al deze formats zijn platform onafhankelijk en de applicatie kan desgewenst worden aangemaakt voor Windows, Mac OSX of Linux.

## 5.2 Functionele respons

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

### 5.2.1 Holling type II functionele respons (disc equation)

Er zijn verschillende typen respons denkbaar, maar in het onderzoek naar de voedsleecologie van wadvogels is de Holling type II functionele respons (Holling 1959) de standaardaanname. De Holling



type II functionele respons wordt ook wel *disc equation* genoemd, omdat Holling zijn geblinddoekte secretaresse op de tast naar schijfjes van schuurpapier liet zoeken om zo het verband tussen dichtheid en vangsnelheid empirisch te bepalen. Voor de wiskundige afleiding wordt aangenomen dat het zoeken naar en het hanteren (*handling*) van prooien elkaar uitsluitende activiteiten zijn en dat het verwachte aantal 'ontmoetingen' met prooien lineair toeneemt met de tijd besteed aan zoeken. Voor één prooi-soort leidt dit tot de disc equation:

$$R = \frac{\lambda \bar{e} - s}{1 + \lambda h}$$

De symbolen in deze formule hebben de volgende betekenis:

$R$  = gemiddelde opnamesnelheid van energie

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

$\lambda$  = aantal ontmoetingen met prooien per tijdseenheid

$s$  = energetische kosten van zoeken per tijdseenheid

$h$  = gemiddelde tijd per prooi besteed aan *handling*

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

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

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

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

$e_i$  = de verwachte netto energiewinst van een individuele prooi van type  $i$ , (als de prooi ook daadwerkelijk na ontmoeting wordt aangevallen) plus de kosten van zoeken gedurende  $h_i$  seconden ( $sh_i$ ). Als  $\bar{e}_i$  de netto energie winst is van een prooi van type  $i$ , dan geldt  $e_i = \bar{e}_i + sh_i$ . De aangepaste energetische waarde  $e_i$  is het verschil in energiewinst tussen het eten van prooi-type  $i$  (en  $\bar{e}_i$  winnen) en het niet eten (en  $-sh_i$  "winnen").

$\lambda_i$  = de ontmoetingssnelheid met prooien van type  $i$  tijdens het zoeken

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

In het optimale prooi-keuze model worden de  $p_i$  zo gekozen dat  $R$  wordt gemaximaliseerd. De waarde

van  $s$  is constant en heeft dus geen invloed op deze maximalisatie. Dit betekent dat de volgende term moet worden gemaximaliseerd:

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

Het simpele prooi-keuzemodel leidt tot drie voorspellingen:

1. Een bepaald type prooi wordt bij ontmoeting of altijd gevangen, of altijd genegeerd.
2. Prooien kunnen naar hun profitability worden gerangschikt; dat is de energiewinst per prooi gedeeld door de handling tijd per prooi. Prooien worden aan het dieet toegevoegd op basis van profitability waarbij er een grenswaarde is waar beneden de profitability te laag is om de prooi nog aan het dieet toe te voegen.
3. Of een bepaalde prooi al of niet in het dieet wordt opgenomen hangt alleen af van de profitability van de betreffende prooi en de eigenschappen van de prooien met een hogere profitability. Opname in het dieet hangt niet af van de ontmoetingssnelheid met die prooi, en dus ook niet van de dichtheid.

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

$$\lambda_i = a d_i$$

### 5.2.2 Algemene functionele respons

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

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

waarin  $R$  de opnamesnelheid is (mg asvrij drooggewicht (AVD) per sec),  $D$  de dichtheid aan prooidieren ( $n/m^2$ ),  $A$  de asymptoot van de hyperbolische functie (d.w.z. het plafond aan de opnamesnelheid dat wordt bereikt bij grotere prooidichtheden), en  $B$

de prooidichtheid waarbij R de helft van de asymptotische waarde bereikt ('half-asymptootwaarde').

Hoewel op basis van andere parameters beschrijven bovenstaande formule en Holling's *disc equation* dezelfde functie. De parameters zijn dan ook gerelateerd. De zoeksnelheid  $a$  (ook wel 'instantane ontdekkingsoppervlak') uit Holling's model is gelijk aan de verhouding  $A/B$  uit de Goss-Custard formulering, en de *handling tijd*  $h$  is gelijk aan  $1/A$ .

In een analyse op basis van 30 combinaties van prooiotype (prooi-soort en grootteklasse) en vogelsoort (26 soorten steltlopers) vonden Goss-Custard et al. (2006) dat slechts vier verschillende eigenschappen van de prooidieren en de predatoren 77% van de variantie in (logaritmisch getransformeerde) asymptotische opnamesnelheid  $A$  verklaarden: het gewicht van de prooidieren (PM, g AVD), het gewicht van de vogel (BM, g), of de vogel een op Mosselen foeragerende Scholekster was of niet (ScholMos, 1/0), en of hij broedde of niet (Broed, 1/0):

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

Voor de half-asymptootwaarde  $B$  bevatte het beste regressiemodel (op basis van 21 vogel-prooicombinaties) drie variabelen: vogelgewicht, prooigewicht en of de vogel een Scholekster was of niet (Schol, 1/0). De in Goss-Custard et al. (2006) vermelde parameterwaarden leveren echter waarden van  $B$  op die vele grootteordes afwijken van de metingen, zodat hier een fout in het spel moet zijn. Daarom hebben wij op basis van de in het artikel vermelde meetgegevens deze parameters opnieuw geschat. Correspondentie met Goss-Custard bevestigt dat hier inderdaad een fout in het spel is en dat de nieuw berekende waarden correct zijn. Wij hebben daarom met de nieuwe schattingen gerekend, die ondertussen ook gepubliceerd zijn (Goss-Custard et al. 2015):

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

De voorspellende kracht van deze vergelijking ( $R^2=28\%$ ) is veel kleiner dan die voor de asymptoot  $A$ . Desondanks gebruiken we hem om de opnamesnelheid van wadvogels te voorspellen in het rekenmodel. De hierdoor geïntroduceerde foutmarge is vermoedelijk beperkt, doordat de waarde van  $B$  alleen invloed heeft op de voorspelde opnamesnelheid bij prooidichtheden lager dan nodig voor het bereiken van de asymptoot. Goss-Custard et al. (2006) signaleren dat die asymptoot doorgaans al wordt bereikt bij geringe prooidichtheden ( $<150/m^2$ ).

In het rekenmodel is voor een deel van de vogel-prooicombinaties aan de bovenstaande

vergelijkingen nog een bovengrens toegevoegd aan de grootte van eetbare prooien, door de voorspelde opnamesnelheid op 0 te zetten voor prooien groter dan een bepaalde *Upper Size Limit* (USL). Voor vogelsoorten die prooien met een hard skelet (zoals schelpdieren) in zijn geheel inslikken is dit de maximale grootte die door het keelgat past. Soms is echter ook bij andere prooidieren zoals wormen een USL gebruikt om te reflecteren dat grote exemplaren van deze soorten (o.a. Wadpieren) zo diep ingegraven leven dat zij onbereikbaar zijn voor de vogels. Waarden van de USL zijn ontleend aan Zwarts & Blomert (1992) en Duijns et al. (2013).

De hier gebruikte interspecifieke voorspelling door Goss-Custard et al. (2006) heeft als voordeel dat hij een klein aantal parameters (regressiecoëfficiënten) gebruikt die voor alle vogelsoorten gelijk zijn (m.u.v. Scholekster), waardoor hij eenvoudig is te implementeren in het rekenmodel. Bovendien is de functionele respons slechts voor een beperkt aantal wadvogelsoorten en prooitypen bestudeerd, zodat voor veel combinaties van vogelsoort en in de benthosmonsters aangetroffen potentiële prooitypen geen (gepubliceerde) meetgegevens beschikbaar zijn. De interspecifieke voorspelling maakt het mogelijk dergelijke combinaties toch mee te nemen in de berekeningen.

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

### 5.2.3 Functionele respons Kanoet (Digestive Rate Model)

Er is zeer uitgebreid onderzoek gedaan naar de functionele respons van Kanoeten die op schelpdieren foerageren. Kanoeten lijken op de tast naar voedsel te zoeken en op basis van metingen aan snaveldoorsnede, prooidoorsnede en pikfrequentie zijn door Zwarts & Blomert (1992) de parameters van Holling's functionele respons gefit. In een vervolgstudie met Kanoeten in gevangenschap bleek deze "tast-functionele respons" te voldoen voor Kanoeten die op Kokkels foerageren, maar de zoeksnelheid sterk te onderschatten voor Kanoeten die op de veel dieper ingegraven Nonnetjes foerageerden (Piersma et al. 1995). De verklaring dat Kanoeten voor diep zittende

prooien gebruik maken van *remote sensing* werd later bevestigd (Piersma *et al.* 1998). Dit betekent dat Kanoeten bij lage dichtheden van ingegraven schelpdieren nog voldoende voedsel kunnen vinden. Voor diep zittende prooien moeten niet de parameterschattingen van Swarts & Blomert (1992), maar die van Piersma *et al.* (1995) worden gebruikt. Kanoeten slikken de gevangen schelpdieren in hun geheel in en kraken de prooien in de maag. Het kraken en de doorvoer van de gefragmenteerde schelpmassa door het darmkanaal beperken in veel gevallen de voedselopnamesnelheid; dit heet een *digestive constraint*. Dit betekent dat de optimale prooikeuze niet zozeer bepaald wordt door de *profitability* (energiewinst per tijdseenheid handling), maar door de snelheid waarmee de prooien kunnen worden verteerd (van Gils *et al.* 2005b). De ‘prooikwaliteit’ voor Kanoeten wordt daardoor bepaald door de verhouding tussen vleesgewicht en schelpgewicht (van Gils *et al.* 2005a), of preciezer, door de verhouding tussen energieopbrengst en hoeveelheid opgenomen ‘ballast’ per tijdseenheid handling.

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

Een model voor functionele respons dat met dit alles rekening houdt is het door Hirakawa (1995) ontwikkelde en door van Gils *et al.* (2005b) voor de Kanoet aangepaste *Digestive Rate Model* (DRM). Dit model breidt het functionele responsmodel voor meerdere prooisoorten van Charnov (1976) uit met gegevens over de opname van ballastmateriaal en de maximale snelheid waarmee dit kan worden verwerkt. Het bij een gegeven prooiaanbod optimale dieet wordt bepaald door virtueel de verschillende prooisoorten aan het dieet toe te voegen in volgorde van afnemende prooikwaliteit, en voor elke combinatie van prooisoorten de verwachte energieopna-

mesnelheid op de korte termijn te berekenen en de bijbehorende ballastinnamesnelheid. De optimale dieetsamenstelling is die waarbij de hoogste energieopnamesnelheid wordt bereikt zonder dat de ballastinname de door de maaggrootte gestelde bovengrens overschrijdt (van Gils *et al.* 2005b). In verschillende testsituaties bleek het DRM goede voorspellingen op te leveren van de selectie door Kanoeten van verschillende beschikbare prooisoorten (van Gils *et al.* 2005b) en foerageerlocaties (van Gils *et al.* 2005c) bij verschillende groottes van de spiermaag (van Gils *et al.* 2005c). Bij vergelijking van prooiselectie door Kanoeten in verschillende wadgebieden verspreid over Europa bleek het *Digestive Rate Model* die prooiselectie het beste te kunnen verklaren (Quaintenne *et al.* 2010).

## 5.3 Dieet

### 5.3.1 Lange en korte prooilijst

Om te bepalen welke prooisoorten potentieel voedsel zijn is voor elk van de geselecteerde vogelsoorten een uitgebreide literatuurstudie verricht. Voor de “oude” soorten wordt verwezen naar de vorige rapportage (Ens *et al.* 2015b). Voor de “nieuwe soorten” zijn de resultaten van deze literatuurstudie beschreven in Appendix 10.2. Op basis van die literatuurstudie hebben we voor elke vogelsoort de prooien verdeeld in:

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

De resultaten voor de nieuwe soorten zijn samengevat in Tabel 5.1. We hebben de verschillende proxies voor draagkracht berekend voor (a) alleen het stapelvoedsel (**korte prooilijst**), en (b) stapelvoedsel en aanvullende voedselbronnen (**lange prooilijst**).

Tabel 5.1. Overzicht van het dieet van de zeven nieuwe wadvogelsoorten opgenomen in deze rapportage. Per vogelsoort is van alle prooiotypen aangegeven of ze stapelvoedsel vormen (xx), van belang zijn als aanvullende voedselbron (x) of slechts sporadisch worden gegeten (+). Stapelvoedsel en aanvullende voedselbronnen zijn meegenomen in de berekening van het oogstbare voedselaanbod.

| prooi soort                 | wetenschappelijke naam         | Bergeend | Pijlstaart | Bontbek-plevier | Drieteen-strand-loper | Bonte Strand-loper | Tureluur | Steenloper |
|-----------------------------|--------------------------------|----------|------------|-----------------|-----------------------|--------------------|----------|------------|
| Mossel                      | <i>Mytilus edulis</i>          | x        | x          |                 | x                     | +                  | +        | xx         |
| Kokkel                      | <i>Cerastoderma edule</i>      | x        | xx         |                 | x                     | +                  | +        | x          |
| Strandgaper                 | <i>Mya arenaria</i>            | +        |            |                 |                       |                    |          |            |
| Platte Slijkgaper           | <i>Scrobicularia plana</i>     | x        |            |                 | x                     | x                  |          |            |
| Nonnetje                    | <i>Macoma balthica</i>         | xx       | x          |                 | x                     | xx                 | x        | x          |
| Tere platschelp             | <i>Tellina tenuis</i>          | x        |            |                 | x                     | x                  |          |            |
| Tere dunschaal              | <i>Abra tenuis</i>             | x        |            |                 | x                     | x                  |          |            |
| Witte dunschaal             | <i>Abra alba</i>               | x        |            |                 | x                     | x                  |          |            |
| Amerikaanse Zwaardschede    | <i>Ensis directus</i>          |          |            |                 |                       |                    |          |            |
| Japanse oester              | <i>Crassostrea gigas</i>       |          |            |                 |                       |                    |          |            |
| Wadslakje                   | <i>Hydrobia ulvae</i>          | xx       | xx         | x               |                       | xx                 | xx       | xx         |
| Alikruik                    | <i>Littorina littoralis</i>    | +        |            |                 |                       | +                  |          | x          |
| Strandkrab                  | <i>Carcinus maenas</i>         | +        | +          | x               | xx                    |                    | xx       | xx         |
| Garnaal                     | <i>Crangon crangon</i>         |          | +          |                 | xx                    | x                  | x        |            |
| Slijkgarnaal                | <i>Corophium volutator</i>     | xx       | x          | x               | x                     | x                  | xx       | xx         |
| vlokreeftje                 | <i>Gammarus sp.</i>            | x        | x          |                 |                       |                    |          | xx         |
| Wadpier                     | <i>Arenicola marina</i>        |          |            | +               |                       |                    |          |            |
| Veelkleurige Zeeduizendpoot | <i>Hediste diversicolor</i>    | x        | xx         | xx              | xx                    | xx                 | xx       | x          |
| Ambergele Zeeduizendpoot    | <i>Alitta succinea</i>         |          |            |                 |                       |                    |          |            |
| Groene Zeeduizendpoot       | <i>Alitta virens</i>           |          |            |                 |                       |                    |          |            |
| Groengele wadpier           | <i>Eteone longa</i>            |          |            |                 |                       |                    |          |            |
| Zandzager                   | <i>Nephtys hombergii</i>       | x        | x          | x               | x                     | xx                 | xx       |            |
| Wapenworm                   | <i>Scoloplos armiger</i>       |          |            | xx              | x                     | x                  | x        |            |
| Schelpkokerworm             | <i>Lanice conchilega</i>       |          |            |                 |                       |                    | x        |            |
| Zandkokerworm               | <i>Pygospio elegans</i>        |          |            |                 |                       |                    |          |            |
| Draadworm                   | <i>Heteromastus filiformis</i> | x        | x          | xx              |                       | x                  | +        |            |
| Slangpier                   | <i>Capitella capitata</i>      | x        | x          | xx              |                       | x                  | +        |            |
| Marenzelleria               | <i>Marenzelleria viridis</i>   | x        | x          | x               |                       | x                  | +        |            |
| 'kleine wormen div.'        | <i>Heteromastus1</i>           | x        | x          | xx              |                       | x                  | +        |            |
| Gemshoornworm               | <i>Scolecopsis squamata</i>    |          |            |                 | xx                    |                    |          |            |
| Sabellaria                  | <i>Sabellaria spinulosa</i>    |          |            |                 |                       |                    |          |            |
| Gewone zeester              | <i>Asterias rubens</i>         |          |            |                 |                       |                    |          |            |

<sup>1</sup> *Heteromastus/Capitella/Notomastus/Eteone etc*

### 5.3.2 Berekend dieet

Voor elk van de proxies kan een "dieet" worden berekend, waarbij de eenheid waarin dit "dieet" wordt uitgedrukt natuurlijk afhangt van de eenheden waarin de proxy wordt uitgedrukt. Als op deze manier het dieet wordt weergegeven, dan is de gesommeerde waarde uiteindelijk de waarde voor de desbetreffende proxy. Hieronder een uitleg hoe het "dieet" is berekend.

1. **Oppervlak (ha):** Gridcellen doen niet mee als

de kritieke opnamesnelheid niet wordt gehaald. Voor elke gridcel waar de kritieke opnamesnelheid wordt gehaald is de prooi keus en dus het dieet van een optimale vogel bekend. Als een fractie x van het dieet uit prooi A bestaat, dan kennen we een fractie x van de oppervlakte van de gridcel toe aan prooi A.

2. **BM\_aanw (ton ADV):** Alle gridcellen doen mee. Voor elke prooi in het dieet wordt de aanwezige biomassa gesommeerd.

3. **BM\_oogst (ton ADV):** Alleen prooibiomassa in gridcellen doet mee als de drempelwaarde in opnamesnelheid gehaald wordt. Voor die gridcellen kan de prooikeus berekend worden en alle biomassa's worden gesommeerd.
4. **BM\_oogst\_droog (ton ADV):** Dit is zeer vergelijkbaar met het dieet voor de proxy BM\_oogst. Alleen worden nu de biomassa's eerst vermenigvuldigd met de fractie van de tijd dat een bepaalde cel gemiddeld droog ligt, voordat de biomassa's worden opgeteld.
5. **FR\_aanw (ha g AVD/s):** Voor alle gridcellen wordt de opnamesnelheid op de verschillende prooidieren berekend en vermenigvuldigd met de oppervlak van die gridcel. Alle "diëten" worden gesommeerd.
6. **FR\_oogst (ha g AVD/s):** Alleen gridcellen doen mee als de minimale opnamesnelheid gehaald wordt. Het "dieet" in een dergelijke gridcel is de opnamesnelheid op de verschillende prooien in het dieet, vermenigvuldigd met het oppervlak van die gridcel. Alle "diëten" worden gesommeerd.
7. **FR\_oogst\_droog (ha g AVD/s):** Dit is zeer vergelijkbaar met het dieet voor de proxy FR\_oogst. Alleen worden nu de diëten eerst vermenigvuldigd met de fractie van de tijd dat een bepaalde cel gemiddeld droog ligt, voordat de diëten worden opgeteld.

Bestudering van deze "diëten" levert veel inzicht over de onderliggende oorzaken van variatie in de proxy.

## 5.4 Voedselbehoefte en beschikbare foerageertijd

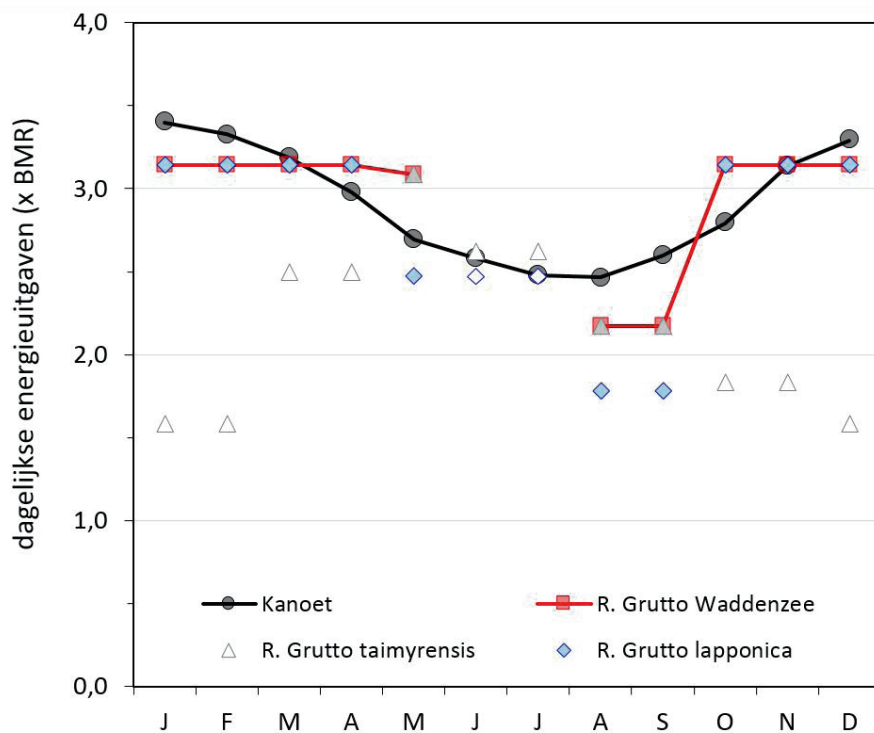
De 'minimale benodigde prooiopnamesnelheid' die wadvogels moeten halen tijdens het foerageren wordt bepaald door hun totale dagelijkse voedselbehoefte en de foerageertijd. In het beperkte aantal uren waarin de vogels op de drooggevallen wadplaten terecht kunnen moeten ze al het voedsel kunnen opnemen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

De energieuitgaven kunnen worden onderverdeeld in een aantal componenten. Het 'basaalmetabolisme' (*Basal Metabolic Rate* BMR) is gedefinieerd als het energieverbruik van een (warmbloedig) dier in rust in een thermoneutrale omgeving, waarin hij geen extra energie hoeft te spenderen aan het handhaven van zijn lichaamstemperatuur. Een vogel in het veld bevindt zich maar zelden in een dergelijke situatie: meestal geeft hij méér energie uit, omdat hij moet stoken om warm te blijven,

Tabel 5.2. Gebruikte gemiddelde gewichten, basaalmetabolisme (BMR), en geschatte energieuitgaven (Field Metabolic Rate FMR) in twee 'rekenmaanden', voor de dertien modelsoorten die in dit rapport beschreven worden. De gegevens voor de "nieuwe" soorten zijn vet gedrukt.

|                       | gewicht<br>(g) | BMR<br>(kJ/d) | maand<br>1 | FMR<br>(kJ/d) | maand<br>2 | FMR<br>(kJ/d) |
|-----------------------|----------------|---------------|------------|---------------|------------|---------------|
| Bergeend              | 1050           | 453           | sep        | 1087          | jan        | 1359          |
| Pijlstaart            | 758            | 357           | nov        | 1000          | jan        | 1071          |
| Scholekster           | 500            | 263           | jan        | 843           | sep        | 685           |
| Kluut                 | 337            | 198           | sep        | 514           | nov        | 593           |
| Zilverplevier         | 219            | 144           | mei        | 404           | jan        | 461           |
| Bontbekplevier        | 55             | 53            | mei        | 142           | sep        | 137           |
| Kanoet                | 120            | 93            | sep        | 241           | jan        | 316           |
| Drieteenstrandloper   | 49             | 48            | mei        | 129           | sep        | 125           |
| Bonte Strandloper     | 49             | 48            | mei        | 130           | sep        | 125           |
| Rosse Grutto          | 321            | 191           | aug        | 496           | mei        | 534           |
| Wulp                  | 757            | 357           | jan        | 1070          | sep        | 856           |
| Tureluur <sup>1</sup> | 125/150        | 96/109        | jul        | 237           | jan        | 386           |
| Steenloper            | 110            | 87            | aug        | 215           | jan        | 297           |

<sup>1</sup>Tureluurs aanwezig in juli zijn *T.t.totanus* (125g), in januari *T.t.robusta* (150g).



Figuur 5.5. Seizoenspatroon in dagelijkse energieuitgaven van Kanoeten en Rosse Grutto's, uitgedrukt als meervouden van BMR. Gegevens van Kanoeten in de Waddenzee uit Piersma et al. (2003), schattingen voor Rosse Grutto uit Drent & Piersma (1990) voor de in Afrika overwinterende ondersoort *L.l.taimyrensis* en de in Europa overwinterende *L.l.lapponica* in de gebieden waar ze in de respectievelijke maanden verblijven (gevulde symbolen: in Waddenzee, open: elders); voor de Waddenzee is per maand de hoogste schatting gebruikt (okt-apr: lapponica, mei en aug-sep: taimyrensis, in jun-jul bevinden beide ondersoorten zich vooral elders). BMR voor Kanoet is 93 kJ/d, voor Rosse Grutto 191 kJ/d.

activiteiten uitvoert zoals foerageren, voedselverteren of vliegen, of bezig is een reservevoorraad aan te leggen, zijn verenklaard te vervangen, of te groeien. BMR is echter wel een vrij goed (in het laboratorium) meetbare grootheid en een nuttige maatstaf voor vergelijkingen, doordat de werkelijke energieuitgaven onder veldomstandigheden zich bij dieren van sterk verschillende groottes op een vergelijkbare manier verhouden tot het BMR.

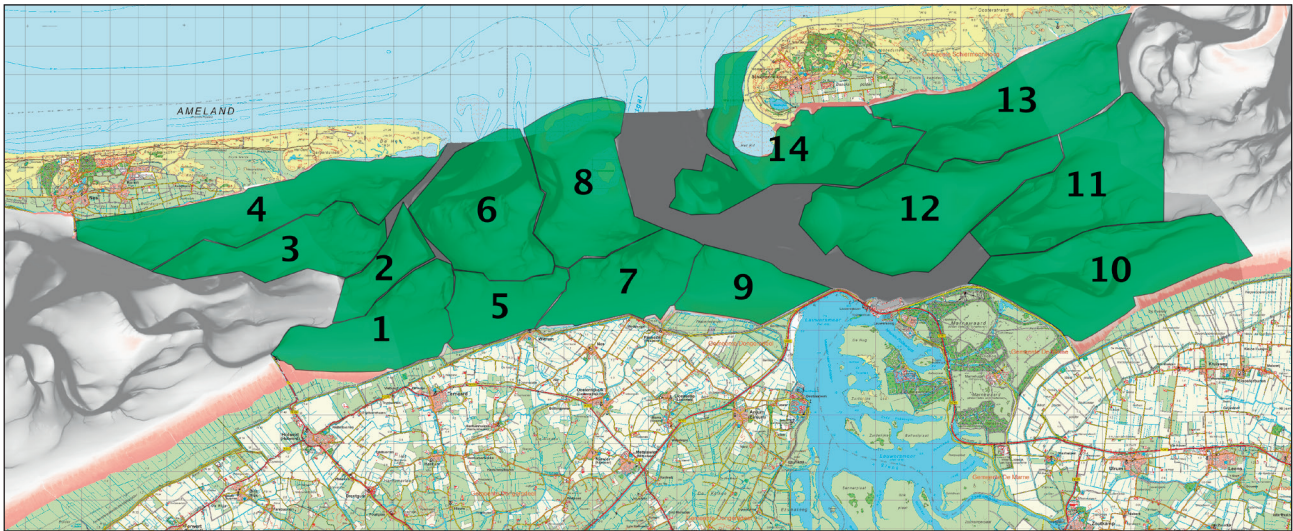
De relatie tussen lichaamsgewicht  $M$  (in kg) en BMR (in kJ/d) bij wadvogels is beschreven op grond van metingen aan diverse soorten (Kersten & Piersma 1987):

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

De uitgaven van vrij levende vogels in het veld liggen gemiddeld gesproken bij de meeste soorten ongeveer tussen twee en drie maal BMR (Bryant & Tatner 1991); bij wadvogels rond de 2.5 x BMR (van de Kam et al. 1999). Ze variëren echter in de loop van het seizoen, in de Waddenzee vooral onder invloed van variatie in de temperatuur, en daarnaast door seizoensspecifieke activiteiten zoals rui en opvetten. Deze seizoensvariatie is voor lang niet alle soorten beschreven, maar wel voor Kanoet en de Rosse

Grutto (Figuur 5.5). Omdat de patronen bij deze twee soorten weinig verschillen, en de cijfers voor de Kanoet beter zijn onderbouwd met metingen, is het verloop bij de Kanoet gebruikt om voor de overige soorten de dagelijkse energieuitgaven in de rekenmaanden te schatten. Hiertoe is hun BMR vermenigvuldigd met de verhouding tussen dagelijkse energieuitgaven (veldmetabolisme of *Field Metabolic Rate FMR*) en BMR bij de Kanoet in de betreffende rekenmaand (Tabel 5.2).

De totale beschikbare foerageertijd voor een wadvogel is in het rekenmodel op 12 uur per etmaal gesteld, uitgaande van de aannamen dat alle voedsel in het intergetijdengebied wordt verzameld, dat dit habitat gemiddeld 12 uur per etmaal beschikbaar is, en dat de vogels er zowel bij daglicht als in het donker kunnen foerageren. Wadvogelsoorten met een groot activiteitsgebied kunnen door strategisch in te spelen op het ruimtelijke verloop van de getijgolf hun foerageertijd nog oprekken (zelfs tot 17 uur bij Kanoeten in de Westelijke Waddenzee; (van Gils et al. 2005c), maar bij soorten met een klein activiteitsgebied is daarvoor nauwelijks ruimte. Dit is het geval als soorten een voedselterritorium verdedigen, zoals bijvoorbeeld de Wulp (Ens & Zwarts 1980), of een grote plaatstrouw vertonen, zoals de Scholekster (Ens et al. 2015a).



Figuur 5.6 Kaart met de grenzen en bijbehorende nummering van de foerageergebieden waarvan de potentiële benutting door de verschillende wadvogels in de berekening van de verschillende proxies voor draagkracht al of niet kan worden meegenomen.

## 5.5 Correctiefactoren habitat

Het is aannemelijk dat in sommige gevallen de wadplaten voor een bepaalde wadvogelsoort geschikte prooidieren bevatten, maar dat de wadvogel daar toch niet kan foerageren omdat de abiotische condities ongeschikt zijn. Daarbij moet met name gedacht worden aan de slijkigheid van het sediment. Zo hebben Kluten een dunne opgewipte snavel waarmee ze op de tast door de bovenlaag van zacht sediment maaien op zoek naar prooien. Deze foerageerwijze kan niet worden toegepast in zandig wad. De aanpassing van Kluten aan slijkig wad blijkt ook uit het feit dat ze zwemvliezen tussen de tenen hebben, waardoor ze in vergelijking tot andere wadvogels minder ver in het zachte slik zakken. Het andere uiterste zijn Drieteenstrandlopers die altijd op zandig wad en zandstranden te vinden zijn. Drieteenstrandlopers missen de vierde teen die andere

wadvogels wel hebben en zakken waarschijnlijk weg in slijkig wad. Het helpt ze waarschijnlijk echter wel om hard over het strand te rennen om in de over het strand uitstromende brandinggolven naar aanspoelend voedsel te zoeken. In het model kunnen delen van het wad die voor een bepaalde wadvogelsoort ongeschikt zijn vanwege de sedimentsamenstelling uitgesloten worden van de berekening.

Het is mogelijk dat sommige wadvogelsoorten dicht onder de kust blijven foerageren en zelden grote geulen oversteken. Om voor deze soorten gebieden te kunnen uitsluiten waar dit het geval is, is een indeling in deelgebieden gemaakt (Figuur 5.6). Voor elke soort kan in het model worden aangegeven of het betreffende deelgebied al of niet wordt benut. Bij de berekeningen voor deze rapportage is op basis van *expert judgement* aangenomen dat Scholekster, Zilverplevier, Kanoet, Rosse Grutto en Wulp overal kunnen foerageren en dat de andere soorten maar

Tabel 5.3. Voor elke onderzochte vogelsoort is aangegeven van welke wadplaten is aangenomen dat ze in principe geschikt foerageergebied zijn. De bijbehorende nummering van de wadplaten is weergegeven in Figuur 5.6.

| Vogelsoort \ wadplaat | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
|-----------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|
| Bergeend              | X | X | X | X | X |   | X | X | X | X  | X  |    | X  | X  |
| Pijlstaart            | X |   |   | X | X |   | X |   | X | X  |    |    | X  | X  |
| Scholekster           | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  | X  | X  | X  | X  |
| Kluut                 | X | X |   | X |   |   |   |   | X | X  |    |    | X  | X  |
| Zilverplevier         | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  | X  | X  | X  | X  |
| Bontbekplevier        | X |   |   | X | X |   |   | X | X | X  | X  |    | X  | X  |
| Kanoet                | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  | X  | X  | X  | X  |
| Drieteenstrandloper   |   |   |   | X |   | X |   | X | X |    |    |    |    | X  |
| Bonte Strandloper     | X |   |   | X | X | X | X | X | X | X  | X  |    | X  | X  |
| Rosse Grutto          | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  | X  | X  | X  | X  |
| Wulp                  | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  | X  | X  | X  | X  |
| Tureluur              | X |   |   | X | X |   | X |   | X | X  |    |    | X  | X  |
| Steenloper            | X |   |   | X |   |   |   | X | X | X  |    |    | X  | X  |

op een beperkt deel van de wadplaten voor kunnen komen (Tabel 5.3). Het moge duidelijk zijn dat er dringend behoefte is aan ondersteuning van dit *expert judgement* middels gerichte waarnemingen.

## 5.6 Correctiefactoren bodemdieren

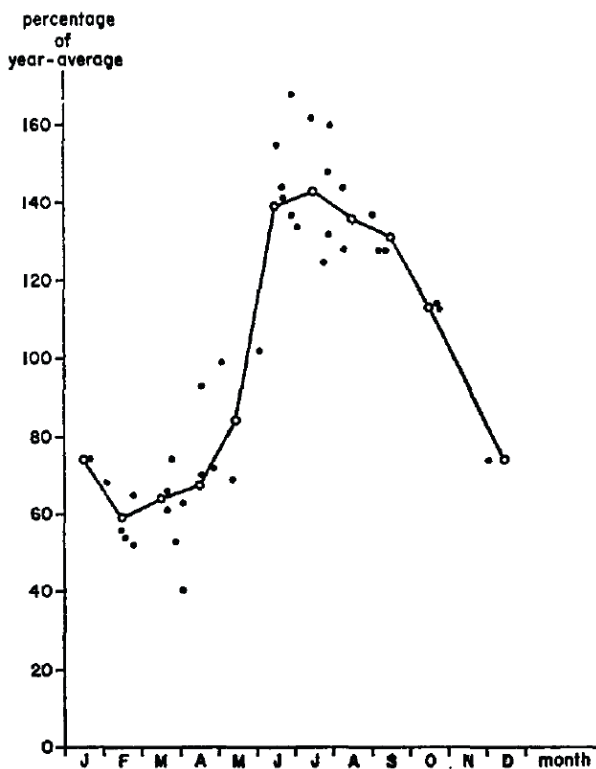
### 5.6.1 Biomassa

Voorlopig is voor een relatief simpele benadering gekozen om een seizoenscorrectie voor benthosbiomassa aan te brengen. Uit een voorlopige modelanalyse blijkt dat het seizoensverloop grotendeels is toe te schrijven aan een seizoensfluctuatie in conditie. Dat is ook logisch omdat in die voorlopige modelanalyse uitgegaan wordt van meerjarige populaties en een recruitment die van jaar op jaar hetzelfde is. De dieren die verdwijnen na een bemonstering worden aangevuld door nieuwe dieren. Dieren groeien natuurlijk, maar dat wordt weer gecompenseerd

doordat de dieren die verdwijnen groter zijn dan de dieren waarmee de populatie aangevuld wordt. Een praktische uitwerking van de stabiele leeftijdsverdeling die de Leslie matrix voorspelt! Dus aantalsveranderingen en groei zijn veel minder belangrijk dan conditie. Uit Beukema (1974) volgt ook een (dus vooral door conditie bepaald) seizoensverloop, min of meer volgens een sinus met gemiddelde 100%, maximum 140% en minimum 60% (Figuur 5.7). Het maximum ligt mid-augustus, dag 220, en het minimum precies 6 maanden eerder (mid-februari). Prachtig en simpel. De gevolgde benadering is dan ook: gebruik deze sinus voor de correctie voor alle soorten. Correctiefactor is dus

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

waarbij  $t$  het tijdstip is waarvoor je één en ander wilt weten en  $t_0$  het tijdstip van de SIBES bemonstering.



Figuur 5.7. Relatieve hoeveelheid biomassa van ondiep-levende bodemdieren op verschillende bemonsteringsmomenten in het jaar op het Balgzand. Dichte punten zijn de biomassa als percentage van het jaargemiddelde. De open punten zijn weer die waarden gemiddeld per maand voor verschillende jaren. Overgenomen uit Beukema (1974).



## 6. Resultaten

In dit hoofdstuk worden eerst per soort het verloop in de berekende proxies getoond en besproken.

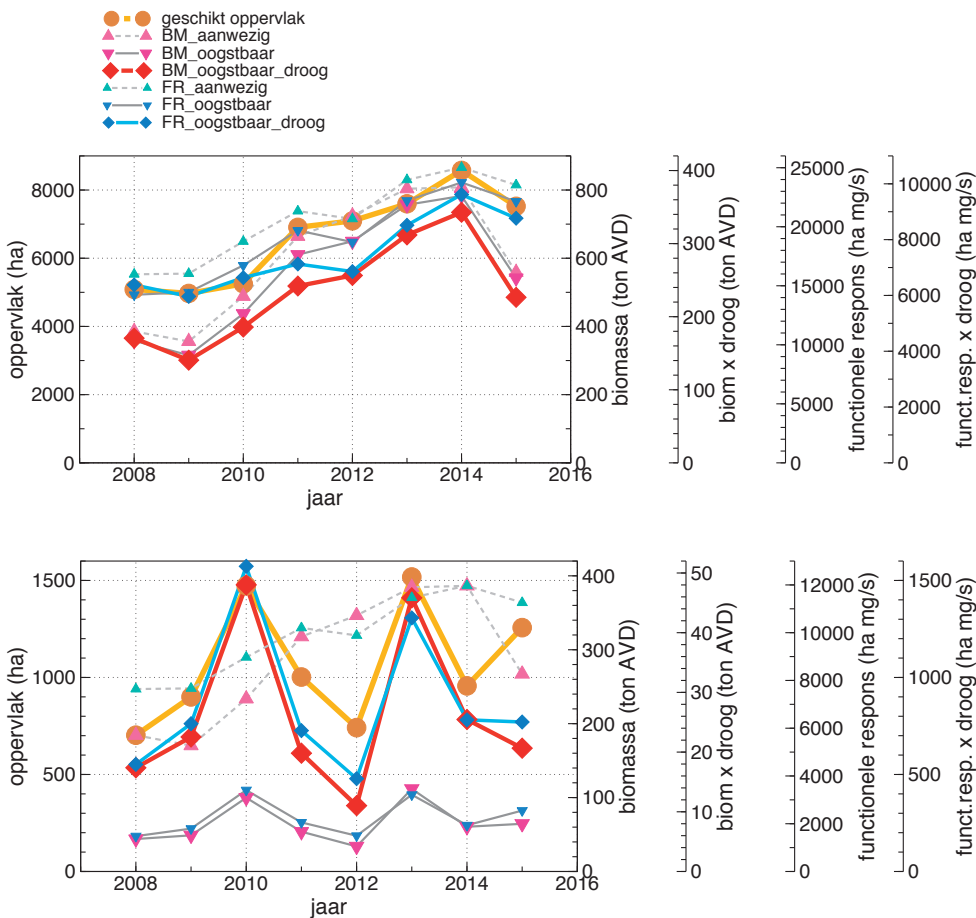
Daarna worden de resultaten van een gevoeligheidsanalyse gepresenteerd en wordt onderzocht wat de belangrijkste bronnen van variatie zijn in de proxy waarden.

Voor elke soort zijn proxy plots berekend voor lange en korte prooilijst en voor de twee kritieke periodes; in totaal vier plots dus. In de vorige rapportage zijn al die plots ook daadwerkelijk gepresenteerd (Ens *et al.* 2015b). Zoals ook al opgemerkt in de vorige rapportage verschilden de plots voor de lange en de korte prooilijst in de meeste gevallen maar weinig. Daarom worden de proxy plots voor de lange prooilijst in deze rapportage alleen getoond als er sprake is van opvallende verschillen met de korte prooilijst. Dit is het geval als de bijdrage van aanvullende voedselbronnen niet verwaarloosd kan worden. Dankzij de dieetgrafieken (zie hoofdstuk 5.3.2) kan dit nu eenvoudig worden vastgesteld.

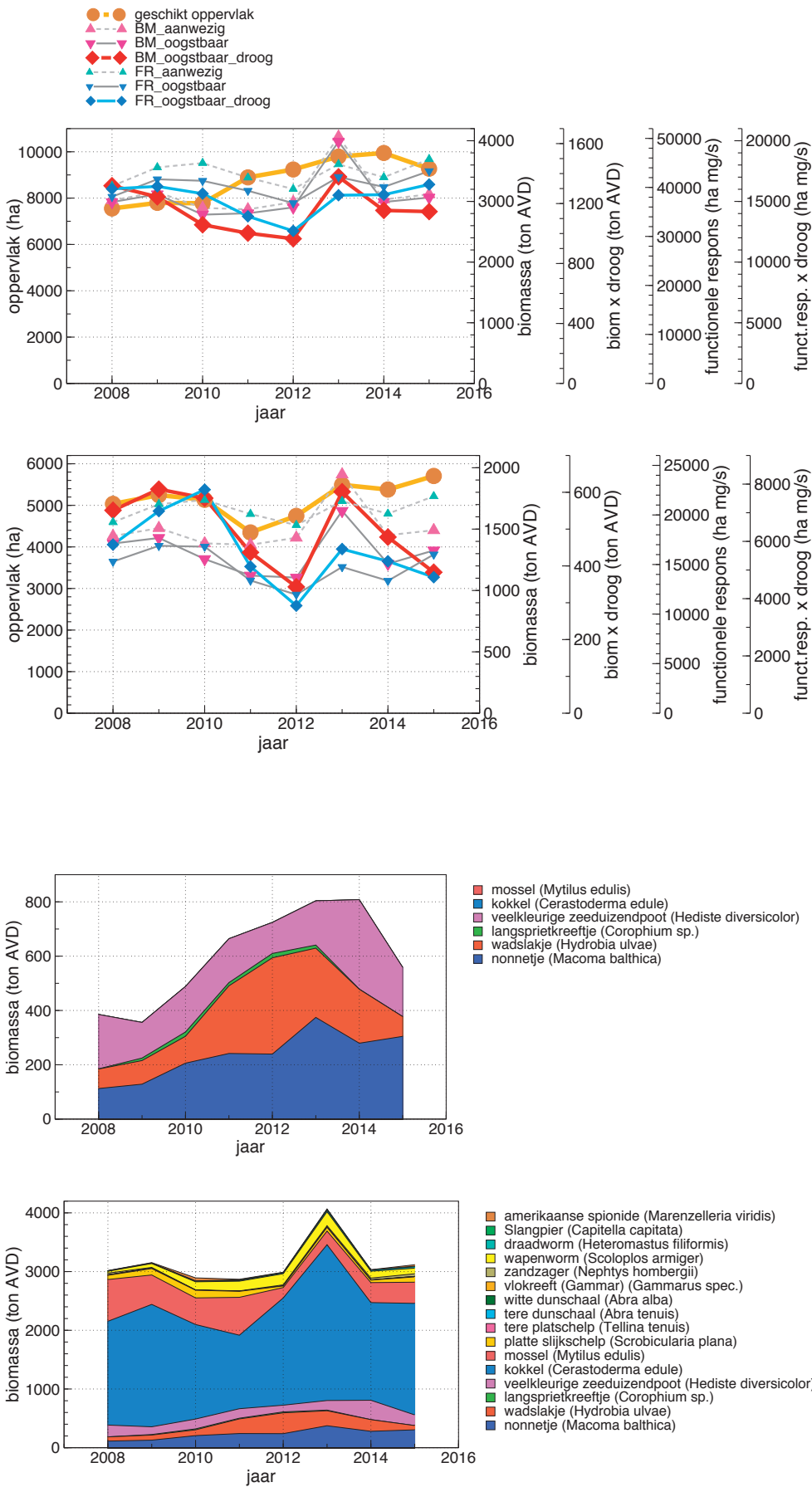
### 6.1 Verloop verschillende proxies per soort

#### 6.1.1 Bergeend

Bij de Bergeend is er sprake van een groot verschil tussen de proxies op basis van de korte prooilijst en op basis van de lange prooilijst en ook tussen de nazomer en de winter (Figuur 6.1, Figuur 6.2). Een verklaring voor het eerste is dat de Kokkel en Mossel geen stapelvoedsel vormen, maar wel regelmatig gegeten worden. De aanwezige biomassa van deze prooidieren overtreft in alle jaren verre de aanwezige biomassa van het stapelvoedsel en is daarmee bepalend voor het verloop van de proxies op basis van de lange prooilijst (Figuur 6.3). Het verschil in verloop van de meeste proxies tussen nazomer en winter heeft te maken met de berekende verschillen in oogstbaarheid van het voedsel; er zijn niet zulke sterke verschillen als alleen naar de proxies op basis van aanwezige biomassa gekeken wordt (Figuur 6.1, Figuur 6.2).



Figuur 6.1. Verloop van de proxy plots voor de Bergeend over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooilijst voor de nazomer (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp x droog (ha mg/s).



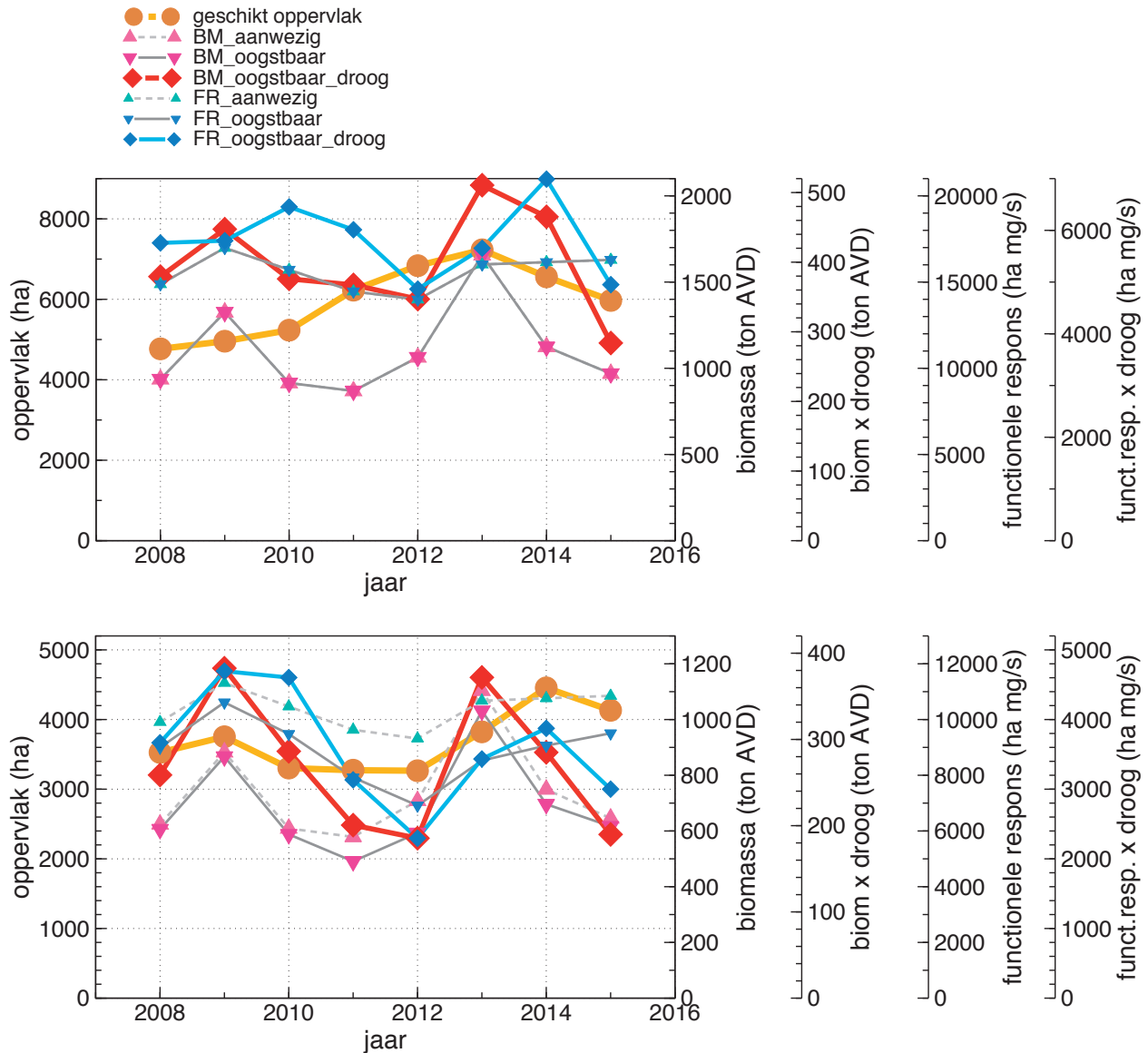
Figuur 6.2. Verloop van de proxy plots voor de Bergeend over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de lange prooilijst voor de nazomer (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlakt moet op de linker Y-as oppervlakt (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp x droog (ha mg/s).

Figuur 6.3. Verloop in het berekend dieet in de nazomer op basis van aanwezige biomassa prooidieren (proxy BM\_aanw) voor de Bergeend op basis van de korte prooilijst (boven) en de lange prooilijst (onder).

### 6.1.2 Pijlstaart

Bij de Pijlstaart vertonen veel proxies ongeveer hetzelfde verloop met een piek rond 2009 en 2013, en lagere waarden in andere jaren (Figuur 6.4). Dit is het geval voor zowel de herfst als de winter. Er

is variatie in het verloop tussen de proxies en op het oog lijkt de oppervlakte proxy het sterkste te verschillen van de andere proxies. In de herfst is er alleen een piek in 2013 en in de winter in 2014.

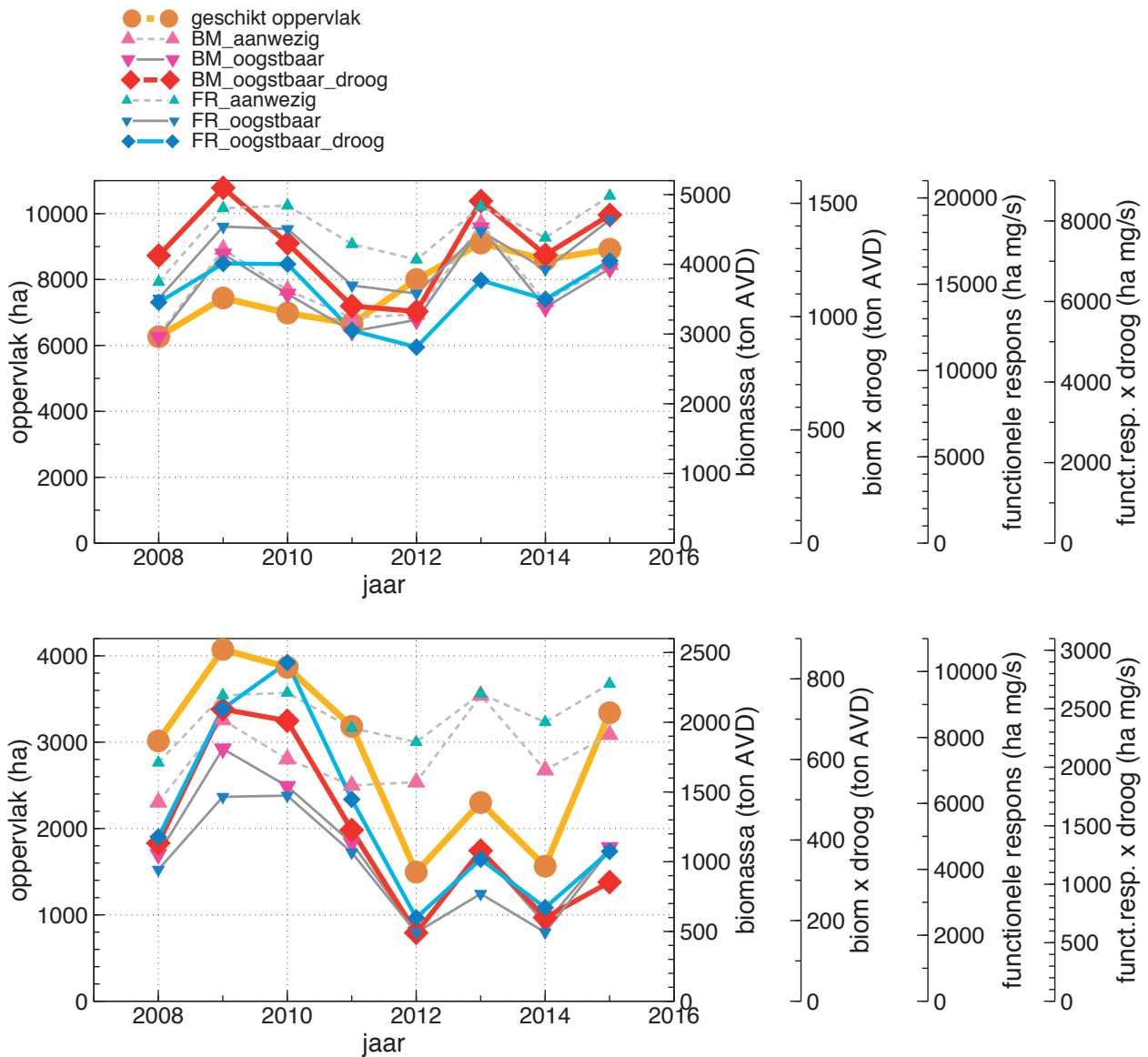


Figuur 6.4. Verloop van de proxy plots voor de Pijlstaart over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooilijs voor de herfst (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlakte moet op de linker Y-as oppervlakte (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp. x droog (ha mg/s).

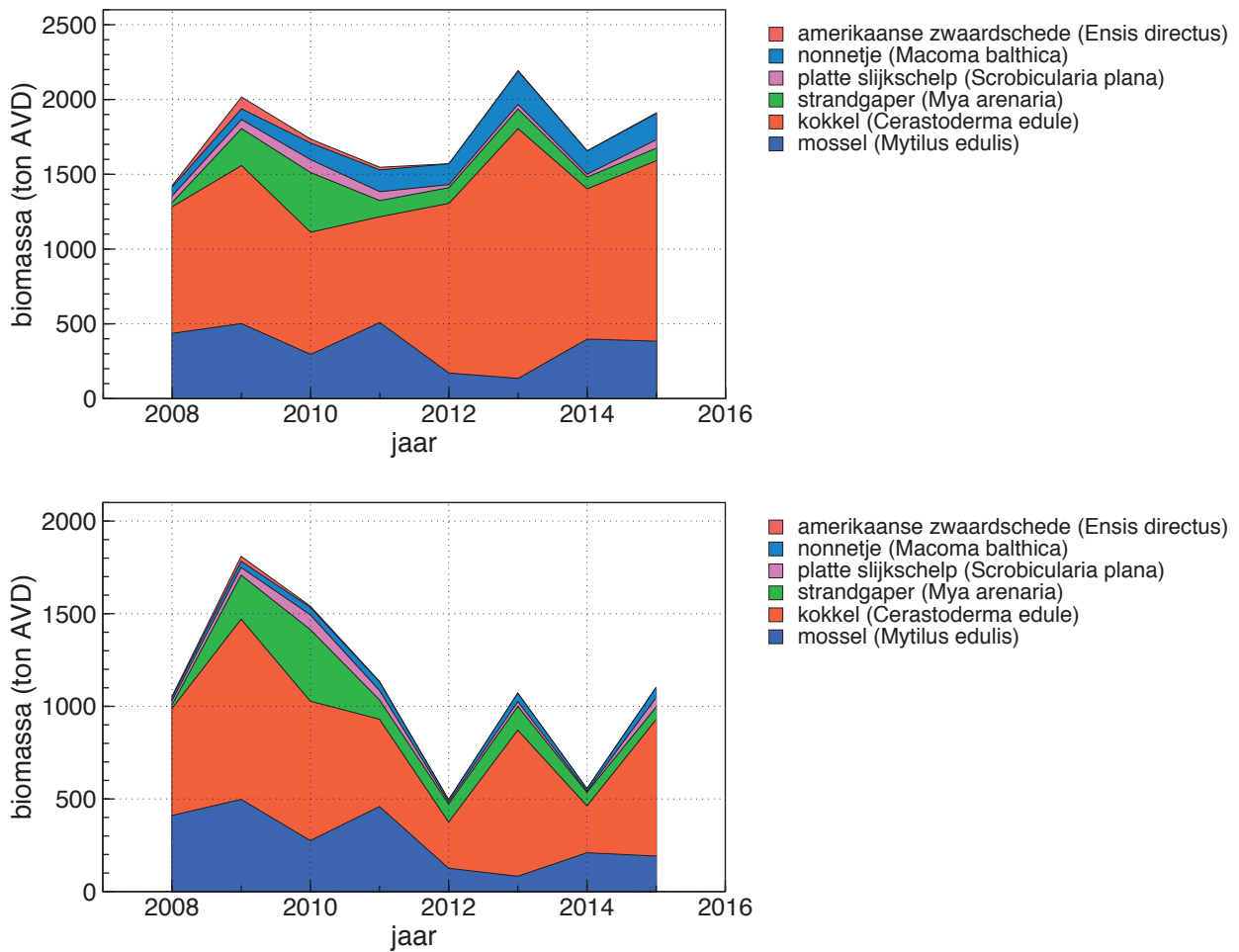
### 6.1.3 Scholekster

In de nazomer vertonen veel proxies eenzelfde verloop met hoge waarden in de jaren 2009-2010 en 2013-2015 (Figuur 6.5 boven). Alleen de oppervlakte proxy verschilt duidelijk, met alleen hoge waarden in 2013-2015. In de winter zijn het juist de proxies gebaseerd op het aanwezige prooibestand waar het

verloop afwijkt van de overige proxies (Figuur 6.5 onder). In de jaren 2012-2015 ligt er 's winters een aanzienlijk bestand schelpdieren (voornamelijk Kokkels), maar de oogstbaarheid van die Kokkels wordt als laag ingeschat (Figuur 6.6).



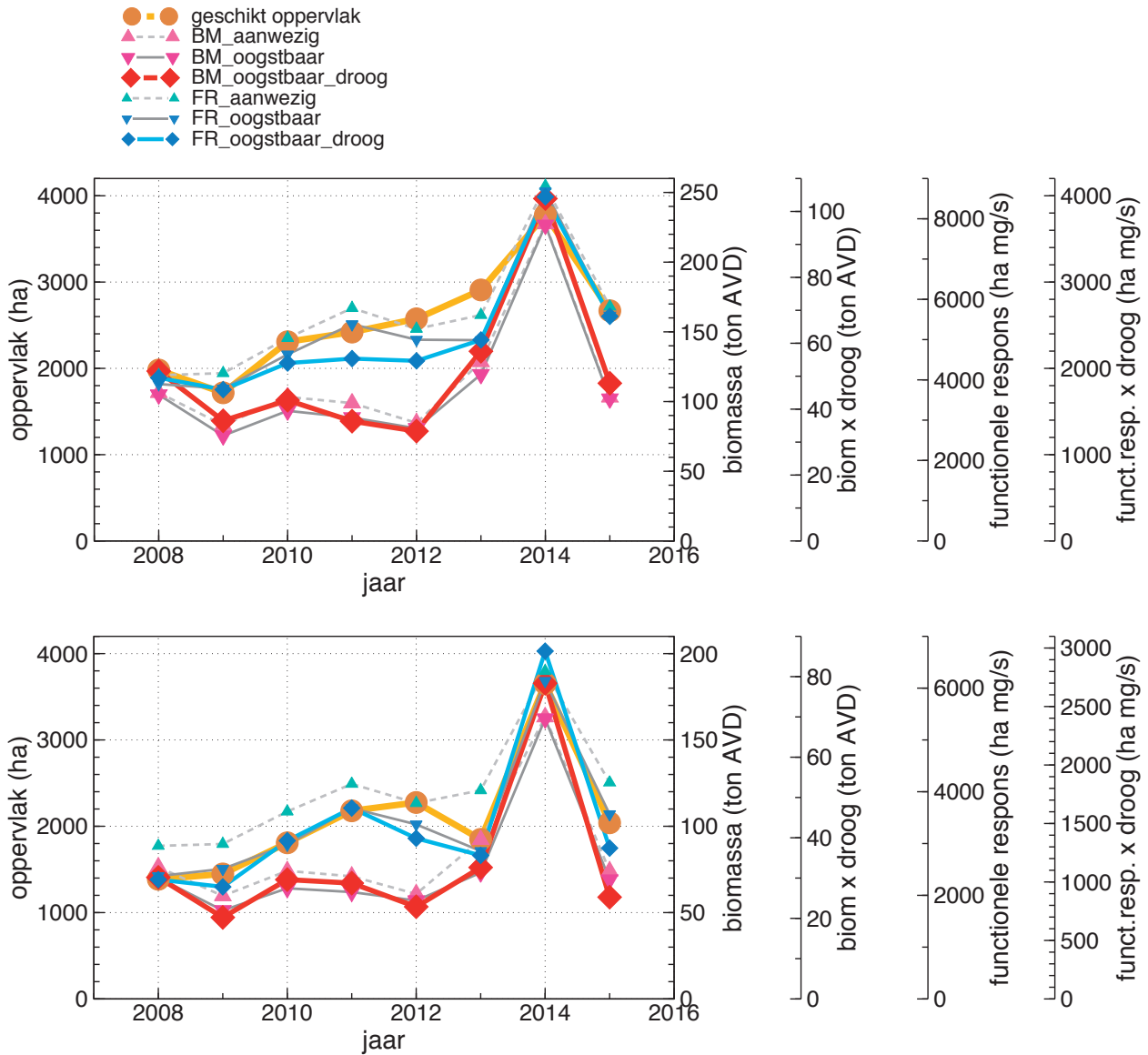
Figuur 6.5. Verloop van de proxy plots voor de Scholekster over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooilijs voor de nazomer (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp x droog (ha mg/s).



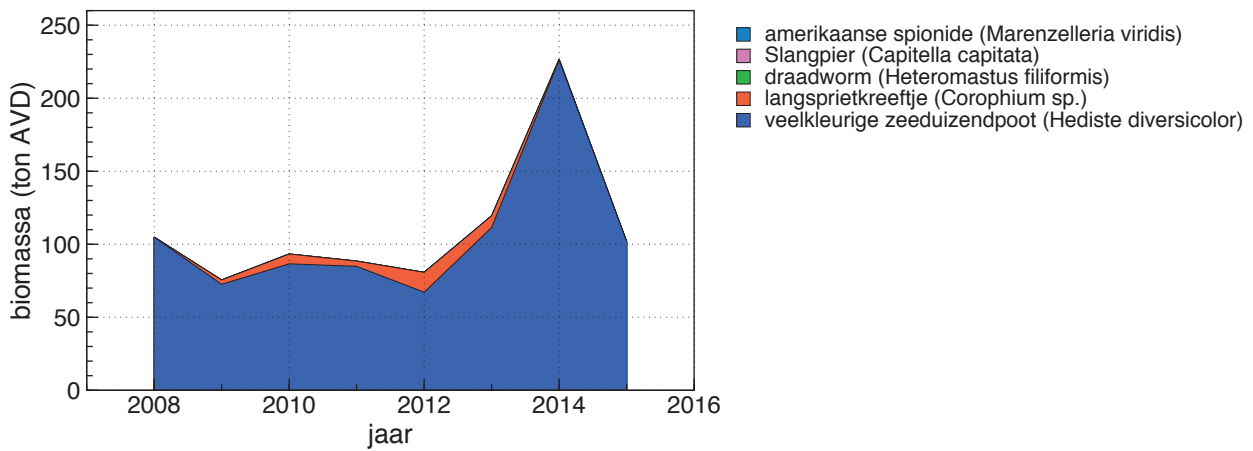
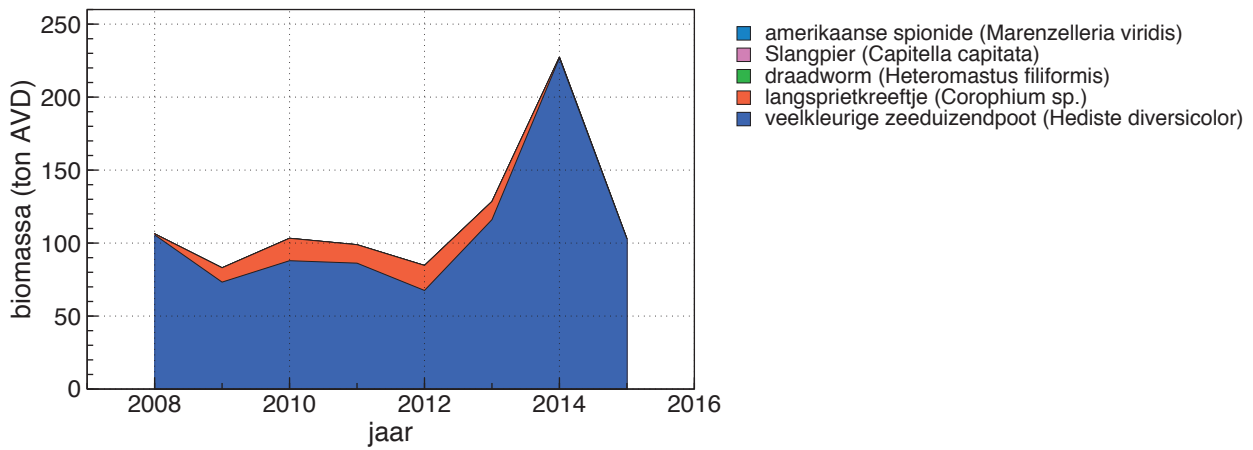
Figuur 6.6. Verloop in het dieet van de Scholekster in de winter, berekend op basis van (boven) aanwezige biomassa prooidieren (proxy *BM\_aanw*) en (onder) de oogstbare biomassa prooidieren (proxy *BM\_oogst*) voor de korte prooijst.

### 6.1.4 Kluut

Bij de Kluut vertonen alle proxies een enorme piek in het jaar 2014, zowel in de nazomer als in het najaar (Figuur 6.7). De piek is het gevolg van een extreem hoog aanbod aan Veelkleurige Zeeduizendpoten in dat jaar (Figuur 6.8). De oogstbaarheid van die Zeeduizendpoten is zeer hoog en tussen jaren zijn weinig verschillen in de droogvaltijd, zodat het patroon van de verschillende proxies weinig verschilt.



Figuur 6.7. Verloop van de proxy plots voor de Kluut over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooilijs voor de nazomer (boven) en het najaar (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp x droog (ha mg/s).

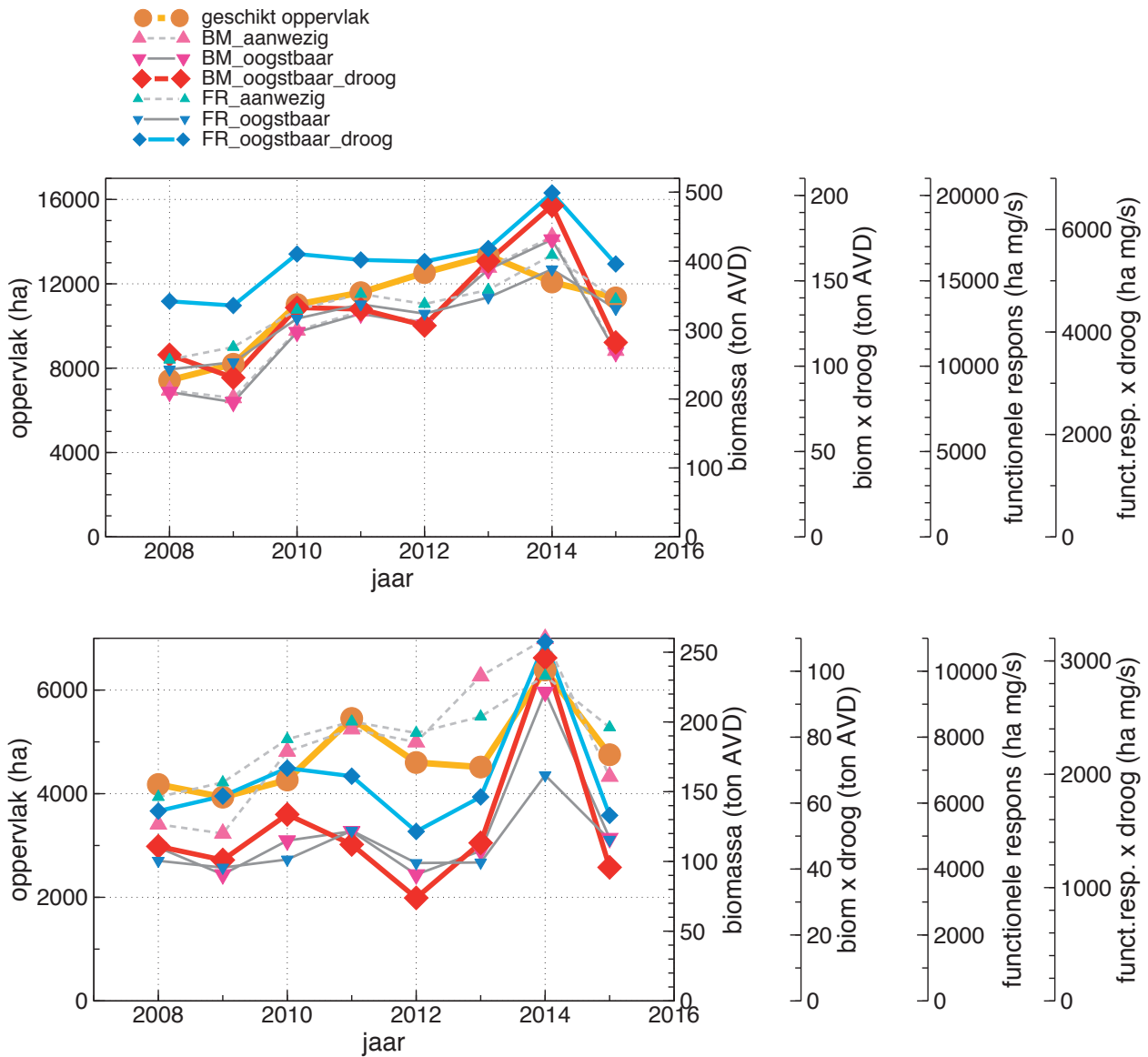


Figuur 6.8. Verloop in het dieet van de Kluut in het najaar, berekend op basis van (boven) aanwezige biomassa prooidieren (proxy BM\_aanw) en (onder) de oogstbare biomassa prooidieren (proxy BM\_oogst).

### 6.1.5 Zilverplevier

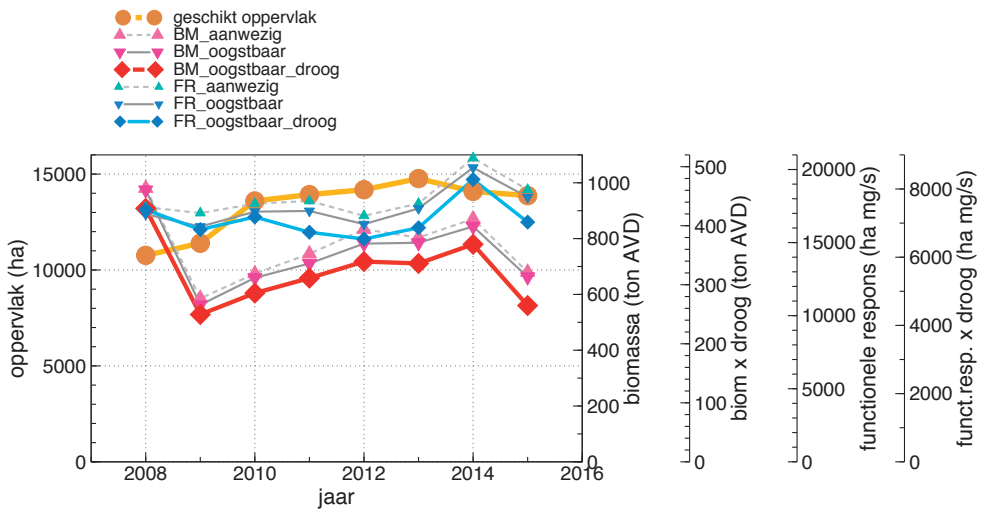
Bij de Zilverplevier vertonen veel proxies net als bij de Kluut een hoge piek in 2014 (Figuur 6.9, Figuur 6.10). Net als bij de Kluut is dit ook het gevolg van het hoge aanbod aan Veelkleurige Zeeduizendpoten in 2014 (Figuur 6.11). Echter, de piek is veel duidelijker in de proxy plots gebaseerd op de korte prooiïjst (Figuur 6.9) in vergelijking met de proxy plots gebaseerd op de lange prooiïjst (Figuur 6.10). Dat

komt omdat de prooien die niet tot het stapelvoedsel behoren, zoals het Wadslakje en de Schelpkokerworm, in sommige jaren toch een behoorlijke biomassa vertegenwoordigen (Figuur 6.11). In de winter proxies op basis van de lange prooiïjst is sprake van een aanzienlijke biomassa Schelpkokerwormen in 2008 en Wadslakjes in 2012.

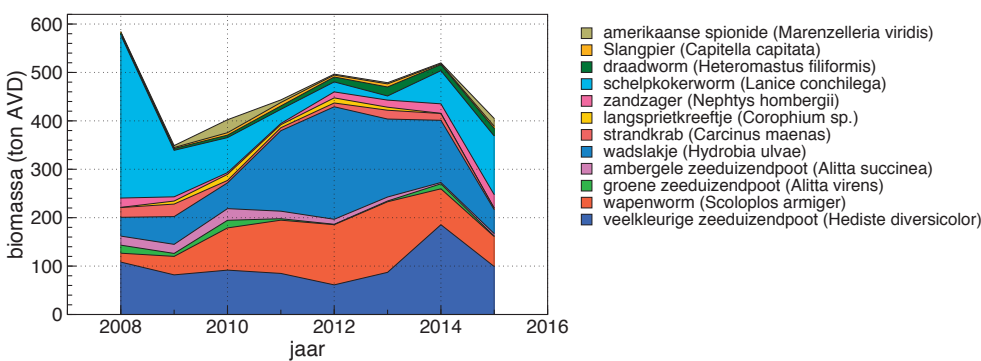
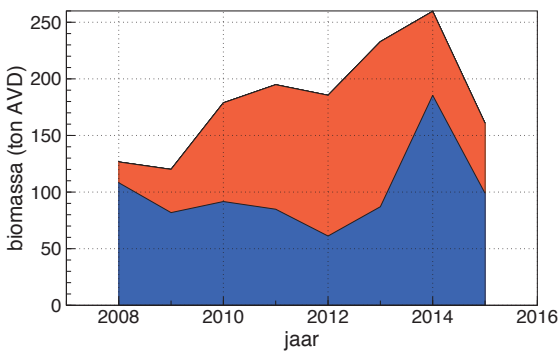
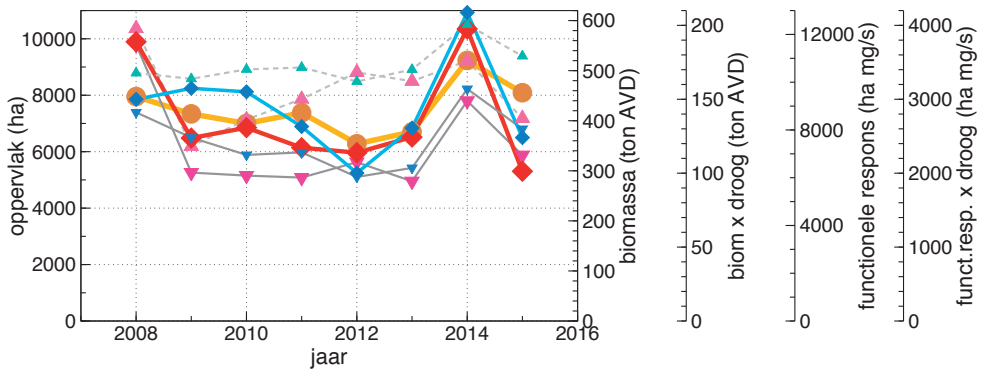


Figuur 6.9. Verloop van de proxy plots voor de Zilverplevier over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooiïjst voor het voorjaar (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp. x droog (ha mg/s).





Figuur 6.10. Verloop van de proxy plots voor de Zilverplevier over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de lange prooijlijst voor het voorjaar (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp. x droog (ha mg/s).

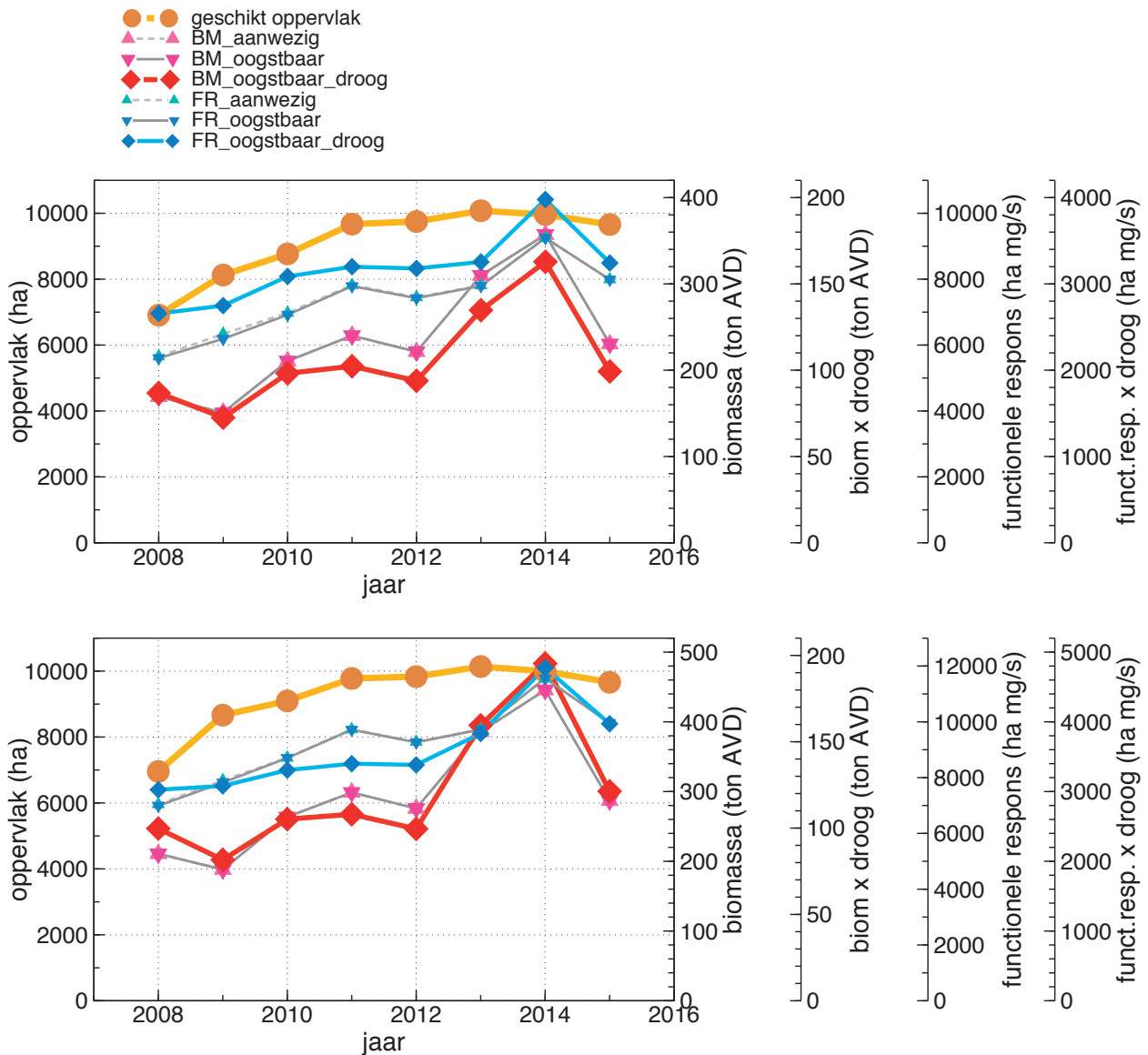


Figuur 6.11. Verloop in het berekend dieet in de winter op basis van aanwezige biomassa prooidieren (proxy BM\_aanw) voor de Zilverplevier op basis van de korte prooijlijst (boven) en de lange prooijlijst (onder).

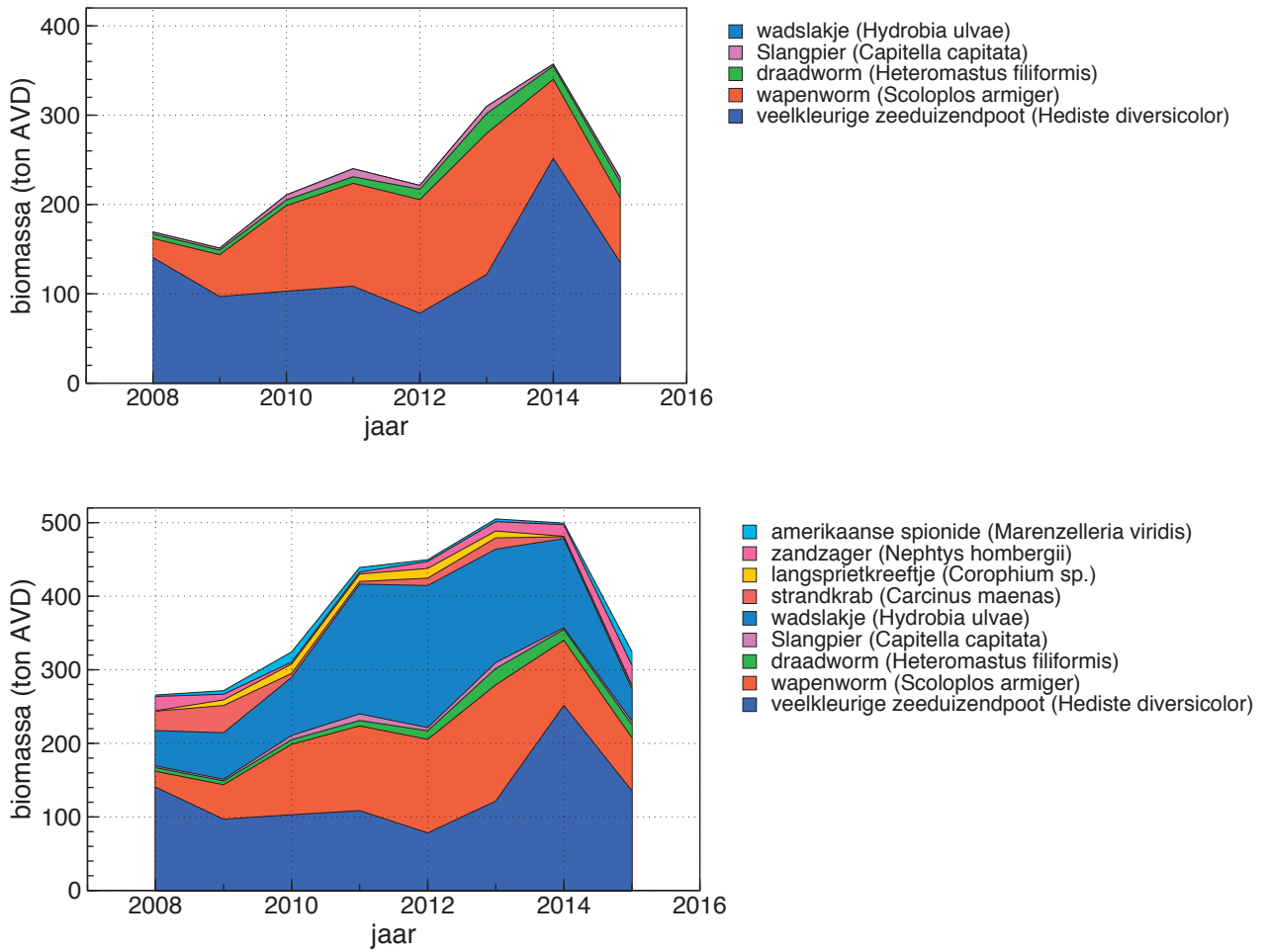
### 6.1.6 Bontbekplevier

Net als bij eerdere wormeneters vertonen de verschillende proxies bij de Bontbekplevier vaak een piek in 2014 (Figuur 6.12). Er is weinig verschil tussen de proxies voor voorjaar en najaar, maar in beide gevallen wijkt het verloop van de proxy gebaseerd op geschikt habitat het sterkste af van de andere proxies. Het beeld verschilt weinig tussen de proxies gebaseerd op de korte prooilijsst en de lange

prooilijsst, die dan ook niet getoond zijn. Dit ondanks het feit dat net als bij de Bergeend en de Zilverplevier er wel sprake is van een aanzienlijk verschil in dieet (Figuur 6.13). Echter, de belangrijkste extra prooi in het uitgebreide dieet, de Amerikaanse Spionide, heeft niet een totaal ander verloop dan het hoofdmenu van Wapenworm en Veelkleurige Zeeduizendpoot (Figuur 6.13).



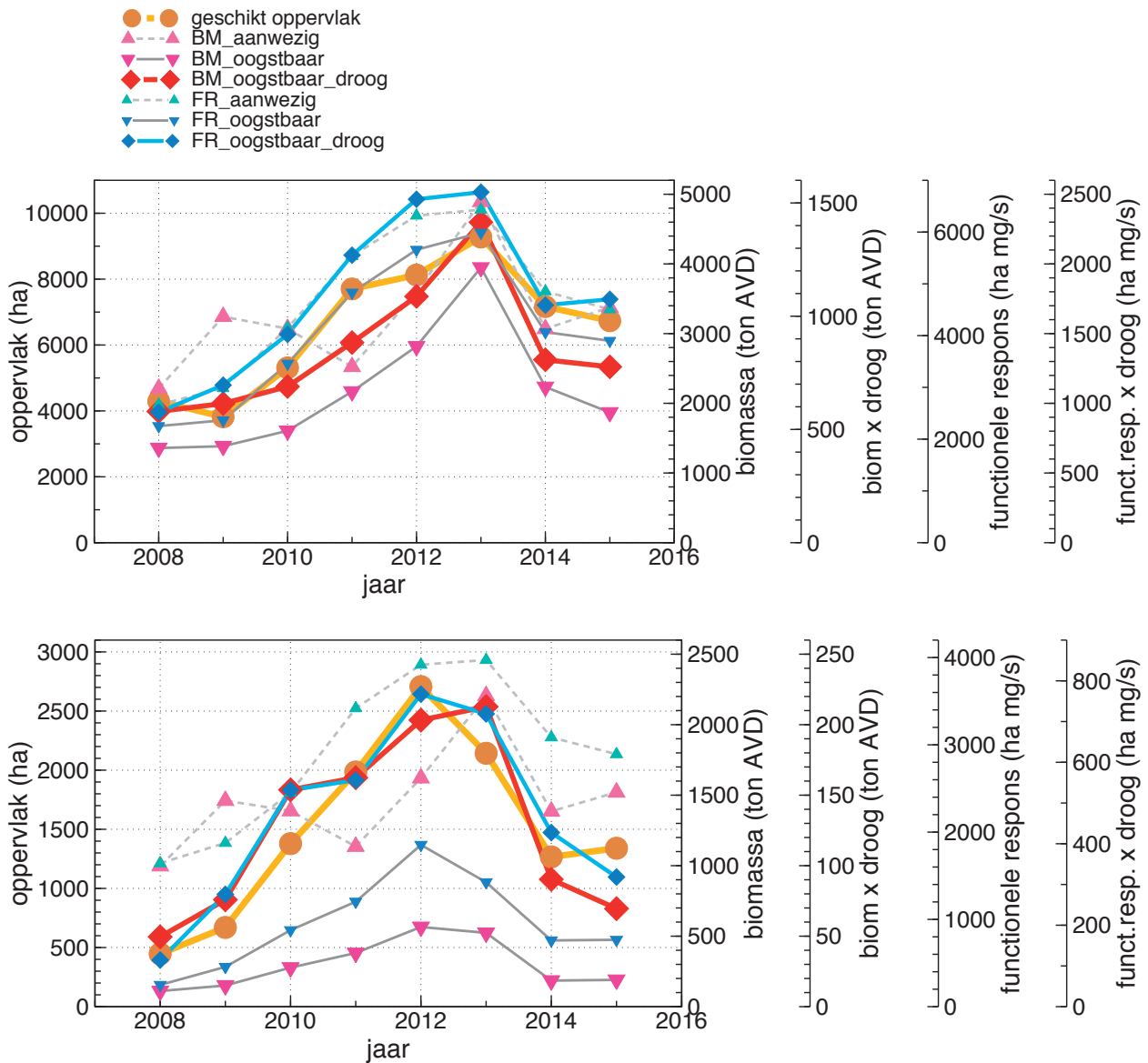
Figuur 6.12. Verloop van de proxy plots voor de Bontbekplevier over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooilijsst voor het voorjaar (boven) en de nazomer (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp. x droog (ha mg/s).



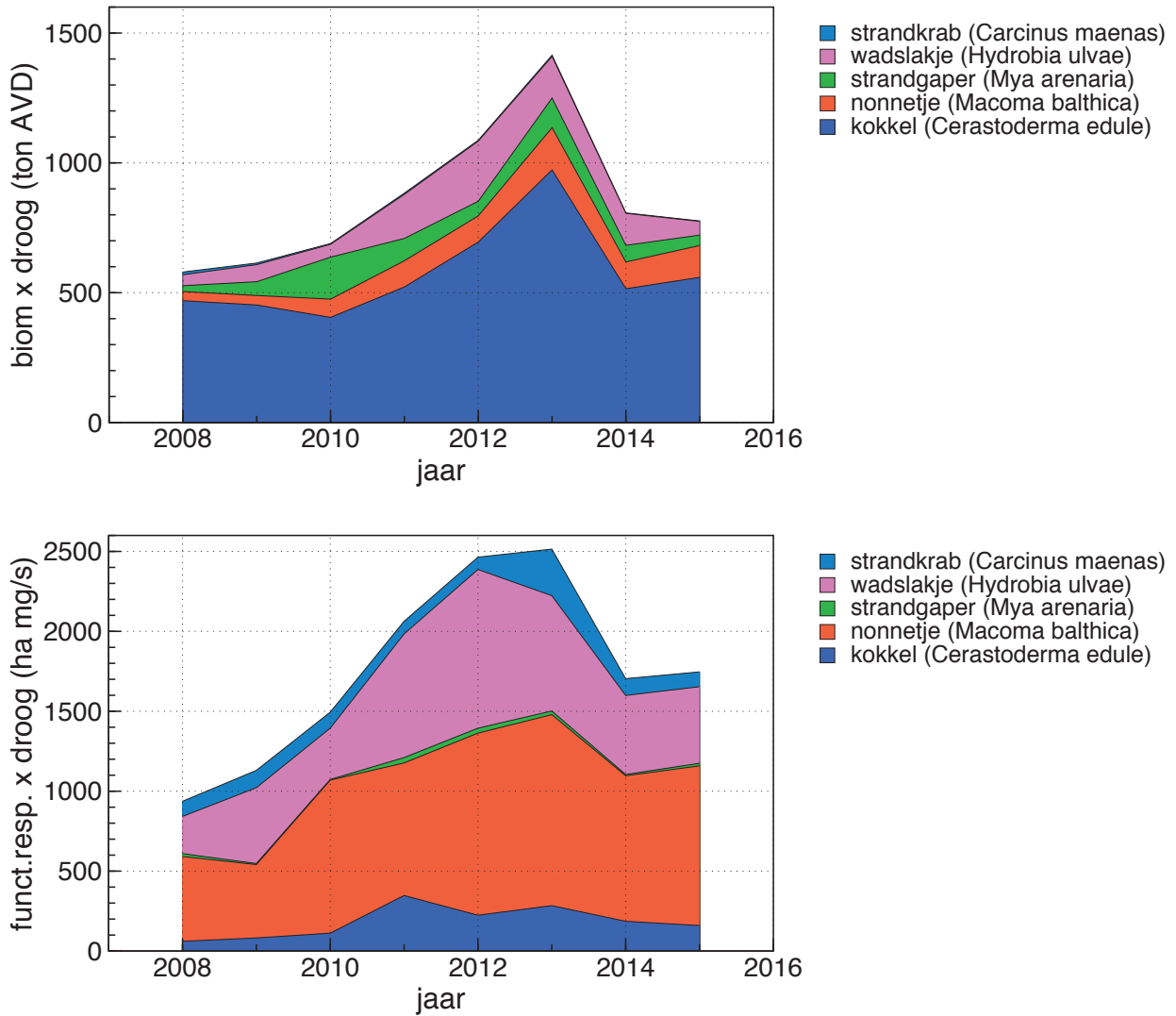
Figuur 6.13. Verloop in het berekend dieet in het voorjaar op basis van aanwezige biomassa prooidieren (proxy BM<sub>aanw</sub>) voor de Bontbekplevier op basis van de korte prooi lijst (boven) en de lange prooi lijst (onder).

### 6.1.7 Kanoet

De proxies voor de Kanoet vertonen veelal een toename vanaf 2008 tot 2012-2013 en daarna een afname (Figuur 6.14). Het berekende dieet wordt gedomineerd door Kokkels met een piek in 2013, als de proxy gebaseerd is op biomassa. Echter, Kokkels spelen nauwelijks een rol als de opnamesnelheid niet alleen wordt gebruikt om te bepalen of habitat wel of niet geschikt is, maar ook meeweegt in de kwaliteit van het habitat (Figuur 6.15).



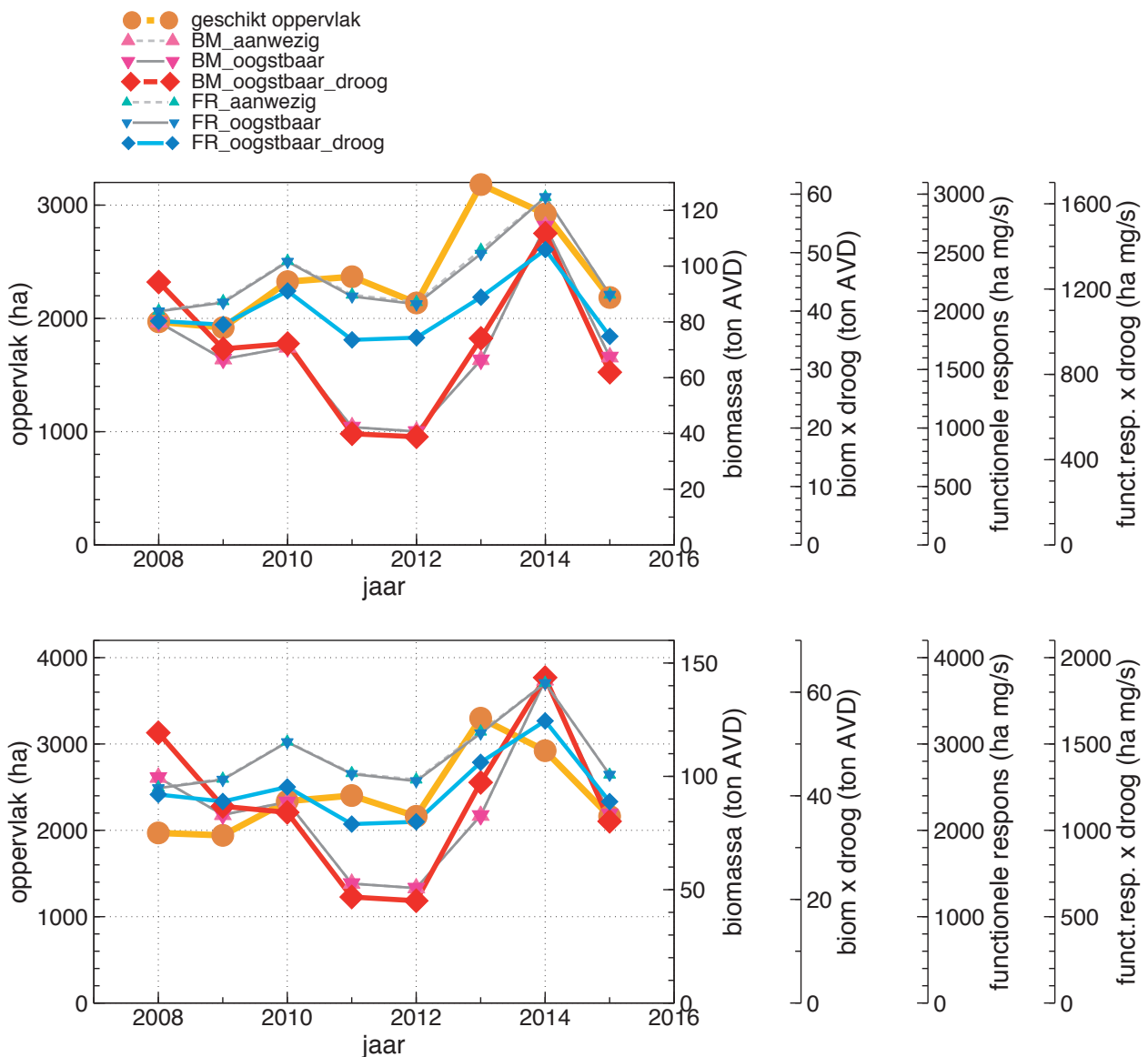
Figuur 6.14. Verloop van de proxy plots voor de Kanoet over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooilijs voor de zomer (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp. x droog (ha mg/s).



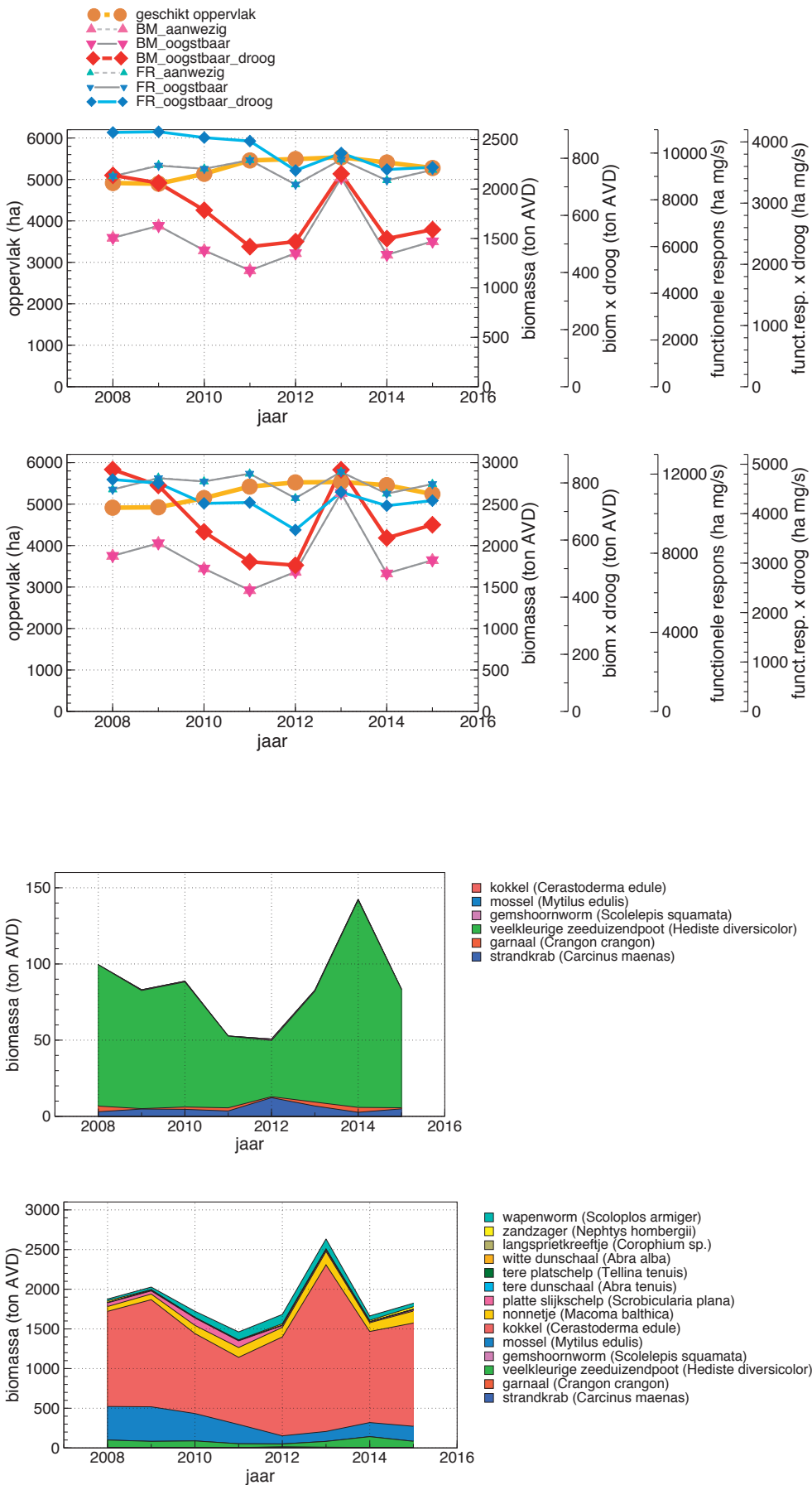
Figuur 6.15. Verloop in het dieet van de Kanoet, berekend op basis van (boven) oogstbare en droogvallende biomassa prooidieren (proxy BM\_oogst\_droog) en (onder) de oogstbare en droogvallende prooidieren gewogen naar opnamesnelheid (proxy FR\_oogst\_droog).

### 6.1.8 Drieteenstrandloper

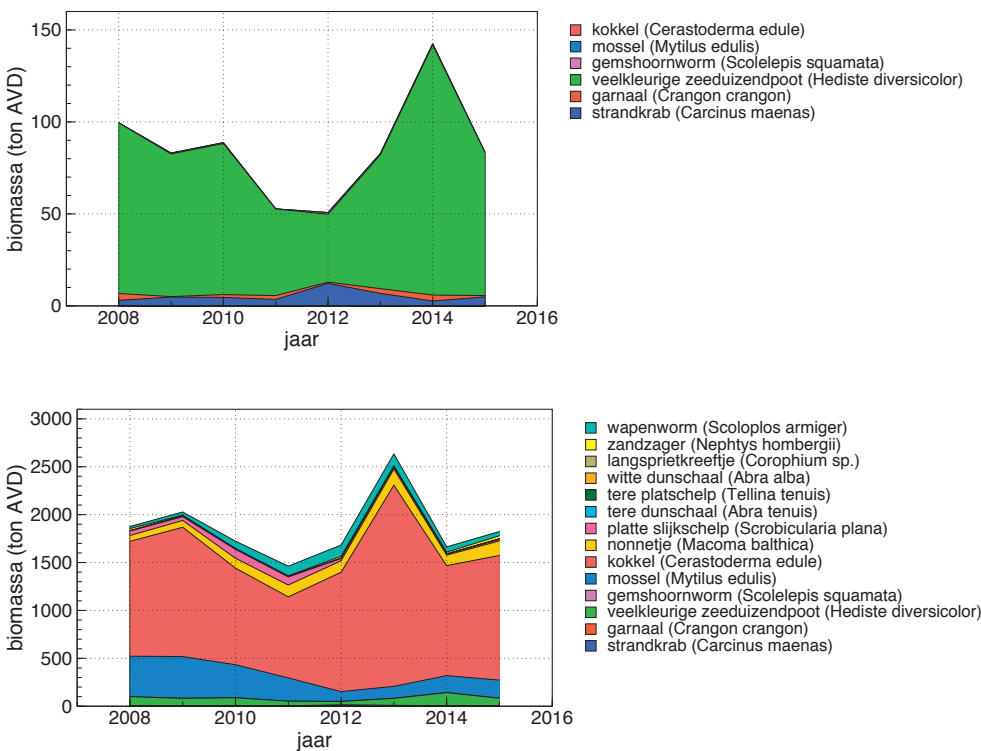
Zowel bij de korte als de lange prooilijst is het verloop van de verschillende proxies berekend voor het voorjaar heel erg gelijk aan het verloop van diezelfde proxies berekend voor de nazomer (Figuur 6.16, Figuur 6.17). Er is wel een enorm verschil bij alle proxies in dieet als wordt uitgegaan van de korte prooilijst of de lange prooilijst (Figuur 6.18). In het eerste geval wordt het berekende dieet gedomineerd door de Veelkleurige Zeeduizendpoot, maar als ook prooien mee worden gerekend die niet tot het stapelvoedsel behoren, dan wordt het berekende dieet gedomineerd door de Kokkel.



Figuur 6.16. Verloop van de proxy plots voor de Drieteenstrandloper over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooilijst voor het voorjaar (boven) en de nazomer (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp x droog (ha mg/s).



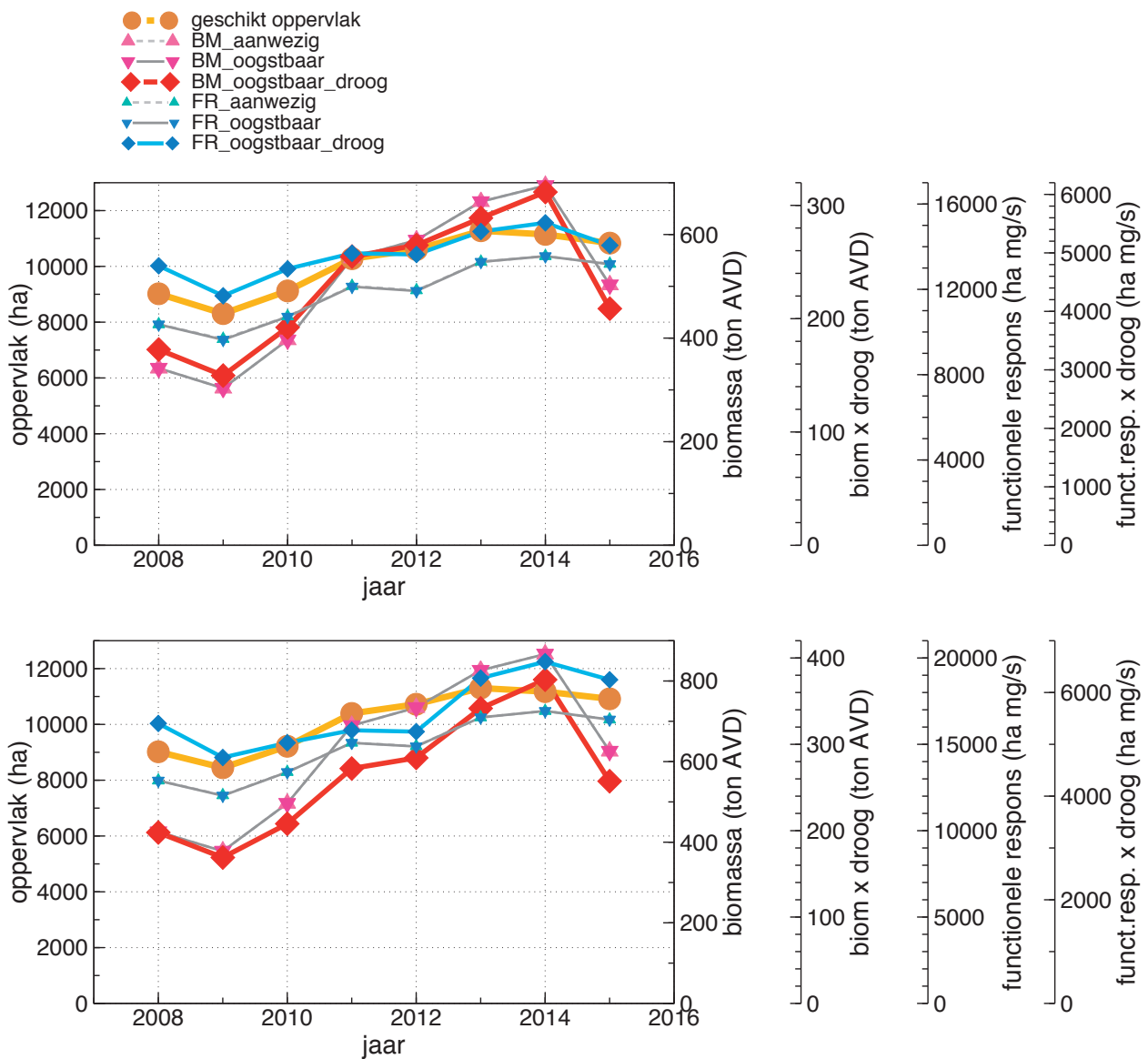
Figuur 6.17. Verloop van de proxy plots voor de Drieteenstrandloper over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de lange prooilijst voor het voorjaar (boven) en de nazomer (onder). De proxy geschikt oppervlakt moet op de linker Y-as oppervlakt (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp x droog (ha mg/s).



Figuur 6.18. Verloop in het berekend dieet op basis van aanwezige biomassa prooidieren (proxy BM\_aanw) voor de Drieteenstrandloper op basis van de korte prooilijst (boven) en de lange prooilijst (onder).

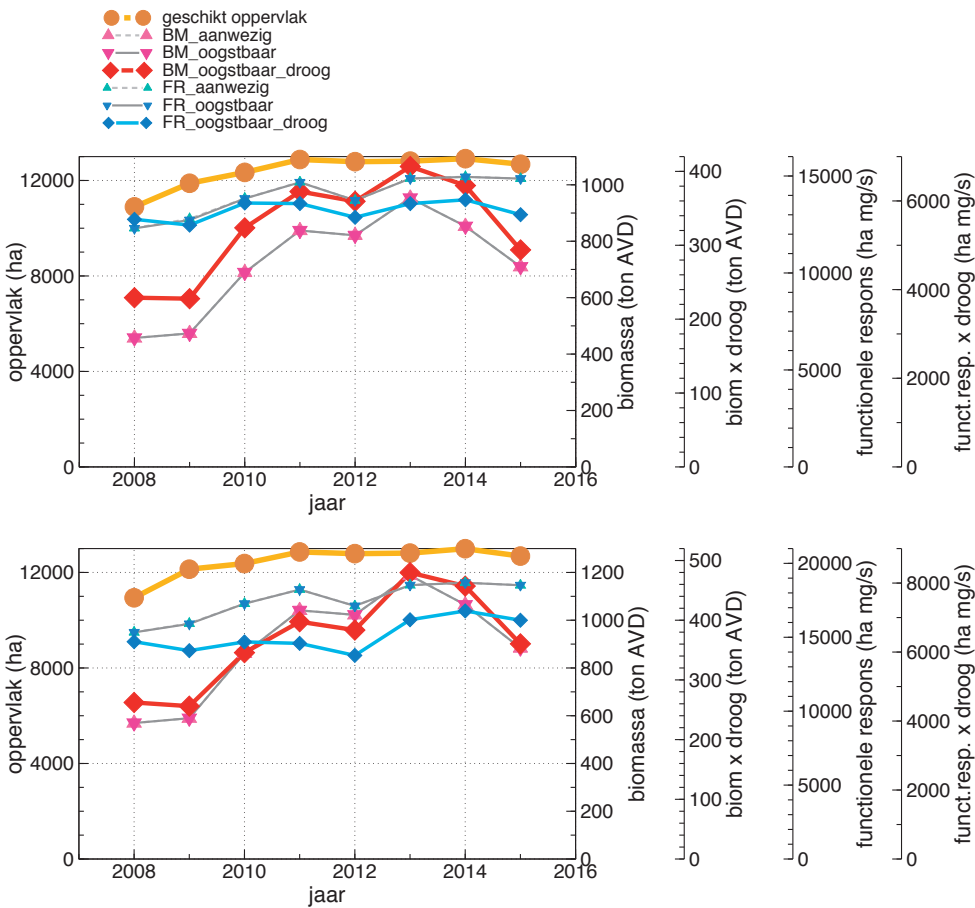
### 6.1.9 Bonte Strandloper

Net als eerder bij de Drieteenstrandloper is het zo dat zowel bij de korte als de lange prooijist het verloop van de verschillende proxies berekend voor het voorjaar heel erg gelijk is aan het verloop van diezelfde proxies berekend voor de nazomer (Figuur 6.19, Figuur 6.20). Er is wel een verschil bij alle proxies in dieet als wordt uitgegaan van de korte prooijist of de lange prooijist (Figuur 6.18). In het eerste geval wordt het berekende dieet gedomineerd door Nonnetje, Wadslakje en Veelkleurige Zeeduizendpoot, maar als ook prooien mee worden gerekend die niet tot het stapelvoedsel behoren, dan leveren ook de Platte Slijkschelp en de Wapenworm een duidelijke bijdrage.

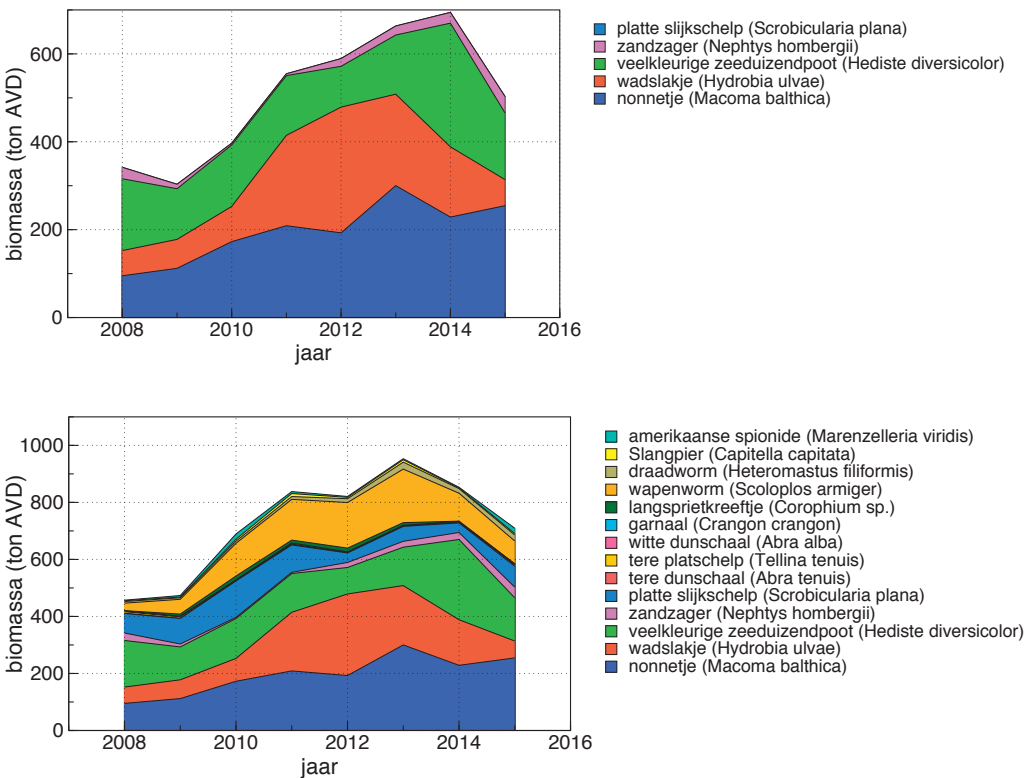


Figuur 6.19. Verloop van de proxy plots voor de Bonte Strandloper over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooijist voor het voorjaar (boven) en de nazomer (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp x droog (ha mg/s).





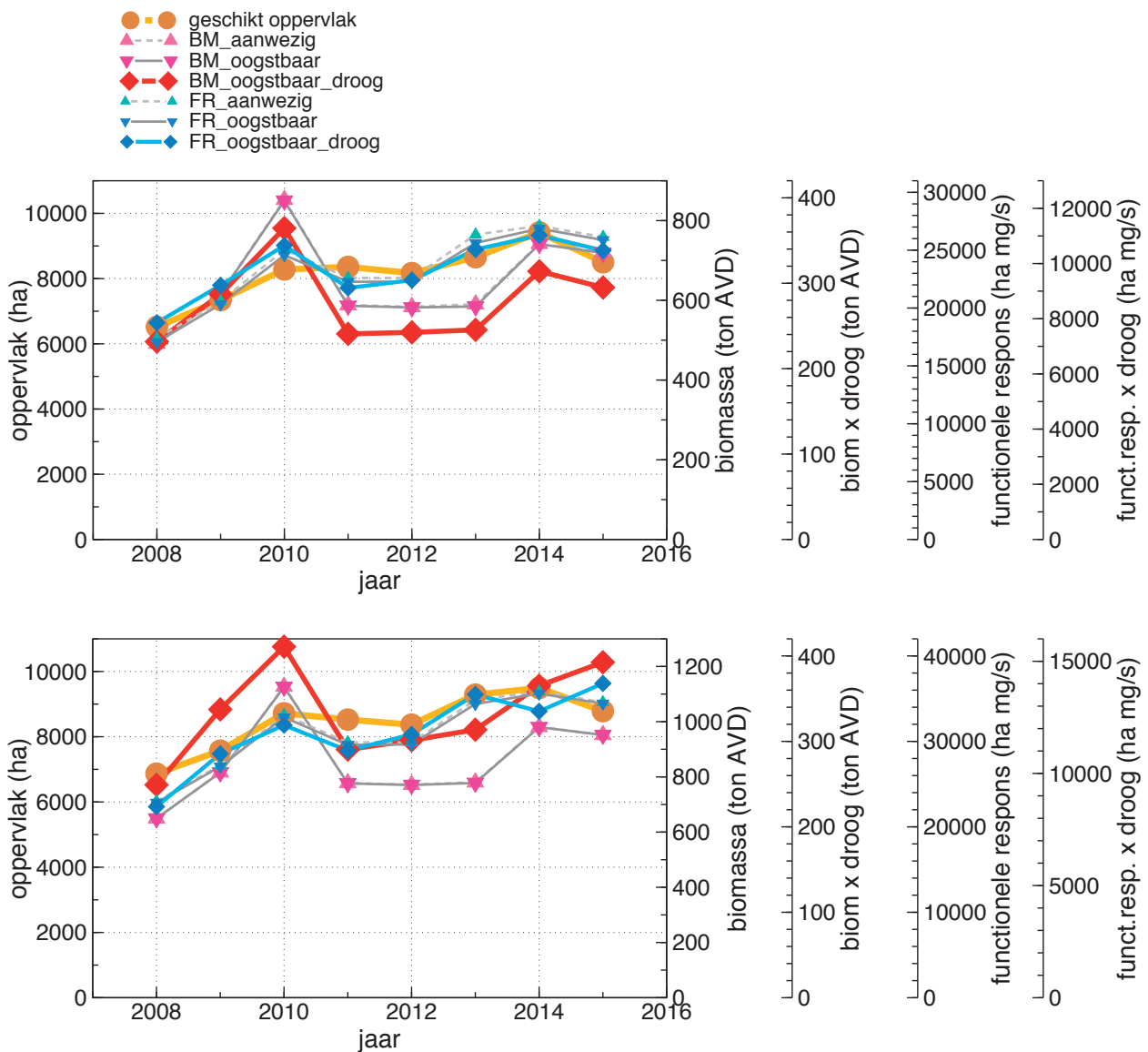
Figuur 6.20. Verloop van de proxy plots voor de Bonte Strandloper over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de lange prooilijst voor het voorjaar (boven) en de nazomer (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp x droog (ha mg/s).



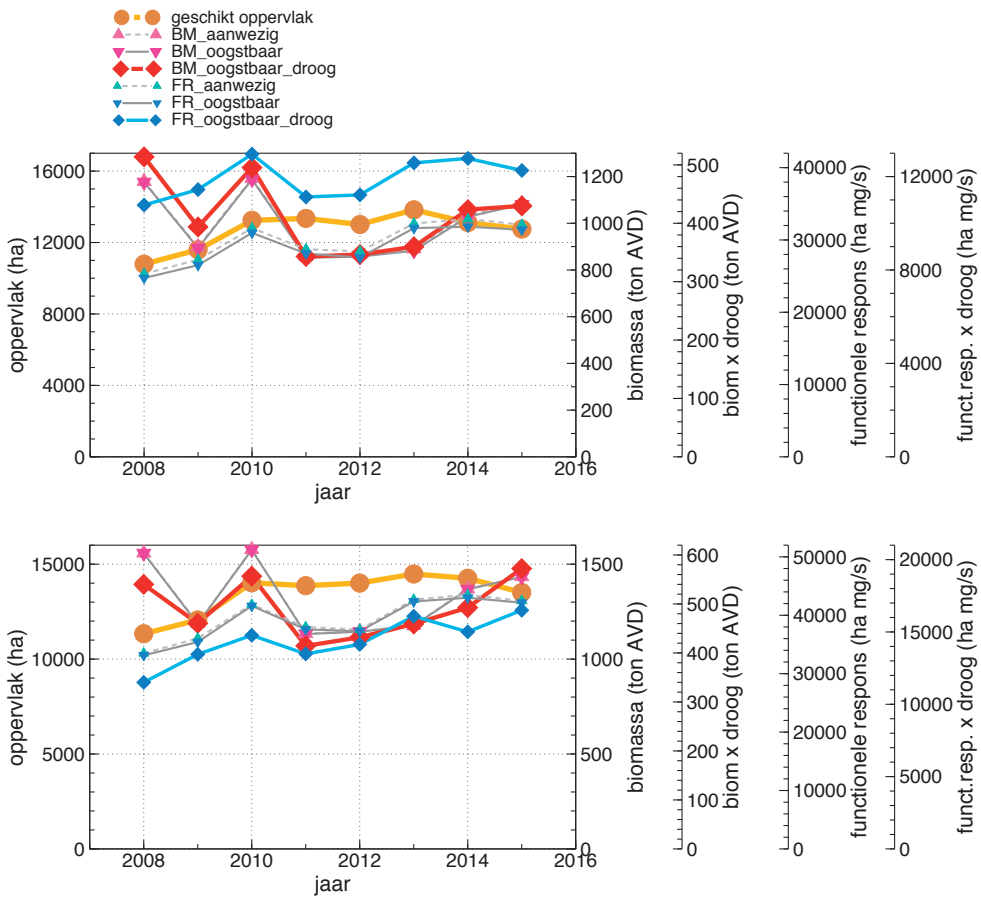
Figuur 6.21. Verloop in het berekend dieet op basis van aanwezige biomassa prooidieren (proxy BM\_aanw) voor de Bonte strandloper op basis van de korte prooilijst (boven) en de lange prooilijst (onder).

### 6.1.10 Rosse Grutto

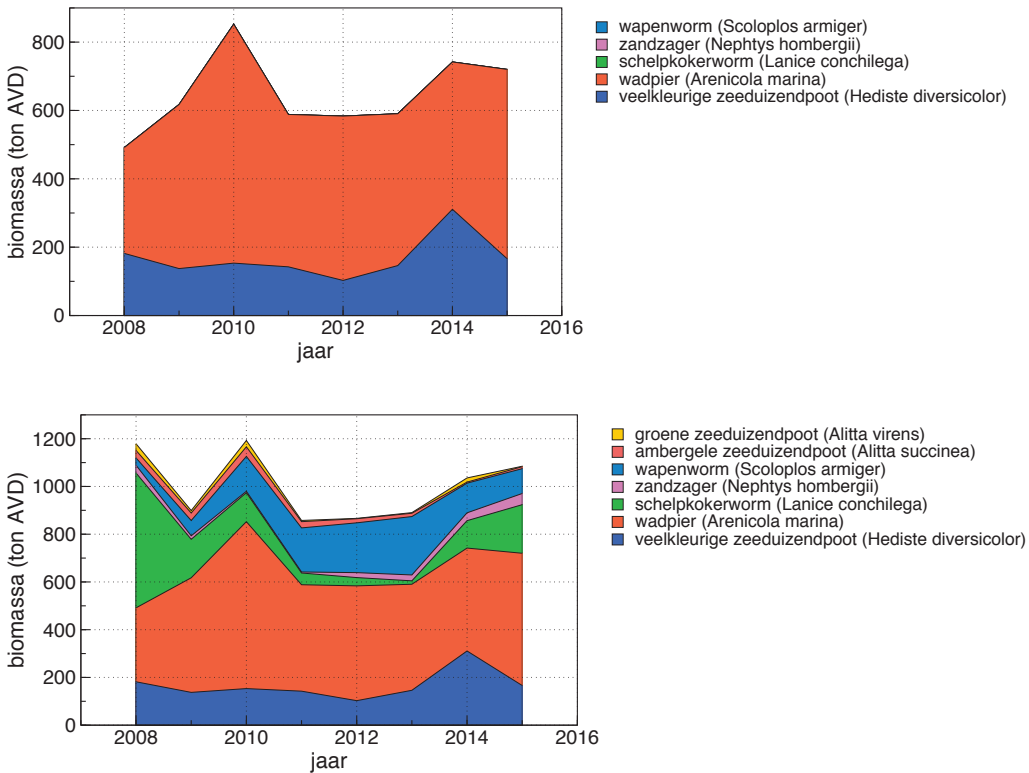
Net als eerder bij de Drieteenstrandloper en de Bonte Strandloper is het zo dat zowel bij de korte als de lange prooijist het verloop van de verschillende proxies berekend voor het voorjaar heel erg gelijk is aan het verloop van diezelfde proxies berekend voor de zomer (Figuur 6.22, Figuur 6.23). Er is wel een verschil bij alle proxies in dieet als wordt uitgegaan van de korte prooijist of de lange prooijist (Figuur 6.18). In het eerste geval wordt het berekende dieet gedomineerd door Wadpier en Veelkleurige Zeeduizendpoot, maar als ook prooien mee worden gerekend die niet tot het stapelvoedsel behoren, dan leveren ook de Schelpkokerworm en de Wapenworm een duidelijke bijdrage.



Figuur 6.22. Verloop van de proxy plots voor de Rosse Grutto over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooijist voor het voorjaar (boven) en de zomer (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct. resp. x droog (ha mg/s).



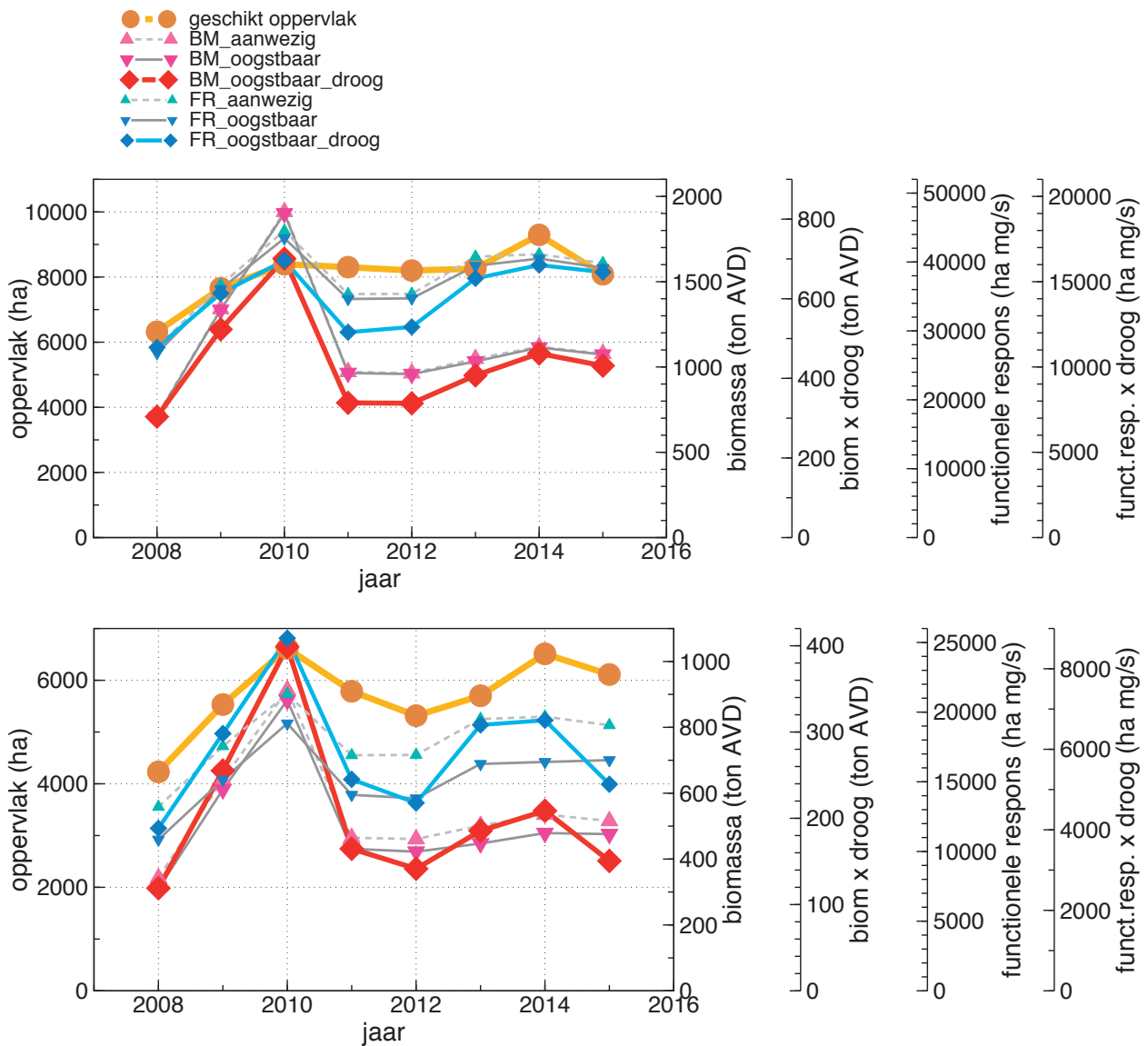
Figuur 6.23. Verloop van de proxy plots voor de Rosse Grutto over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de lange prooilijst voor het voorjaar (boven) en de zomer (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct. resp x droog (ha mg/s).



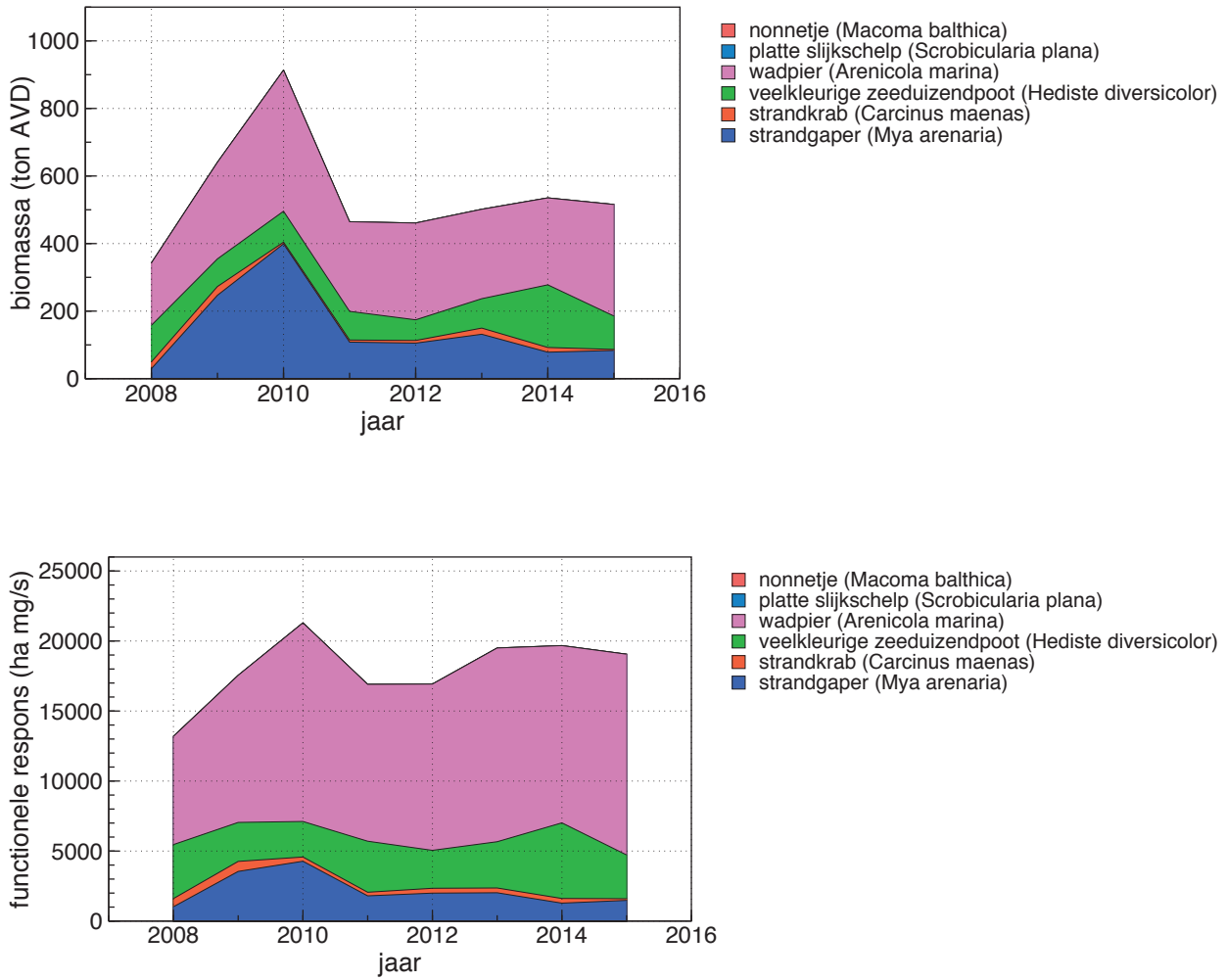
Figuur 6.24. Verloop in het berekend dieet in het voorjaar op basis van aanwezige biomassa prooidieren (proxy BM\_aanw) voor de Rosse Grutto op basis van de korte prooilijst (boven) en de lange prooilijst (onder).

### 6.1.11 Wulp

Het verloop van de verschillende proxies berekend voor de nazomer is heel erg gelijk aan het verloop van diezelfde proxies berekend voor de winter (Figuur 6.25). Vooral bij de proxies gebaseerd op biomassa is er sprake van een opvallende piek in 2010. Dit is een gevolg van de hoge biomassa Strandgapers in dat jaar (Figuur 6.26). De piek is veel minder geprononceerd bij proxies waar de opnamesnelheid in rekening wordt gebracht (Figuur 6.25). Dat komt omdat dan de Wadpieren veel zwaarder gaan wegen en daar is 2010 geen topjaar (Figuur 6.26).



Figuur 6.25. Verloop van de proxy plots voor de Wulp over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooijlijst voor nazomer (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct. resp x droog (ha mg/s).

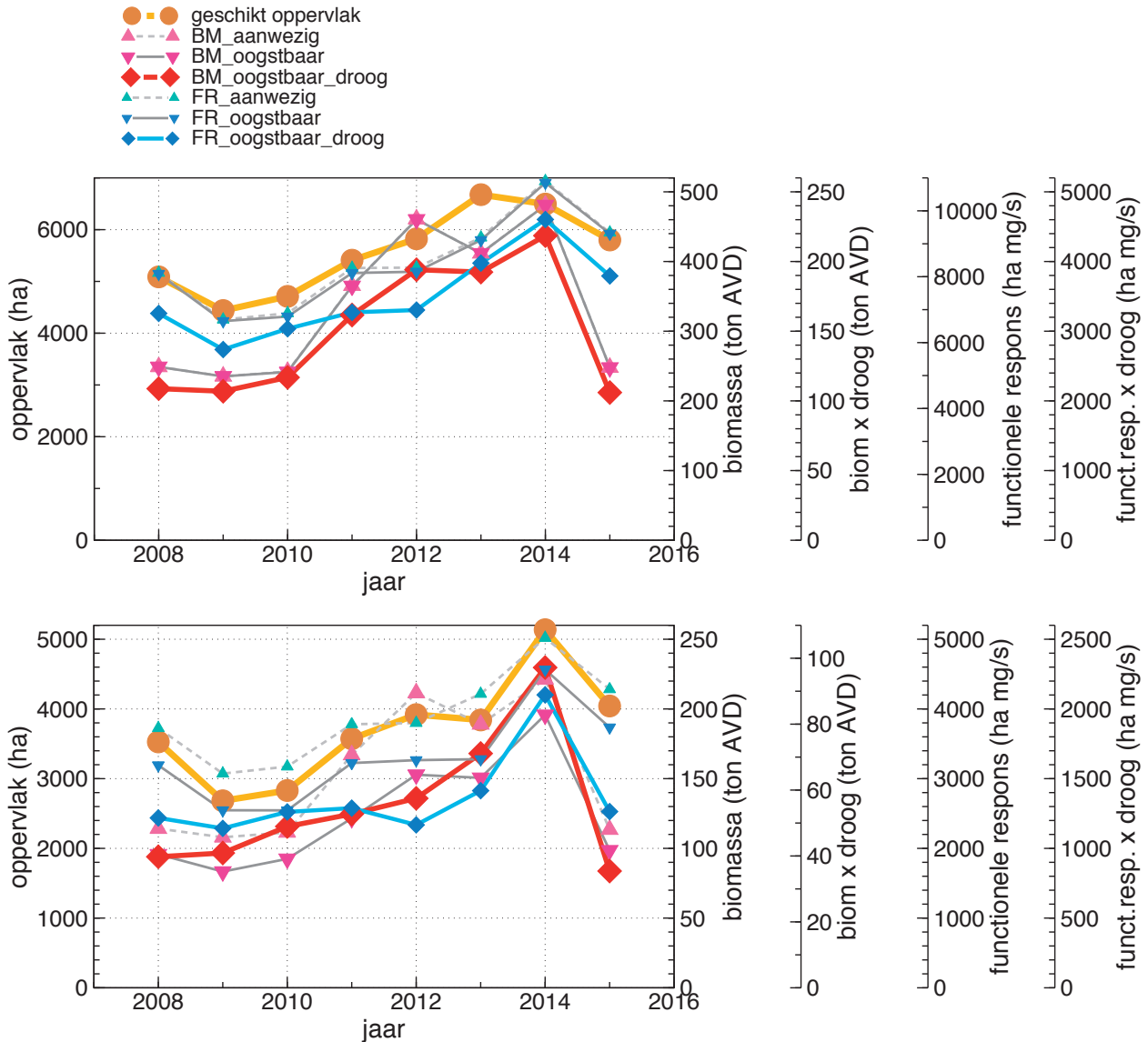


Figuur 6.26. Verloop in het berekend dieet op basis van aanwezige biomassa prooidieren (proxy BM\_aanw) voor de Wulp op basis van de korte prooijlijst in de winter (boven) en op basis van de proxy FR\_aanw (onder).

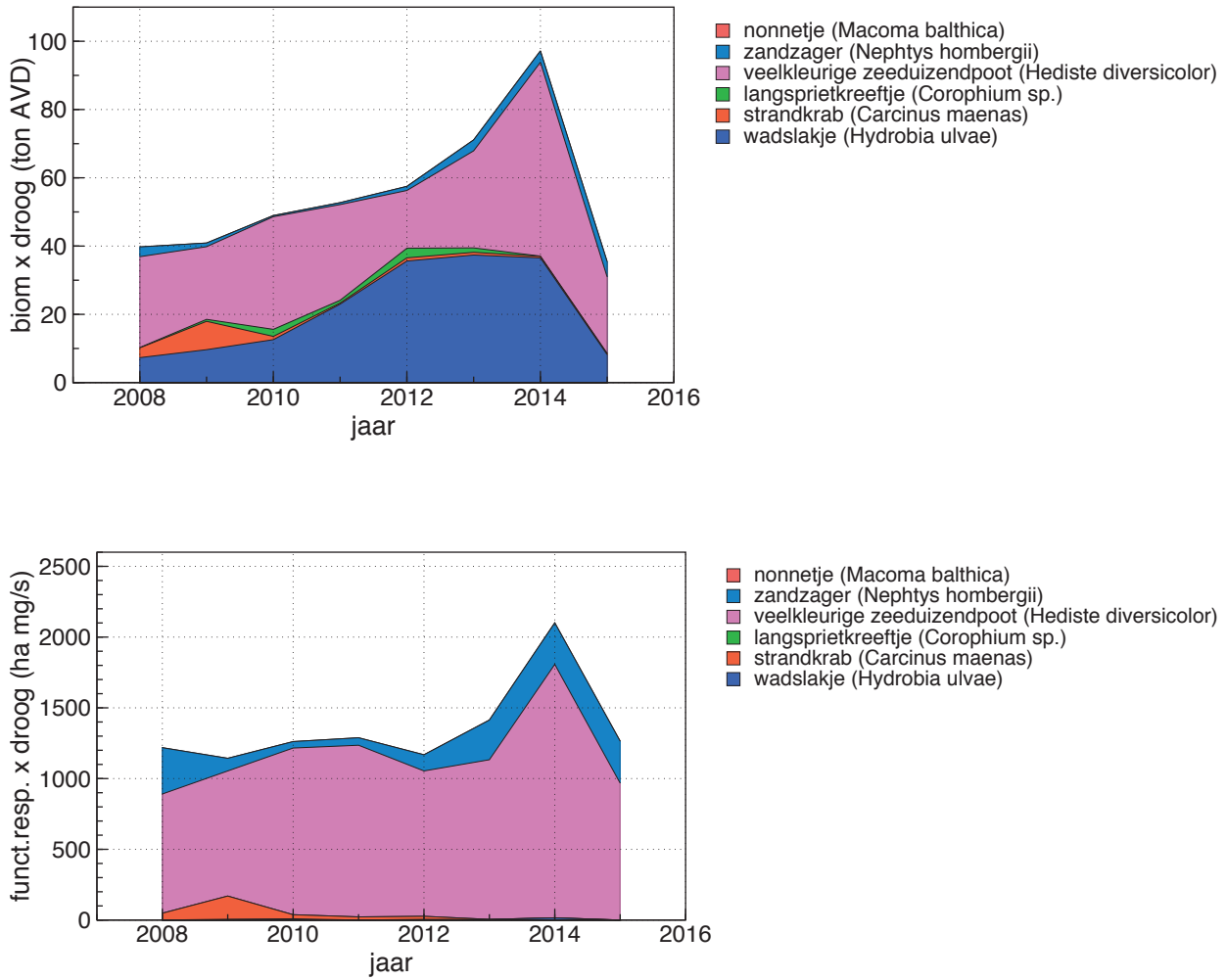
### 6.1.12 Tureluur

Voor de Tureluur lijkt het verloop van de proxies voor de zomer sterk op het verloop voor de proxies berekend voor de winter (Figuur 6.27). Er is een opbouw naar een piek in 2014, gevolgd door een afname. Die piek werd eerder geconstateerd bij Kluut, Zilverplevier en Bontbekplevier en hing daar samen met een belangrijk aandeel Veelkleurige Zeedui-

zendpoten in het dieet. Dat is ook bij de Tureluur het geval (Figuur 6.28). In de biomassa proxies speelt ook het Wadslakje nog een belangrijke rol (Figuur 6.28 boven), maar de bijdrage van deze soort aan het berekende dieet is minimaal als opnamesnelheid in de habitat kwaliteit wordt meegewogen (Figuur 6.28 onder).



Figuur 6.27. Verloop van de proxy plots voor de Tureluur over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooilijs voor de zomer (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp. x droog (ha mg/s).

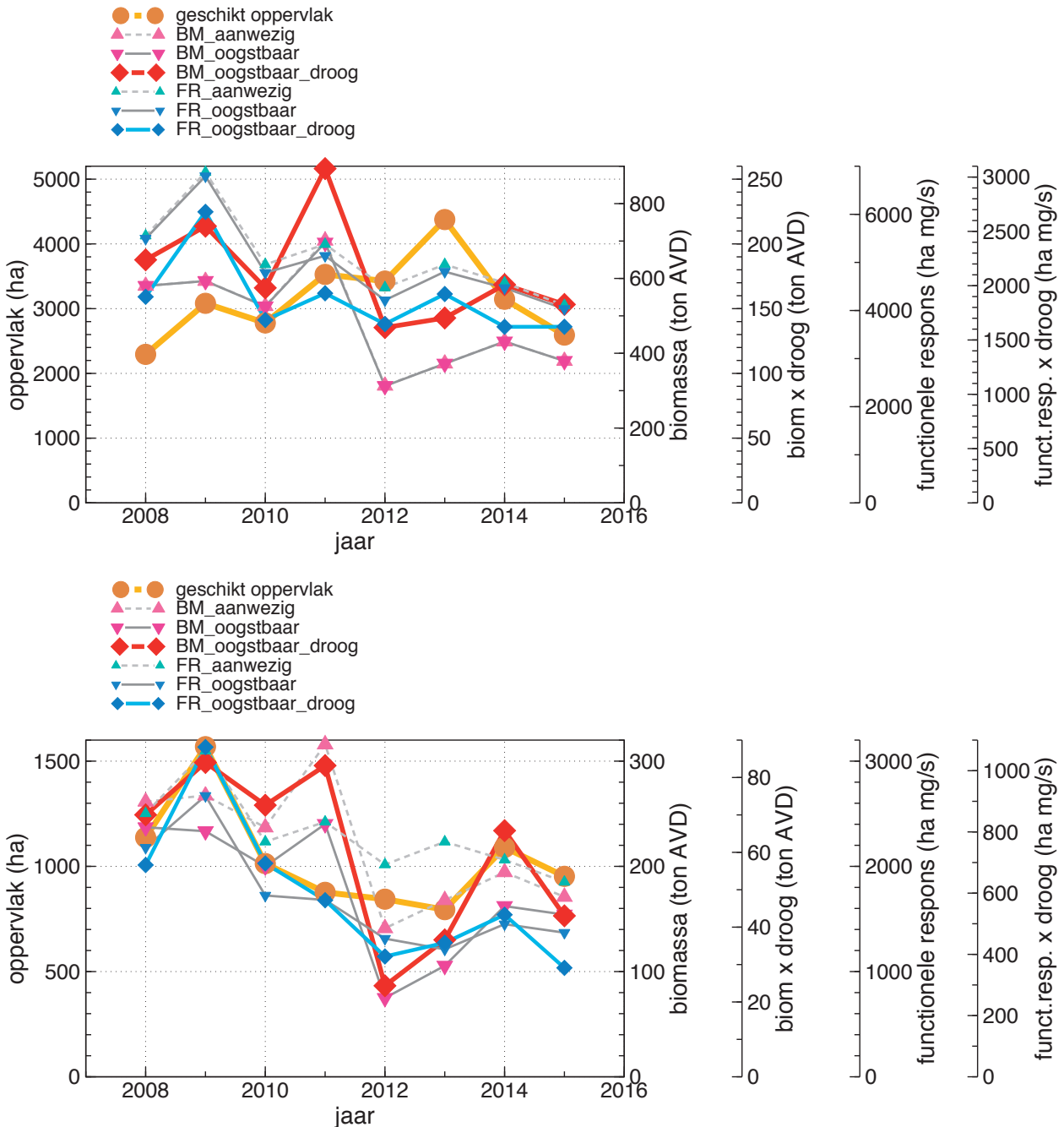


Figuur 6.28. Verloop in het dieet van de Tureluur in de winter voor de korte prooilijs, berekend op basis van (boven) oogstbare en droogvallende biomassa prooidieren (proxy *BM\_oogst\_droog*) en (onder) de oogstbare en droogvallende prooidieren gewogen naar opnamesnelheid (proxy *FR\_oogst\_droog*).

### 6.1.13 Steenloper

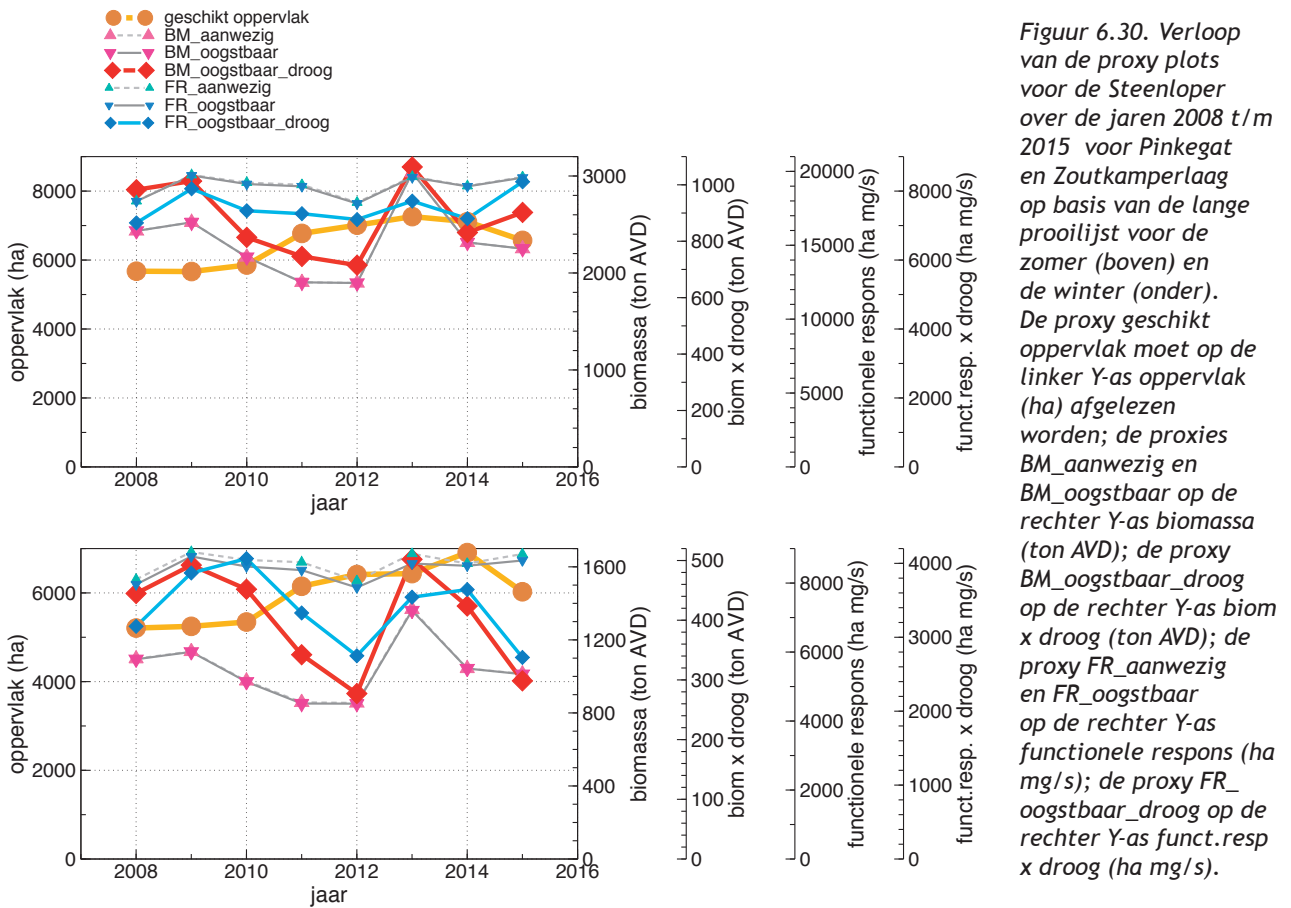
Bij de Steenloper is het zo dat vooral bij de lange prooilijs en in minder mate bij de korte prooilijs er weinig verschil is tussen de proxy berekend voor de zomer en diezelfde proxy berekend voor de winter (Figuur 6.29, Figuur 6.30). In alle gevallen is het verloop van de oppervlakte proxy het sterkst verschillend van het verloop van de andere proxies.

Als alleen naar het stapelvoedsel wordt gekeken, dan bestaat het berekende dieet vooral uit Mossels en in mindere mate uit Wadslakjes (Figuur 6.31 boven), maar als ook prooien worden meegerekend die regelmatig worden gegeten, dan wordt het berekende dieet volledig gedomineerd door Kokkels (Figuur 6.31 onder).

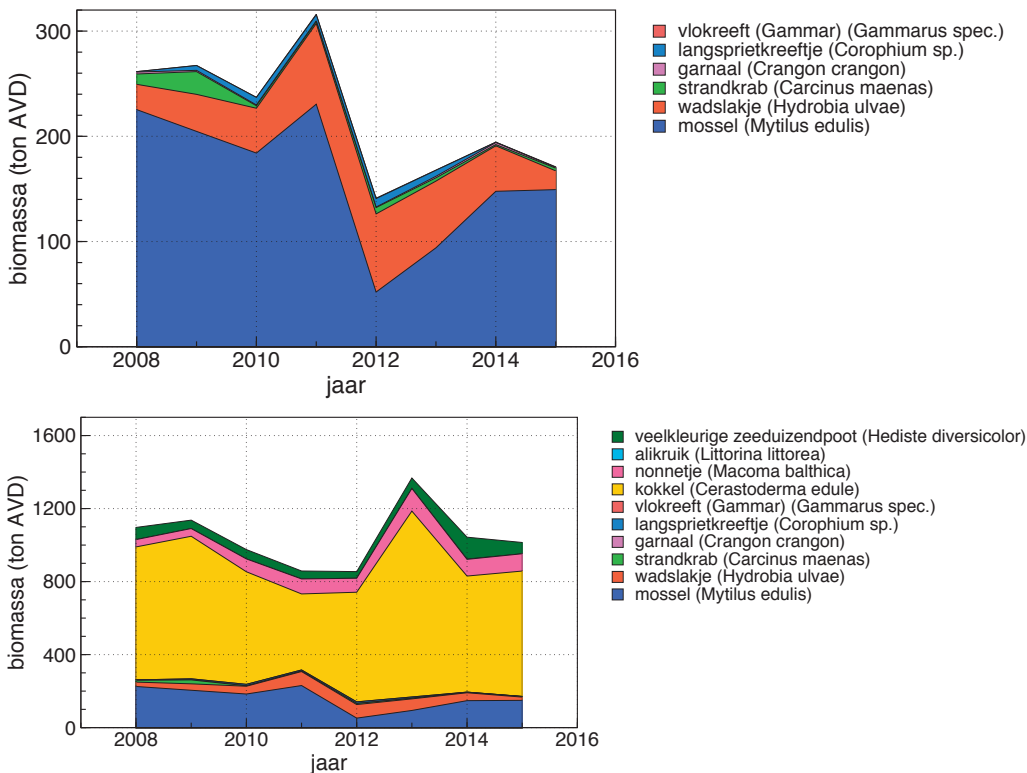


Figuur 6.29. Verloop van de proxy plots voor de Steenloper over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de korte prooilijs voor de zomer (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlak moet op de linker Y-as oppervlak (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp x droog (ha mg/s).





Figuur 6.30. Verloop van de proxy plots voor de Steenloper over de jaren 2008 t/m 2015 voor Pinkegat en Zoutkamperlaag op basis van de lange prooilijst voor de zomer (boven) en de winter (onder). De proxy geschikt oppervlakt moet op de linker Y-as oppervlakt (ha) afgelezen worden; de proxies BM\_aanwezig en BM\_oogstbaar op de rechter Y-as biomassa (ton AVD); de proxy BM\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as biom x droog (ton AVD); de proxy FR\_aanwezig en FR\_oogstbaar op de rechter Y-as functionele respons (ha mg/s); de proxy FR\_oogstbaar\_droog op de rechter Y-as funct.resp x droog (ha mg/s).



Figuur 6.31. Verloop in het berekend dieet in de winter op basis van aanwezige biomassa prooidieren (proxy BM\_aanw) voor de Steenloper op basis van de korte prooilijst (boven) en de lange prooilijst (onder).

## 6.2 Hoe gevoelig zijn de proxies voor bodemdaling?

Een belangrijke vraag is hoe gevoelig de proxies zijn voor bodemdaling (Auditcommissie 2015). Om daarover berekeningen uit te kunnen voeren zijn aannames nodig over hoe diepe bodemdaling zich vertaalt aan het oppervlak en hoe de populaties bodemdieren zullen reageren op daling van het wadoppervlak. We zijn uitgegaan van twee scenario's voor elk van deze kwesties, zodat er met vier verschillende scenario's is gerekend.

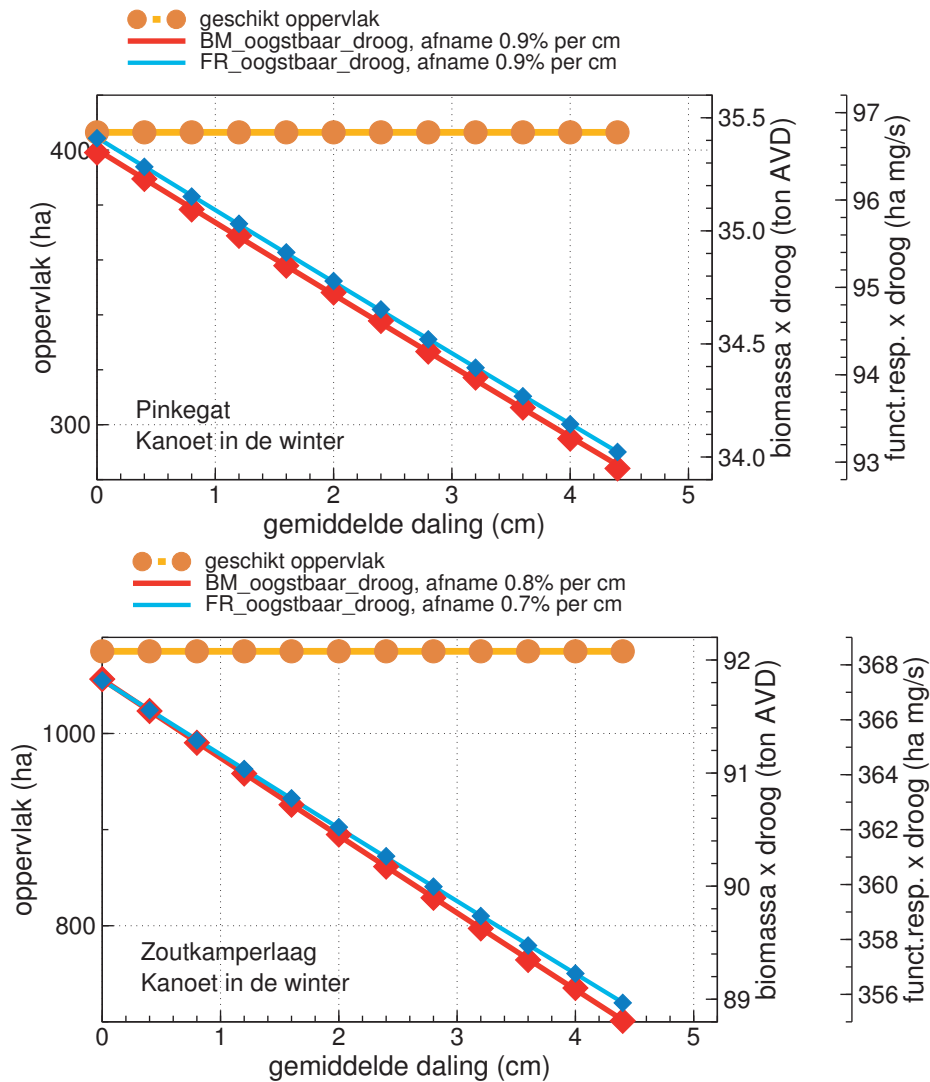
Er is gewerkt met twee extreme scenario's voor de vertaling van diepe bodemdaling naar daling van het wadoppervlak, waarbij de waarheid waarschijnlijk in het midden ligt:

1. De daling van de diepe ondergrond vertaalt zich één op één als een kuil aan het oppervlak. Dit is het geval in binnendijkse gebieden waar geen sprake is inklinking of andere processen aan het oppervlak die effect hebben op bodemhoogte. Het

lijkt minder waarschijnlijk voor de wadplaten, die onderhevig zijn aan sedimentatie en erosie, maar hoever de kuil zich "uitspreidt" over het wad is niet bekend.

2. De daling van de diepe ondergrond wordt uitgesmeerd over de hele komberging waarbinnen de daling zich afspeelt. Kombergingen worden door geomorfologen beschouwd als zanddelende systemen, waartussen weinig transport van sediment plaatsvindt. In berekeningen aan bodemdaling wordt daarom het dalingsvolume door de diepe bodemdaling uitgesmeerd over de hele komberging (Wang & Eysink 2005).

In eerdere berekeningen aan effecten van bodemdaling op de draagkracht voor Scholeksters met het model WEBTICS is gewerkt met twee scenario's voor de wijze waarop populaties bodemdieren reageren op daling van het wadoppervlak (Rappoldt & Ens 2013). Deze scenario's worden hier ook gevolgd:



Figuur 6.32. Effect van uniforme bodemdaling met meedalend voedsel op de proxies voor draagkracht voor de Kanoet in de winter in Pinkegat (boven) & Zoutkamerplaag (onder). In de grafiek zijn de daadwerkelijke proxywaardes weergegeven die afgelezen moeten worden op de bijbehorende assen. De daling is weergegeven als cm gemiddelde daling, wat in het geval van uniforme daling gelijk is aan die uniforme daling.

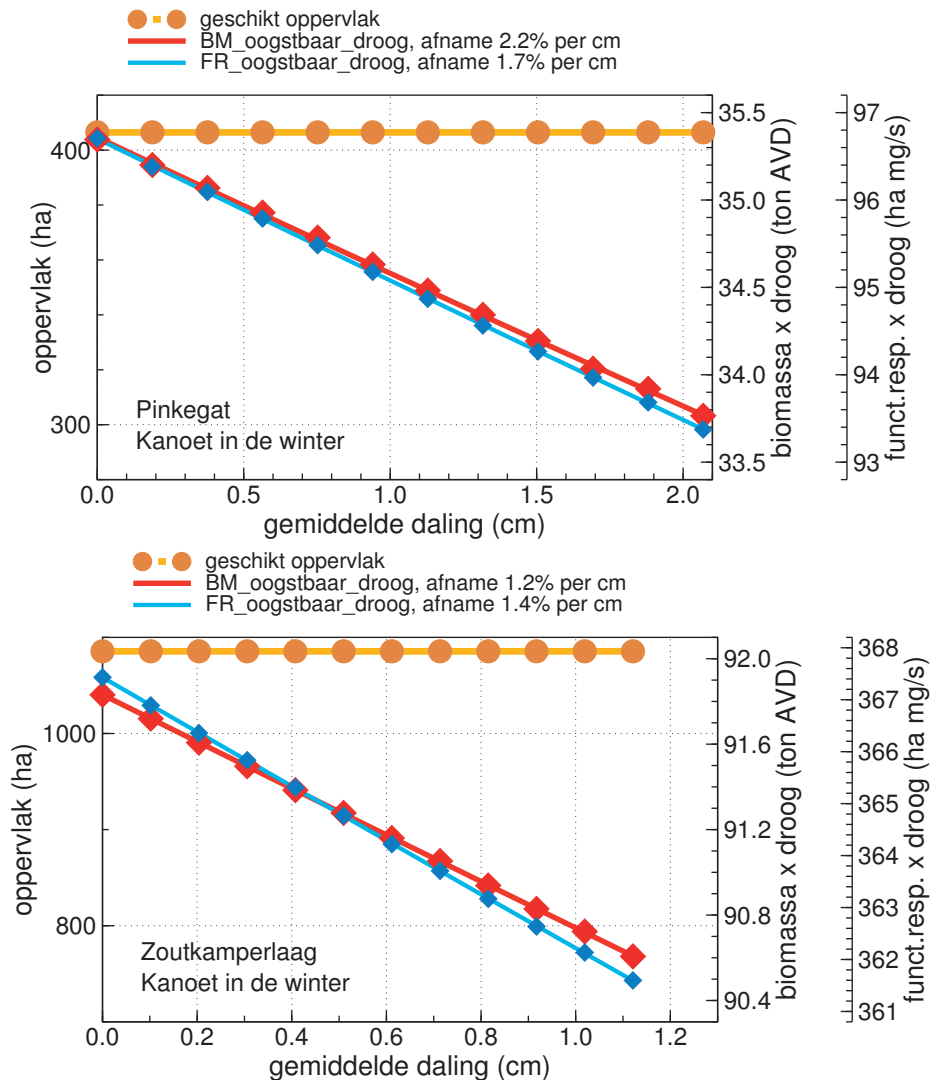
1. Het meest simpele scenario is dat de bodemdieren op hun plaats blijven en gewoon meedalen. Dat betekent dat ze minder lang zullen droogvallen en dus ook minder lang beschikbaar zullen zijn voor de voedselzoekende wadvogels.
2. Het lijkt aannemelijker, maar zeker is dit niet, dat de bodemdieren zullen "opschuiven" en dit is ook verondersteld in de studie van Beukema (2002) naar de effecten van zeespiegelstijging en bodemdaling op de bodemdieren in de Waddenzee. De aanname is dat de vestigingskans en de dichtheid van de bodemdieren op iedere hoogte gelijk blijft. Door bodemdaling kan het oppervlak van een bepaalde hoogteklaas kleiner worden, wat tot lagere prooidierbestanden leidt, maar ook groter, waardoor er meer prooidieren zullen voorkomen bij die hoogte.

Als het voedsel meedaalt heeft dit geen effect op proxies waar droogvalduur geen rol speelt, maar alleen op proxies die de droogvalduur meewegen,

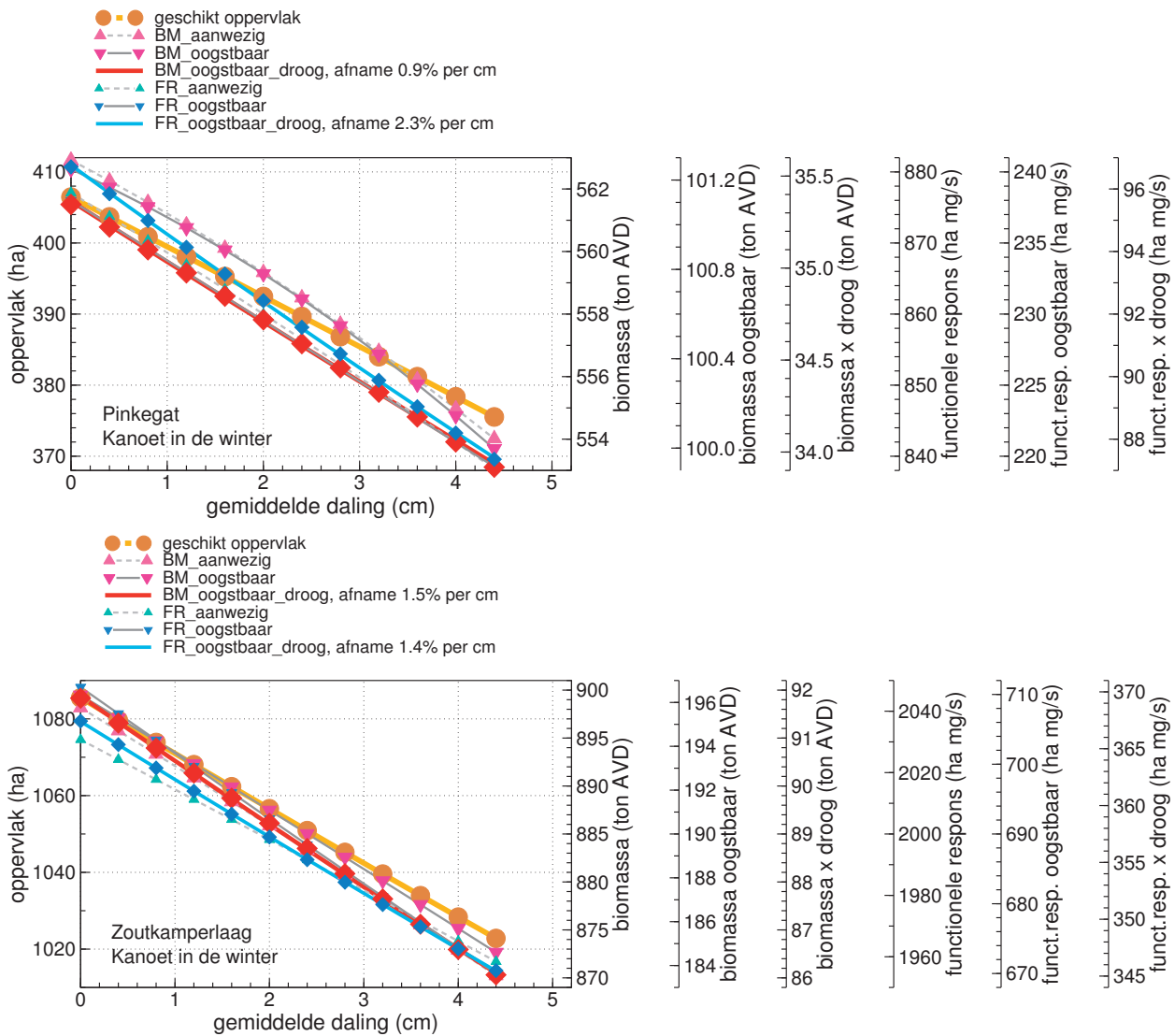
zie bijvoorbeeld de resultaten voor de Kanoet in de winter bij uniforme bodemdaling (Figuur 6.32). Bij meedalend voedsel verandert het voedselaanbod niet en de daaraan gerelateerde opnamesnelheden van voedsel ook niet. Het is dus logisch dat er geen effect is op niet door droogvalduur bepaalde proxies bij meedalend voedsel, onafhankelijk of die daling nu uniform is of gebaseerd op de kaart van de bodemdalingkuil. Voor een voorbeeld van het laatste, zie Figuur 6.33. In beide voorbeeldfiguren (Figuur 6.32, Figuur 6.33) is te zien dat er wel een duidelijk effect is op proxies waarin droogvalduur een rol speelt. Dit effect is altijd negatief.

Opschuivend voedsel heeft op alle proxies effect, zie bijvoorbeeld Figuur 6.34. Meestal is dit effect negatief bij daling, maar in een enkel geval kan het positief zijn (zie later).

Als diepe bodemdaling zich één op één vertaalt naar daling aan het oppervlak, dan is de lokale daling in



Figuur 6.33. Effect van bodemdaling volgens de bodemdalingkaart met meedalend voedsel op de proxies voor draagkracht voor de Kanoet in de winter in Pinkegat (boven) & Zoutkamperlaag (onder). In de grafiek zijn de daadwerkelijke proxywaarden weergegeven die afgelezen moeten worden op de bijbehorende assen. De daling is weergegeven als cm gemiddelde daling.



Figuur 6.34. Effect van uniforme bodemdaling met opschuivend voedsel op de proxies voor draagkracht voor de Kanoet in de winter in Pinkegat (boven) & Zoutkamerplaag (onder). In de grafieken zijn de daadwerkelijke proxywaarden weergegeven die afgelezen moeten worden op de bijbehorende assen. De daling is weergegeven als cm gemiddelde daling, wat in het geval van uniforme daling gelijk is aan die uniforme daling.

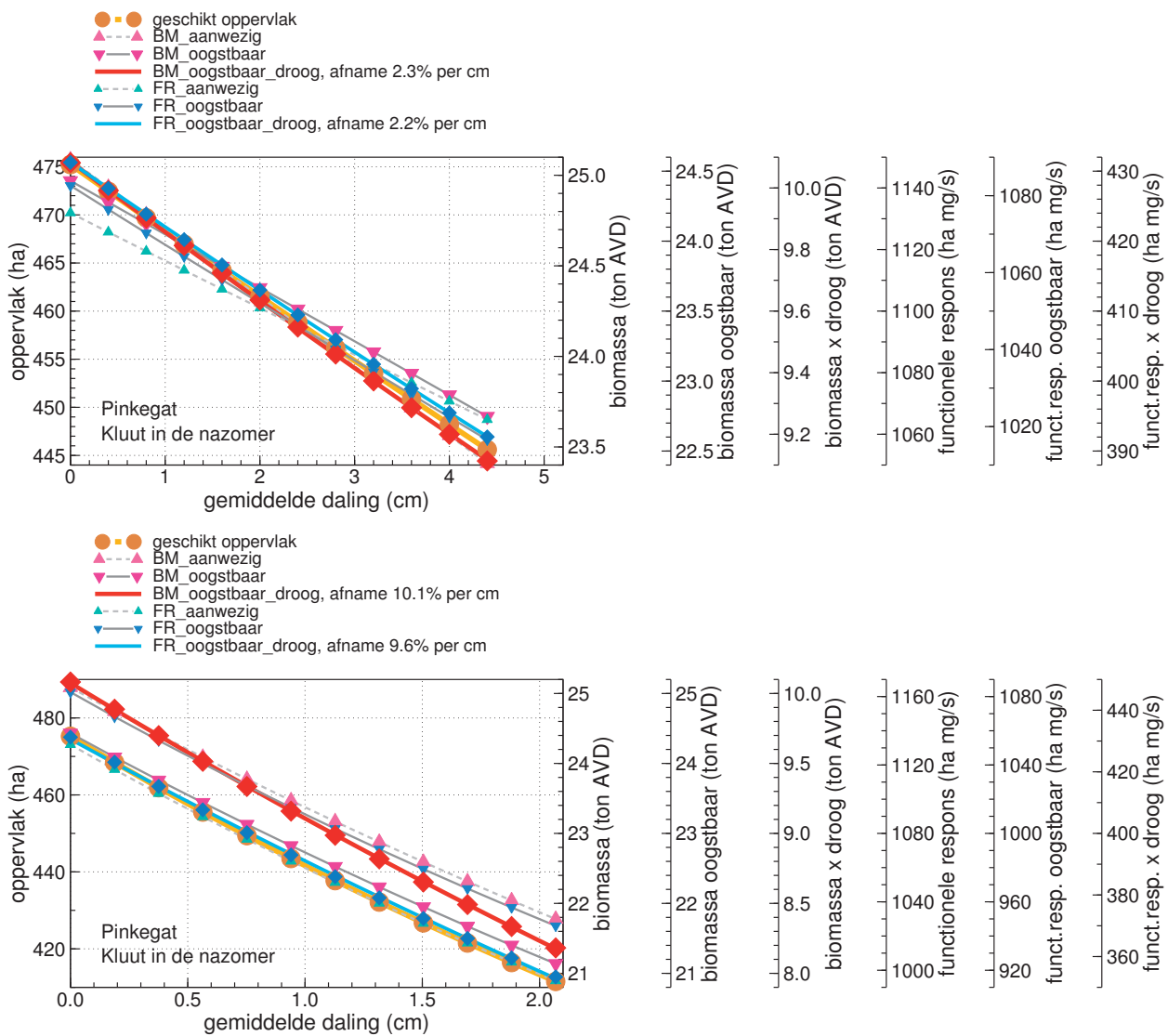
het centrum van bodemdalingkuil (ook aangeduid als daling volgens dalingkaart) natuurlijk groter dan bij uniforme daling. En als het foerageergebied van een bepaalde soort dan grotendeels samenvalt met de dalingsgebieden dan kan het effectgetal (weergegeven als percentage afname per centimeter daling) dus behoorlijk groter zijn dan dat voor een uniforme bodemdaling. Dat lijkt het geval voor de Kluut in het Pinkegat (Figuur 6.35).

### 6.2.1 Gemiddelde gevoeligheid

We beperken ons hieronder tot de twee proxies die altijd reageren op bodemdaling (BM\_oogstbaar\_droog en FR\_oogstbaar\_droog). Voor elke combinatie van scenario's is voor Pinkegat en Zoutkamerplaag de gemiddelde gevoeligheid van de proxy berekend door te middelen over alle combinaties van vogelsoort en seizoen (Tabel 6.1). Er lijkt

weinig verschil tussen de twee proxies in gevoeligheid. Meest opvallend zijn de hoge gevoeligheden voor opschuivend voedsel als daling volgens de kaart plaatsvindt in het Pinkegat. Daarnaast valt op dat de gemiddelde gevoeligheid in Zoutkamerplaag altijd lager ligt dan in het Pinkegat.

Bij daling volgens een kaart is daling gemiddeld over de komberging natuurlijk kleiner als die in het midden van de dalingskommen. Omgekeerd, als we het effect van bodemdaling in grafiek brengen als functie van de gemiddelde bodemdaling dan zal bij gebruik van een kaart de lokale daling groter zijn. Als dan bovendien het foerageergebied van een vogelsoort grotendeels samenvalt met de dalingsgebieden dan kan het effectgetal (weergegeven als percentage afname per centimeter gemiddelde daling) behoorlijk groter zijn dan dat voor een uniforme bodemdaling. Dat lijkt het geval voor bijvoorbeeld de Kluut in het Pinkegat (Figuur 6.35) en leidt ertoe dat de



Figuur 6.35. Effect van uniforme bodemdaling (boven) en daling volgens de dalingkaart (onder) met opschuivend voedsel op de proxies voor draagkracht voor de Kluut in de nazomer in het Pinkegat. In de grafieken zijn de daadwerkelijke proxywaarden weergegeven die afgelezen moeten worden op de bijbehorende assen. De daling is weergegeven als cm gemiddelde daling, wat in het geval van uniforme daling gelijk is aan die uniforme daling.

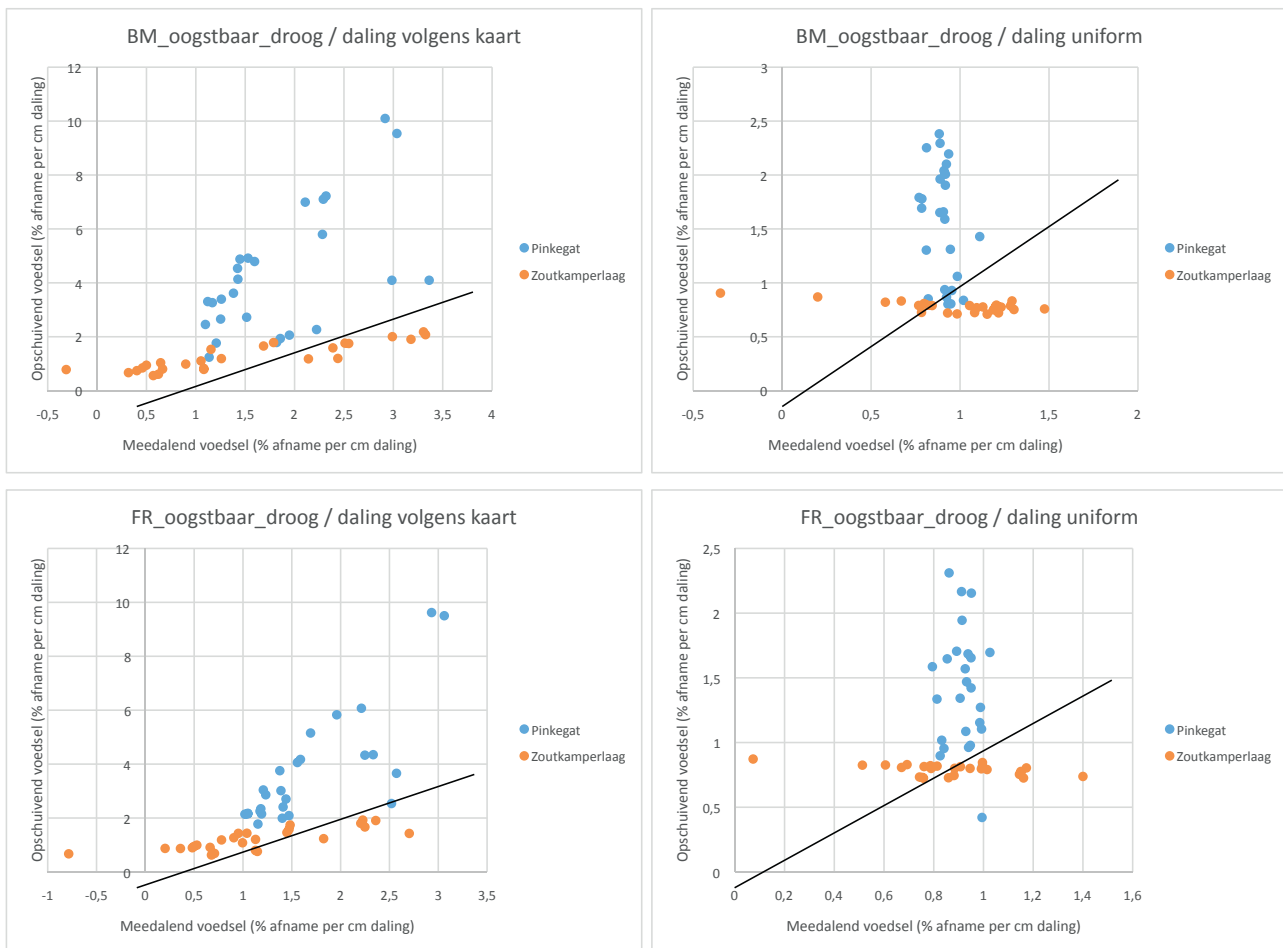
effectgetallen voor de daling volgens de kaart groter zijn dan voor uniforme bodemdaling.

De gevoeligheid voor bodemdaling in de simulatiestudie met WEBTICS (Rappoldt & Ens 2013) bedroeg  $4,9 \pm 2,2\%$  bij meedalend voedsel en  $1,5 \pm 0,9\%$  bij opschuivend voedsel waarbij de standaardafwijkingen gebaseerd zijn op verschillen tussen de

10 beschouwde kombergingen. Voor opschuivend voedsel komt dat goed overeen met het resultaat van het habitat model in Tabel 6.1. Voor meedalend voedsel is het simulatiemodel aanzienlijk gevoeliger voor bodemdaling. Blijkbaar is het effect van een kortere droogvalduur relatief groot in een dagelijkse simulatie van de foeragerende vogels. Het habitatmodel rea-

Tabel 6.1. Gevoeligheid van de proxies *BM\_oogstbaar\_droog* en *FR\_oogstbaar\_droog* voor bodemdaling, uitgedrukt als % afname per cm gemiddelde bodemdaling. De waarden in de tabel zijn de gemiddeldes over alle combinaties van voegsoort en seizoen.

| Proxy              | Komberging / voedsel | Daling volgens kaart |             | Daling uniform |             |
|--------------------|----------------------|----------------------|-------------|----------------|-------------|
|                    |                      | Meedalend            | Opschuivend | Meedalend      | Opschuivend |
| BM_oogstbaar_droog | Pinkegat             | -1,83                | -4,26       | -0,90          | -1,56       |
|                    | Zoutkamperlaag       | -1,25                | -1,49       | -0,78          | -0,97       |
| FR_oogstbaar_droog | Pinkegat             | -1,67                | -3,70       | -0,92          | -1,40       |
|                    | Zoutkamperlaag       | -1,21                | -1,13       | -0,79          | -0,87       |



Figuur 6.36. De gevoeligheid voor meedalend voedsel als functie van de gevoeligheid voor opschuivend voedsel. De gevoeligheid is uitgedrukt als % afname in de proxy waarde per cm bodemdaling en elk punt heeft betrekking op een specifieke vogelsoort in een bepaald seizoen, waarbij onderscheid is gemaakt tussen Pinkegat en Zoutkamperlaag. Linksboven: proxy BM\_oogstbaar\_droog en daling volgens de kaart. Rechstboven: proxy BM\_oogstbaar\_droog en uniforme daling. Linksonder: proxy FR\_oogstbaar\_droog en daling volgens de kaart. Rechstsonder: proxy FR\_oogstbaar\_droog en uniforme daling. In alle plots is de lijn  $Y=X$  weergegeven.

geert slechts op de gemiddelde droogvalduur in de beschouwde maand en is daardoor minder gevoelig.

### 6.2.2 Verschillen tussen soort-seizoen combinaties

Om ook een beeld te geven van de variatie in gevoeligheid afhankelijk van de vogelsoort en het seizoen zijn de gevoeligheden geplotted, waarbij elk punt betrekking heeft op een specifieke vogelsoort in een bepaald seizoen (Figuur 6.36). Hier is te zien dat in een enkel geval bodemdaling een positief effect heeft op de proxy-waarde (in de figuur een negatieve waarde, omdat de gevoeligheden als afname zijn weergegeven). Het betreft in alle gevallen de Steenloper in de winter in de Zoutkamperlaag. Zoals eerder geconstateerd op basis van Tabel 6.1 lijken de proxies berekend voor de Zoutkamperlaag minder gevoelig voor bodemdaling dan de proxies voor Pinkegat, vooral bij opschuivend voedsel. Er is sprake van aanzienlijke variatie in gevoeligheid tussen soorten, waarbij de gevoeligheid voor meedalend voedsel gecorreleerd lijkt aan de gevoeligheid voor opschuivend voedsel als daling volgens de kaart

plaatsvindt, maar niet als er sprake is van uniforme daling (Figuur 6.36).

### 6.3 Oorzaken variatie in proxy waarden

Om te onderzoeken hoe de berekende proxy waarden afhangen van de waargenomen variatie in voedsel, getijde en hoogte van de wadplaten zijn variantie analyses uitgevoerd voor de proxy FR\_oogst\_Droog. De berekende proxy waarde is de afhankelijke variabele en de verklarende variabelen zijn voedsel, getijde en wadplaathoogte. Daarbij zijn alle mogelijke combinaties gemaakt van 8 voedseljaren (2008 t/m 2015), 18 getijdejaren – een volledige saros cyclus (1998 t/m 2015) en 5 of 6 hoogtekaarten, afhankelijk of de proxy voor voorjaar of zomer, dan wel voor nazomer, herfst of winter wordt berekend (zie methode). De werkelijk bestaande combinaties van voedsel, getijde en hoogtekaart zijn dus uitgebreid met alle mogelijke combinaties (in totaal 720 voor de voorjaars- en zomersoorten en 864 voor de nazomer, herfst en wintersoorten). In Tabel 6.2 is als voorbeeld het resultaat van de variantie analyse van

Tabel 6.2. Drievoudige variantie-analyse op proxy “FR\_oogst\_Droog” voor Scholekster in de winter, deelgebied Pinkegat Zoutkamperlaag met gemiddelde waarde 1487,8 mg AVD/s. De variabiliteit afkomstig van verschillen tussen 8 voedseljaren (V), tussen 18 getijdejaren (G) en tussen 5 hoogtekaarten (H) wordt uitgedrukt als een standaard deviatie in procenten van de gemiddelde waarde.

|             | ssq      | df  | MS         | schatter van                          | $\sigma_{\text{bron}}(\%)$ |
|-------------|----------|-----|------------|---------------------------------------|----------------------------|
| Voedsel     | 113.1038 | 7   | 16.1577    | $\sigma^2 + (18 \times 5) \sigma_V^2$ | 42.37                      |
| Getijde     | 13.4083  | 17  | 0.7887     | $\sigma^2 + (8 \times 5) \sigma_G^2$  | 14.04                      |
| Hoogtekaart | 0.1161   | 4   | 0.029      | $\sigma^2 + (8 \times 18) \sigma_H^2$ | 1.42                       |
| V × G       | 1.8877   | 119 | 0.1586E-01 | $\sigma^2 + 5 \sigma_{VG}^2$          | 5.63                       |
| V × H       | 0.0581   | 28  | 0.2073E-02 | $\sigma^2 + 18 \sigma_{VH}^2$         | 1.07                       |
| G × H       | 0.0005   | 68  | 0.7992E-05 | $\sigma^2 + 8 \sigma_{GH}^2$          | 0.1                        |
| rest        | 0.0003   | 476 | 0.6255E-06 | $\sigma^2$                            | 0.08                       |
| Totaal      | 128.5747 | 719 |            |                                       | 45.03                      |

de proxy FRoogstDroog voor de Scholekster in de winter in Pinkegat-Zoutkamperlaag weergegeven. Er wordt geen significantie-toets uitgevoerd, maar voor elk van de “effecten” wordt een (relatieve) standaard afwijking geschat. Een standaardafwijking van 10% betekent dat de proxy met 10% fluctueert rond zijn gemiddelde onder invloed van verschillen in Voedsel, Hoogte, Getij of interacties. Voor elk van die factoren is een percentage uitgerekend. In dit geval van Scholeksters in de winter bedraagt de gemiddelde waarde van de proxy 1488.

Er zijn in totaal 78 van dergelijke analyses uitgevoerd: 13 soorten met elk 2 kritieke periodes maal 3 gebieden (Pinkegat, Zoutkamperlaag en Pinkegat+Zoutkamperlaag). De resultaten zijn weergegeven in Tabel 6.3. De verschillen lijken klein als de analyse wordt uitgevoerd voor alleen Pinkegat of Zoutkamperlaag, of op het hele gebied. Dit blijkt ook als de effecten worden gemiddeld over de soorten en seizoenen (Figuur 6.37). Verreweg de

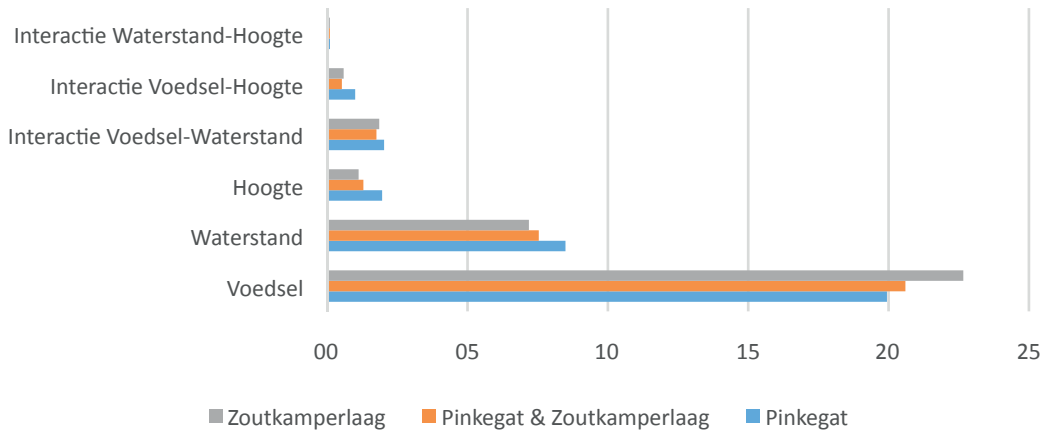
grootste bron van variatie is het voedsel. Op ruime afstand daarachter komt het getij. En de verschillen in hoogtekaarten hebben maar een kleine invloed. Ook de interacties zijn bijna steeds verwaarloosbaar. Het effect van hoogte is in dezelfde orde van grootte als het effect van de interactie Voedsel-Waterstand. In herfst en winter kunnen stormperiodes het wad langdurig onder water laten staan, ook tijdens de laagwaterperiode. Het al of niet optreden van dergelijke stormperiode zal een sterk effect hebben op de beschikbaarheid van voedsel en naar verwachting dus ook op de proxies die daar rekening mee houden. Als het effect van waterstand wordt uitgezet tegen de maand waarover de proxy wordt berekend, dan is duidelijk dat het effect van waterstand het grootste is in de wintermaanden (Figuur 6.38). Het gevolg is dat de totale variatie in de winter proxies hoger is dan de totale variatie in de zomer proxies (Figuur 6.39).

Tabel 6.3. Resultaten van de 78 variantie analyses op de proxy FRoogstDroog.

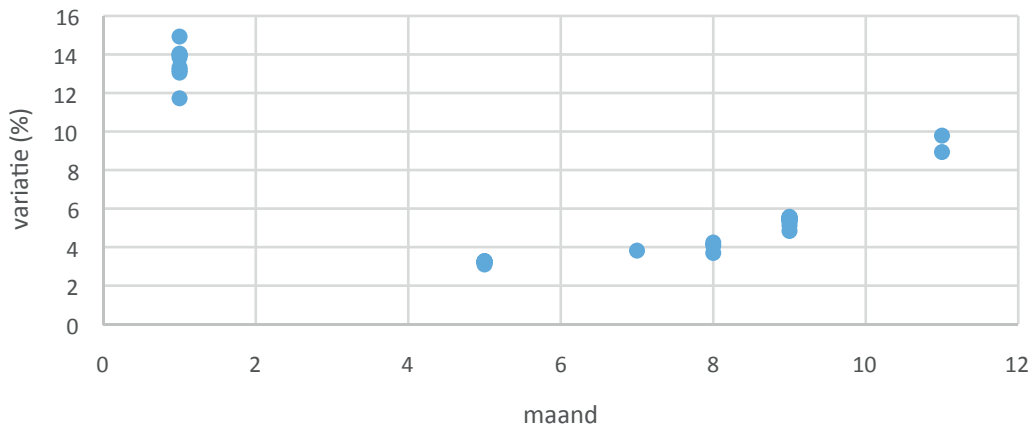
| Gebied                  | VogelSeizoen                        | MeanValue | Hoofdef-<br>fecten |       |                  | Inter-<br>acties |                  |                  | Rest | Totaal |
|-------------------------|-------------------------------------|-----------|--------------------|-------|------------------|------------------|------------------|------------------|------|--------|
|                         |                                     |           | Sibes              | Water | Hoog-<br>tekaart | Sibes-<br>Water  | Sibes-<br>Hoogte | Water-<br>Hoogte |      |        |
| Pinkegat                | Bergeend in de nazomer              | 2189,0    | 16,76              | 6,03  | 2,69             | 1,35             | 0,77             | 0,12             | 0,06 | 18,08  |
| Pinkegat                | Bergeend in de winter               | 291,2     | 47,79              | 14,87 | 2,03             | 6,97             | 1,87             | 0,12             | 0,16 | 50,61  |
| Pinkegat                | Bontbekplevier in de nazomer        | 916,6     | 14,61              | 5,97  | 2,43             | 1,01             | 0,64             | 0,11             | 0,06 | 16,01  |
| Pinkegat                | Bontbekplevier in het voorjaar      | 825,5     | 15,31              | 3,60  | 1,39             | 0,64             | 0,53             | 0,07             | 0,03 | 15,81  |
| Pinkegat                | Bonte strandloper in de nazomer     | 1721,5    | 10,53              | 6,31  | 2,00             | 0,84             | 0,47             | 0,08             | 0,04 | 12,47  |
| Pinkegat                | Bonte strandloper in het voorjaar   | 1569,2    | 10,94              | 3,78  | 1,25             | 0,50             | 0,35             | 0,05             | 0,03 | 11,66  |
| Pinkegat                | Drieteenstrandloper in de nazomer   | 456,6     | 16,78              | 5,84  | 1,95             | 1,03             | 0,74             | 0,10             | 0,08 | 17,92  |
| Pinkegat                | Drieteenstrandloper in het voorjaar | 410,4     | 16,89              | 3,46  | 1,75             | 0,59             | 0,60             | 0,09             | 0,07 | 17,35  |
| Pinkegat                | Kanoet in de winter                 | 92,2      | 62,01              | 13,74 | 1,96             | 8,88             | 1,93             | 0,09             | 0,22 | 64,19  |
| Pinkegat                | Kanoet in de zomer                  | 421,6     | 33,07              | 4,36  | 1,54             | 1,59             | 0,76             | 0,06             | 0,05 | 33,43  |
| Pinkegat                | Kluut in de nazomer                 | 428,0     | 16,20              | 5,50  | 1,92             | 1,09             | 1,77             | 0,10             | 0,11 | 17,34  |
| Pinkegat                | Kluut in het najaar                 | 273,2     | 19,59              | 10,27 | 2,05             | 2,35             | 1,91             | 0,13             | 0,12 | 22,42  |
| Pinkegat                | Pijlstaart in de herfst             | 1561,4    | 7,42               | 11,29 | 2,52             | 0,75             | 0,56             | 0,12             | 0,05 | 13,78  |
| Pinkegat                | Pijlstaart in de winter             | 940,3     | 12,24              | 15,04 | 2,25             | 1,40             | 0,58             | 0,16             | 0,07 | 19,58  |
| Pinkegat                | Rosse grutto in de zomer            | 3205,4    | 13,50              | 4,74  | 1,46             | 0,77             | 0,69             | 0,05             | 0,04 | 14,42  |
| Pinkegat                | Rosse grutto in het voorjaar        | 2673,9    | 13,62              | 3,72  | 1,28             | 0,59             | 0,61             | 0,05             | 0,03 | 14,21  |
| Pinkegat                | Scholekster in de nazomer           | 1725,9    | 11,42              | 6,34  | 1,93             | 0,83             | 0,88             | 0,08             | 0,06 | 13,26  |
| Pinkegat                | Scholekster in de winter            | 409,5     | 44,65              | 15,32 | 1,52             | 6,25             | 1,77             | 0,08             | 0,13 | 47,68  |
| Pinkegat                | Steenloper in de winter             | 146,5     | 27,18              | 16,28 | 2,60             | 4,40             | 2,09             | 0,20             | 0,16 | 32,16  |
| Pinkegat                | Steenloper in de zomer              | 425,0     | 19,75              | 4,79  | 2,27             | 1,00             | 1,62             | 0,07             | 0,07 | 20,54  |
| Pinkegat                | Tureluur in de winter               | 332,1     | 13,97              | 14,52 | 2,91             | 2,14             | 1,33             | 0,20             | 0,09 | 20,51  |
| Pinkegat                | Tureluur in de zomer                | 865,1     | 10,83              | 4,42  | 1,59             | 0,60             | 0,63             | 0,05             | 0,04 | 11,83  |
| Pinkegat                | Wulp in de nazomer                  | 3694,4    | 13,38              | 6,26  | 1,88             | 0,97             | 0,68             | 0,08             | 0,05 | 14,94  |
| Pinkegat                | Wulp in de winter                   | 1493,1    | 18,79              | 15,48 | 1,74             | 2,99             | 0,79             | 0,10             | 0,07 | 24,60  |
| Pinkegat                | Zilverplevier in de winter          | 522,1     | 14,95              | 14,95 | 2,62             | 2,51             | 0,93             | 0,15             | 0,10 | 21,47  |
| Pinkegat                | Zilverplevier in het voorjaar       | 1596,2    | 16,36              | 3,82  | 1,37             | 0,67             | 0,45             | 0,05             | 0,03 | 16,88  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Bergeend in de nazomer              | 7410,3    | 16,14              | 5,33  | 1,68             | 1,00             | 0,47             | 0,07             | 0,04 | 17,11  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Bergeend in de winter               | 817,7     | 35,47              | 13,97 | 1,66             | 4,76             | 1,18             | 0,11             | 0,11 | 38,47  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Bontbekplevier in de nazomer        | 3566,9    | 14,84              | 5,39  | 1,49             | 0,80             | 0,37             | 0,07             | 0,04 | 15,88  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Bontbekplevier in het voorjaar      | 3172,0    | 15,02              | 3,21  | 0,61             | 0,48             | 0,26             | 0,04             | 0,03 | 15,38  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Bonte strandloper in de nazomer     | 5548,0    | 10,53              | 5,53  | 1,49             | 0,68             | 0,27             | 0,07             | 0,03 | 12,01  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Bonte strandloper in het voorjaar   | 4963,2    | 10,82              | 3,27  | 0,65             | 0,40             | 0,21             | 0,03             | 0,02 | 11,33  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Drieteenstrandloper in de nazomer   | 1229,5    | 14,62              | 5,13  | 1,62             | 0,77             | 0,49             | 0,08             | 0,10 | 15,60  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Drieteenstrandloper in het voorjaar | 1089,4    | 14,62              | 3,10  | 1,22             | 0,46             | 0,41             | 0,06             | 0,10 | 15,01  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Kanoet in de winter                 | 449,4     | 50,56              | 11,73 | 1,26             | 6,22             | 0,90             | 0,11             | 0,16 | 52,30  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Kanoet in de zomer                  | 1765,4    | 31,14              | 3,70  | 0,60             | 1,25             | 0,33             | 0,04             | 0,05 | 31,39  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Kluut in de nazomer                 | 2335,5    | 27,75              | 4,84  | 1,37             | 1,37             | 0,74             | 0,09             | 0,09 | 28,24  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Kluut in het najaar                 | 1463,4    | 32,81              | 8,93  | 1,44             | 2,99             | 0,87             | 0,09             | 0,10 | 34,18  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Pijlstaart in de herfst             | 5877,3    | 8,25               | 9,79  | 1,96             | 0,68             | 0,40             | 0,10             | 0,04 | 12,97  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Pijlstaart in de winter             | 3421,6    | 15,94              | 13,33 | 1,90             | 1,84             | 0,51             | 0,16             | 0,06 | 20,96  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Rosse grutto in de zomer            | 11942,2   | 13,43              | 4,08  | 0,72             | 0,59             | 0,35             | 0,03             | 0,02 | 14,07  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Rosse grutto in het voorjaar        | 9785,9    | 13,59              | 3,22  | 0,65             | 0,46             | 0,32             | 0,03             | 0,02 | 13,99  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Scholekster in de nazomer           | 6141,0    | 11,99              | 5,57  | 1,56             | 0,66             | 0,42             | 0,07             | 0,03 | 13,34  |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Scholekster in de winter            | 1487,8    | 42,37              | 14,04 | 1,42             | 5,63             | 1,07             | 0,10             | 0,08 | 45,03  |



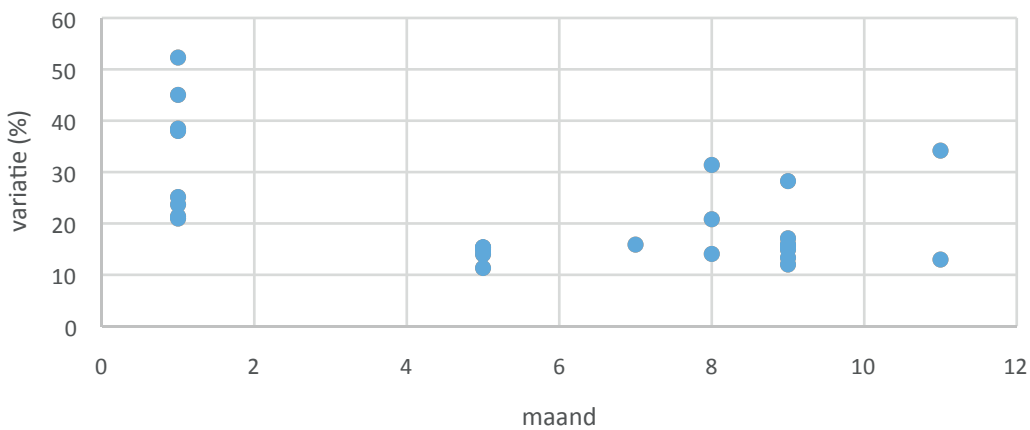
| Gebied                  | VogelSeizoen                        | MeanValue | Hoofdef-<br>fecten |       |                  | Inter-<br>acties |                  |                  |      | Rest  | Totaal |
|-------------------------|-------------------------------------|-----------|--------------------|-------|------------------|------------------|------------------|------------------|------|-------|--------|
|                         |                                     |           | Sibes              | Water | Hoog-<br>tekaart | Sibes-<br>Water  | Sibes-<br>Hoogte | Water-<br>Hoogte |      |       |        |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Steenloper in de winter             | 568,9     | 34,59              | 14,93 | 1,57             | 4,61             | 0,94             | 0,12             | 0,13 | 38,00 |        |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Steenloper in de zomer              | 1917,4    | 20,32              | 4,24  | 1,35             | 0,75             | 0,59             | 0,07             | 0,06 | 20,82 |        |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Tureluur in de winter               | 1308,3    | 19,50              | 13,06 | 1,79             | 2,50             | 0,66             | 0,13             | 0,08 | 23,68 |        |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Tureluur in de zomer                | 3510,7    | 15,40              | 3,82  | 0,45             | 0,62             | 0,31             | 0,05             | 0,04 | 15,88 |        |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Wulp in de nazomer                  | 13980,7   | 13,76              | 5,49  | 1,34             | 0,76             | 0,37             | 0,07             | 0,03 | 14,90 |        |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Wulp in de winter                   | 5645,0    | 16,09              | 13,85 | 1,30             | 2,22             | 0,47             | 0,09             | 0,05 | 21,39 |        |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Zilverplevier in de winter          | 1865,6    | 21,18              | 13,19 | 1,70             | 2,63             | 0,46             | 0,10             | 0,06 | 25,15 |        |
| Pinkegat Zoutkamperlaag | Zilverplevier in het voorjaar       | 5382,0    | 14,89              | 3,27  | 0,75             | 0,48             | 0,26             | 0,03             | 0,03 | 15,28 |        |
| Zoutkamperlaag          | Bergeend in de nazomer              | 5230,9    | 16,89              | 5,03  | 1,29             | 0,93             | 0,47             | 0,07             | 0,04 | 17,70 |        |
| Zoutkamperlaag          | Bergeend in de winter               | 519,8     | 33,91              | 13,43 | 1,67             | 4,33             | 1,43             | 0,14             | 0,15 | 36,80 |        |
| Zoutkamperlaag          | Bontbekplevier in de nazomer        | 2658,9    | 15,82              | 5,17  | 1,13             | 0,78             | 0,38             | 0,08             | 0,05 | 16,71 |        |
| Zoutkamperlaag          | Bontbekplevier in het voorjaar      | 2352,3    | 15,86              | 3,06  | 0,41             | 0,47             | 0,30             | 0,06             | 0,05 | 16,17 |        |
| Zoutkamperlaag          | Bonte strandloper in de nazomer     | 3836,7    | 11,19              | 5,18  | 1,29             | 0,66             | 0,30             | 0,08             | 0,03 | 12,42 |        |
| Zoutkamperlaag          | Bonte strandloper in het voorjaar   | 3401,2    | 11,43              | 3,05  | 0,51             | 0,38             | 0,25             | 0,05             | 0,03 | 11,85 |        |
| Zoutkamperlaag          | Drieteenstrandloper in de nazomer   | 789,8     | 16,09              | 4,75  | 1,47             | 0,77             | 0,72             | 0,12             | 0,15 | 16,88 |        |
| Zoutkamperlaag          | Drieteenstrandloper in het voorjaar | 693,3     | 16,05              | 3,00  | 1,12             | 0,52             | 0,58             | 0,08             | 0,15 | 16,39 |        |
| Zoutkamperlaag          | Kanoet in de winter                 | 357,7     | 50,96              | 11,21 | 1,07             | 5,97             | 0,85             | 0,13             | 0,19 | 52,54 |        |
| Zoutkamperlaag          | Kanoet in de zomer                  | 1344,8    | 31,43              | 3,51  | 0,47             | 1,19             | 0,32             | 0,06             | 0,06 | 31,66 |        |
| Zoutkamperlaag          | Kluut in de nazomer                 | 1918,2    | 32,11              | 4,71  | 1,28             | 1,53             | 0,73             | 0,11             | 0,11 | 32,53 |        |
| Zoutkamperlaag          | Kluut in het najaar                 | 1195,7    | 37,48              | 8,62  | 1,33             | 3,29             | 0,87             | 0,11             | 0,12 | 38,63 |        |
| Zoutkamperlaag          | Pijlstaart in de herfst             | 4320,8    | 10,35              | 9,14  | 1,73             | 0,89             | 0,55             | 0,12             | 0,05 | 13,96 |        |
| Zoutkamperlaag          | Pijlstaart in de winter             | 2477,9    | 18,62              | 12,58 | 1,75             | 2,19             | 0,66             | 0,18             | 0,09 | 22,66 |        |
| Zoutkamperlaag          | Rosse grutto in de zomer            | 8739,8    | 14,87              | 3,85  | 0,59             | 0,62             | 0,38             | 0,05             | 0,03 | 15,39 |        |
| Zoutkamperlaag          | Rosse grutto in het voorjaar        | 7113,9    | 15,07              | 3,05  | 0,55             | 0,49             | 0,34             | 0,05             | 0,03 | 15,40 |        |
| Zoutkamperlaag          | Scholekster in de nazomer           | 4418,6    | 14,07              | 5,29  | 1,48             | 0,74             | 0,39             | 0,09             | 0,04 | 15,12 |        |
| Zoutkamperlaag          | Scholekster in de winter            | 1080,2    | 42,96              | 13,55 | 1,46             | 5,63             | 1,03             | 0,12             | 0,10 | 45,43 |        |
| Zoutkamperlaag          | Steenloper in de winter             | 423,1     | 43,78              | 14,42 | 1,32             | 5,75             | 1,10             | 0,13             | 0,17 | 46,48 |        |
| Zoutkamperlaag          | Steenloper in de zomer              | 1503,1    | 25,93              | 4,08  | 1,15             | 1,02             | 0,72             | 0,09             | 0,08 | 26,30 |        |
| Zoutkamperlaag          | Tureluur in de winter               | 979,5     | 23,28              | 12,49 | 1,35             | 2,84             | 0,66             | 0,13             | 0,10 | 26,62 |        |
| Zoutkamperlaag          | Tureluur in de zomer                | 2660,3    | 18,20              | 3,61  | 0,36             | 0,67             | 0,34             | 0,07             | 0,05 | 18,57 |        |
| Zoutkamperlaag          | Wulp in de nazomer                  | 10291,8   | 15,20              | 5,23  | 1,19             | 0,79             | 0,48             | 0,08             | 0,04 | 16,14 |        |
| Zoutkamperlaag          | Wulp in de winter                   | 4153,2    | 16,39              | 13,26 | 1,19             | 2,16             | 0,58             | 0,11             | 0,06 | 21,24 |        |
| Zoutkamperlaag          | Zilverplevier in de winter          | 1341,8    | 25,55              | 12,51 | 1,40             | 3,12             | 0,55             | 0,10             | 0,08 | 28,66 |        |
| Zoutkamperlaag          | Zilverplevier in het voorjaar       | 3783,9    | 15,72              | 3,06  | 0,56             | 0,47             | 0,29             | 0,05             | 0,04 | 16,03 |        |



Figuur 6.37. Effectgrootte van de verschillende variatiebronnen op de proxy FRoogstDroog, gemiddeld voor Zoutkamperlaag, Pinkegat en het gehele gebied.



Figuur 6.38. Effect van variatie in waterstand op variatie in de proxy FRoogstDroog als functie van de maand waarvoor de proxy is berekend. Elke punt is voor een vogelsoort-seizoen combinatie.



Figuur 6.39. De totale variatie in de proxy FRoogstDroog als functie van de maand waarvoor de proxy is berekend. Elke punt is voor een vogelsoort-seizoen combinatie.

## 7. Discussie

### 7.1 Nieuwe ontwikkelingen

In vergelijking met de vorige rapportage zijn voor 7 nieuwe soorten proxies voor draagkracht ontwikkeld. De bruikbaarheid van de nieuwe ontwikkelde proxies voor Bergeend en Pijlstaart is echter twijfelachtig. Uit het literatuuronderzoek blijkt namelijk dat het menu van Pijlstaart naast wadprooien voor een belangrijk deel uit zaden en algen bestaat en die worden niet bemonsterd in het kader van de SIBES survey en de WOT schelpdiersurveys. De Bergeend leeft wel hoofdzakelijk van wadprooien, maar wij hebben geen metingen in de literatuur kunnen vinden over de functionele respons op deze wadprooien. De functionele respons is daarom opgesteld op basis van de algemene functionele respons voor steltlopers en het is maar de vraag of extrapolatie naar een eend die op heel andere wijze naar zijn voedsel zoekt verantwoord is. De enige proxy die betrouwbaar geschat kan worden betreft de aanwezige biomassa aan prooidieren die op het menu van de Bergeend staan.

Dankzij de in het habitatmodel ontwikkelde mogelijkheid om bij elke proxy een “dieet” te berekenen, zodanig dat de optelling van de bijdrage van alle prooien in het berekende dieet uitkomt op de proxy waarde, is het mogelijk geworden om te onderzoeken waar verschillen in patroon tussen proxies vandaan komen en wat de oorzaak is van pieken en dalen. Zo is er bij verschillende wormenetende soorten, zoals de Kluut en de Zilverplevier, een piek in het jaar 2014 die het gevolg is een hoog aanbod Veelkleurige Zeeduizendpoten in dat jaar.

Soms vertonen de verschillende proxies een opvallend gelijk patroon, zoals de bij de Bergeend in de nazomer en de Kanoet in de zomer, maar in veel andere gevallen zijn er grote verschillen in het verloop van de proxies in de periode 2008-2015. Voorbeelden zijn de Scholekster in de winter en de Steenloper in zowel zomer als winter.

In de rapportage over het seizoen 2014 werd geconstateerd dat vooral het verloop van de proxy *oppervlakte* geschikt voedselgebied vaak sterk verschilde van het verloop van de andere proxies. In deze rapportage wordt beter rekening gehouden met verschillen in de bemonsterde oppervlakte van het droogvallende wad. Dit varieert tussen 65% en 75%. Na correctie voor deze variatie blijkt de proxy *oppervlakte* geschikt voedselgebied wat minder sterk te verschillen van andere proxies dan eerder het geval was.

### 7.2 Advies auditcommissie

De eerste rapportage in het kader van de gewijzigde aanpak van de monitoring stond in het teken van het leveren van een *proof of concept*, oftewel bewijzen

dat het mogelijk was om jaarlijks op basis van de beschikbare gegevens over bodemfauna, sediment, wadplaathoogte, waterstanden en vogels tot een trendgrafiek van een parameter gerelateerd aan de draagkracht voor de wadvogels die op de wadplaten naar voedsel zoeken. Dit bewijs is overtuigend geleverd (Ens *et al.* 2015b) en positief ontvangen door de auditcommissie (Auditcommissie 2015). De auditcommissie adviseerde wel om het “draagkrachtmodel” te onderwerpen aan een gevoeligheidsanalyse, waarbij het model getest zou worden op de “gevoeligheid en nauwkeurigheid bij verschillende (theoretische) scenario’s van toekomstige meetresultaten”. Hieraan is uitgebreid aandacht besteed in deze rapportage. Voor de proxy FR\_oogst\_droog heeft de variatie in voedselbestanden het grootste effect, gevolgd door variatie in waterstanden, vooral in de wintermaanden. Het effect van realistische variatie in bodemhoogte is relatief klein, wat overeenstemt met eerdere studies over dit onderwerp (Rappoldt & Ens 2013).

Het effect van bodemdaling door gaswinning op de proxies hangt af van de wijze waarop diepe bodemdaling zich manifesteert aan het wadoppervlak en de wijze waarop de populaties bodemdieren reageren op veranderingen in het wadoppervlak. Over beide zal in de loop van de monitoring steeds meer duidelijkheid ontstaan. Wel is het zo dat voor de bodemdieren meestal wordt aangenomen dat de populaties “mee zullen schuiven” (Beukema 2002). Alle proxies reageren op “opschuivend” voedsel, maar sommige proxies zijn niet gevoelig zijn voor “meedalend” voedsel. Tot die laatste categorie behoren ook de enige proxies waarvan de ontwikkelingen vergeleken zijn met de trend in vogelaantallen: oppervlak geschikt foerageerhabitat (*oppervlak*) in het geval van de Kanoet (Kraan *et al.* 2009) en oogstbare prooibiomassa (*BM\_oogst*) in het geval van de Scholekster (Zwarts *et al.* 1996). Het feit dat in beide studies sprake was van een positief verband tussen de proxy en de aantallen vogels wordt door de auteurs aangevoerd als bewijs dat de betreffende proxy direct gerelateerd was aan de draagkracht van het onderzoeksgebied voor de betreffende wadvogelsoort. Vanuit de optiek van het “Hand aan de kraan-principe” zijn proxies die niet gevoelig zijn voor bodemdaling natuurlijk nutteloos.

Dit onderstreept het belang van validatie van de nu ontwikkelde proxies. Het doel moet zijn om in de jaarlijkse rapportages alleen die proxies te behandelen die een sterk verband hebben met de ontwikkelingen van de draagkracht van het gebied voor de betreffende wadvogelsoorten.

## 8. Aanbevelingen

Er zijn een groot aantal technische verbeteringen van het model mogelijk:

1. Verbeteren van parameter schattingen voor de functionele respons van de tot nu toe onderzochte vogelsoorten. Dit betreft met name precisering van het tot dusver gebruikte algemene functionele responsmodel voor soorten waar goede metingen over de functionele respons bestaan, zoals Scholekster (Blomert *et al.* 1996), Wulp (Ens *et al.* 2006) en Rosse Grutto (Duijns *et al.* 2014).
2. Verbeteren van correctiefactoren bodemdieren, met name diepteverspreiding van Nonnetje en –voor zover informatie beschikbaar is- andere bodemdieren. In het kader van deze rapportage is daarvoor al een hele methodologie ontwikkeld, gebaseerd op gamma verdelingen, maar dit is nog niet in het model geïmplementeerd.
3. Corrigeren van fouten in de oudere LiDAR hoogtekarten. In deze kaarten komen nog steeds onwaarschijnlijke hoogtes voor.
4. Verbeteren van de nu gehanteerde interpolatie methodiek voor waterstanden, door gebruik te maken van een amplitudekaart.
5. Verbeteren correctiefactoren voor de abiotische componenten van het wadvogelhabitat. Op basis van *expert judgement* zijn nu gebieden als geschikt of ongeschikt aangemerkt. Het verdient aanbeveling dit te baseren op objectieve gegevens over sedimenttypes waarop de verschillende soorten wel of niet foerageren, als ook op gerichte veldwaarnemingen in de betreffende gebieden.
6. Voor een soort als de Steenloper vormen de mosselbanken een habitat waarbinnen onder schelpen en zeesla e.d. naar allerlei prooien gezocht wordt. Gegevens daarover zijn in deze versie van het habitat model nog niet ingebouwd.
7. Uitbreiding van het aantal wadvogelsoorten waarvoor proxies voor draagkracht ontwikkeld

zijn. Er zijn nog een aantal karakteristieke wadvogelsoorten waarvoor nog geen proxies voor draagkracht ontwikkeld zijn. Een eerste stap is een gedegen literatuuronderzoek naar de voedselkeus van deze soorten. Het gaat om: Groenpootruiter, Grutto, Krombekstrandloper en Zwarte Ruiter.

Veruit de belangrijkste stap die nu gemaakt moet worden is om in het komende onderzoek de proxy te selecteren die het beste correleert met de draagkracht voor de verschillende wadvogelsoorten. Dit kan op verschillende manieren:

1. Vergelijken van de gemiddelde verdeling van de vogels over de Waddenzee op basis van hoogwatertellingen met de verdeling die wordt voorspeld op basis van de proxies. In het kader van deze rapportage zijn al de nodige voorbereidende werkzaamheden uitgevoerd.
2. Vergelijken van de trend in vogelaantallen in het studiegebied op basis van hoogwatertellingen met de trend in draagkracht proxy. Ondertussen beginnen zich al aardige tijdreeksen te ontwikkelen.
3. Vergelijken van laagwatertellingen van wadvogels op geselecteerde wadplaten met de proxywaarde berekend voor elk van die wadplaten. Door de Waddenunit worden verspreid over de Waddenzee tellingen uitgevoerd tijdens laagwater (en tijdens hoogwater) van geselecteerde wadplaten. Deze laagwatertellingen zijn mogelijk bruikbaar voor validatie van de verschillende proxies, in aanvulling van de validatie op basis van de hoogwatertellingen.
4. Vergelijken van het waargenomen dieet met het voorspelde dieet.
5. Vergelijken van draagkrachtvoorspellingen met het draagkrachtmodel WEBTICS met variatie in ruimte of tijd van de verschillende proxies.

## 9. Dankwoord

Harry Piening van de NAM leverde de LiDAR kaarten en de spreadsheet waarmee voor elke locatie de bodemdaling als gevolg van winning uit de velden bij Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen en onder Ameland over de periode 2007 – 2013 kon worden berekend.

---

# 10. Appendices

## 10.1 Benthos soortenlijst

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

De verschillend kolommen betekenen het volgende :

*NaamCode*  
*SibesName*

De naam in de SIBES files  
De soms verouderde latijnse namen in gebruik door SIBES

*Latin*  
*English*  
*Dutch1*  
*Dutch2*  
*Group*

De officiële Latijnse naam  
De Engelse naam  
De Nederlandse naam  
Nog een Nederlandse naam  
De taxonomische groep, het wadslakje wordt hier voor het gemak onder de bivalves gerekend, maar dat is natuurlijk niet terecht.

*FileNameStem*

Verwijst naar een file met parameters voor de betreffende soort

| NaamCode | SibesName                 | Latin                     | English                  | Dutch1                                       | Dutch2           | Group       | FileNameStem |
|----------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|--|------------------|-------------|--------------|
| Abra1b   | Abra alba                 | Abra alba                 | white furrow shell       | witte dunschaal                              | -                | bivalve     | Abra1b       |
| Abra1t   | Abra tenuis               | Abra tenuis               | abra tenuis              | tere dunschaal                               | -                | bivalve     | Abra1t       |
| Barcan   | Barnea candida            | Barnea candida            | white piddock            | witte boommosseel                            | -                | bivalve     | Barcan       |
| Ceredu   | Cerastoderma edule        | Cerastoderma edule        | cockle                   | kokkel                                       | -                | bivalve     | Ceredu       |
| Cergla   | Cerastoderma glaucum      | Cerastoderma glaucum      | lagoon cockle            | brakwaterkokkel                              | -                | bivalve     | Cergla       |
| Cragig   | Crassostrea gigas         | Crassostrea gigas         | japanese oyster          | Japane oester                                | -                | bivalve     | Cragig       |
| Donvit   | Donax vittatus            | Donax vittatus            | banded wedge-shell       | zaagje                                       | -                | bivalve     | Donvit       |
| Ensdire  | Ensis directus            | Ensis directus            | atlantic jack knife clam | amerikaanse zwaardschede                     | zwaardschede     | bivalve     | Ensdire      |
| Hydulv   | Hydrobia ulvae            | Hydrobia ulvae            | mudsnail                 | wadslakje                                    | -                | bivalve     | Hydulv       |
| Macbal   | Macoma balthica           | Macoma balthica           | baltic tellin            | nonnetje                                     | -                | bivalve     | Macbal       |
| Maccor   | Mactra corallina          | Mactra stultorum          | rayed trough-shell       | grote strandschelp                           | -                | bivalve     | Maccor       |
| Myaare   | Mya arenaria              | Mya arenaria              | sand gaper               | strandgaper                                  | -                | bivalve     | Myaare       |
| Mysbid   | Mysella bidentata         | Mysella bidentata         | mysella bidentata        | tweetandmosselle                             | -                | bivalve     | Mysbid       |
| Mytedu   | Mytilus edulis            | Mytilus edulis            | common mussel            | mosseel                                      | -                | bivalve     | Mytedu       |
| Petpho   | Petricola pholadiformis   | Petricola pholadiformis   | american piddock         | Amerikaanse boommosseel                      | -                | bivalve     | Petpho       |
| Scrp1a   | Scrobicularia plana       | Scrobicularia plana       | peppery furrow shell     | platte slijkschelp                           | slijkgaper       | bivalve     | Scrp1a       |
| Spisub   | Spisula subtruncata       | Spisula subtruncata       | cut trough shell         | halfgeknotte strandschelp                    | -                | bivalve     | Spisub       |
| Telfab   | Tellina fabula            | Tellina fabula            | bean-like tellin         | linksgestrepte platschelp                    | -                | bivalve     | Telfab       |
| Tel1en   | Tellina tenuis            | Tellina tenuis            | thin tellin              | tere platschelp                              | -                | bivalve     | Tel1en       |
| Vensen   | Venerupis senegalensis    | Venerupis corrugata       | pullet carpet shell      | tapijtschelp                                 | -                | bivalve     | Vensen       |
| Bartspe  | Bathyporeia spec.         | Bathyporeia spec.         | -                        | knipsprietvlokreeft                          | -                | crustaceans | Bartspe      |
| Bodscoc  | Bodotria scorioides       | Bodotria scorioides       | -                        | cumacee                                      | -                | crustaceans | Bodscoc      |
| Callae   | Calliopius laeviusculus   | Calliopius laeviusculus   | -                        | amphipode                                    | -                | crustaceans | Callae       |
| Canpag   | Cancer pagurus            | Cancer pagurus            | -                        | noordzeekrab                                 | -                | crustaceans | Canpag       |
| Caplin   | Caprella linearis         | Caprella linearis         | -                        | spookkreeftje                                | -                | crustaceans | Caplin       |
| Carmae   | Carcinus maenas           | Carcinus maenas           | -                        | strandkrab                                   | -                | crustaceans | Carmae       |
| Chesun   | Cheirocratus sundevalli   | Cheirocratus sundevalli   | -                        | vlokreeft                                    | -                | crustaceans | Chesun       |
| Corach   | Monocorophium acherusicum | Monocorophium acherusicum | -                        | vlokreeft                                    | -                | crustaceans | Corach       |
| Corins   | Monocorophium insidiosum  | Monocorophium insidiosum  | -                        | vlokreeft                                    | -                | crustaceans | Corins       |
| Corosp   | Corophium sp.             | Corophium sp.             | -                        | langsprietkreeftje                           | slijkgarnaal     | crustaceans | Corosp       |
| Cracra   | Crangon crangon           | Crangon crangon           | brown shrimp             | garnaal                                      | -                | crustaceans | Cracra       |
| Diopug   | Diogenes pugilator        | Diogenes pugilator        | small hermit crab        | boxertje                                     | -                | crustaceans | Diopug       |
| Eurpul   | Euridice pulchra          | Euridice pulchra          | -                        | agaatpissebed                                | -                | crustaceans | Eurpul       |
| Gammam   | Gammarus spec.            | Gammarus spec.            | -                        | vlokreeft                                    | -                | crustaceans | Gammam       |
| Hauare   | Haustorium arenarium      | Haustorium arenarium      | -                        | -  | -                | crustaceans | Hauare       |
| Hemtan   | Hemigrapsus sanguineus    | Hemigrapsus sanguineus    | -                        | Blaasjeskrab                                 | -                | crustaceans | Hemtan       |
| Hemtak   | Hemigrapsus takanoi       | Hemigrapsus takanoi       | -                        | penseelkrab                                  | -                | crustaceans | Hemtak       |
| Idobal   | Idotea balthica           | Idotea balthica           | -                        | zeepissebed                                  | -                | crustaceans | Idobal       |
| Idoche   | Idotea chelipes           | Idotea chelipes           | -                        | Zeeuwse zeepissebed                          | -                | crustaceans | Idoche       |
| Idolin   | Idotea linearis           | Idotea linearis           | -                        | Lange zeepissebed                            | -                | crustaceans | Idolin       |
| Jaealb   | Jaera albifrons           | Jaera albifrons           | -                        | witkoppissebed                               | -                | crustaceans | Jaealb       |
| Lamfas   | Lamprospira fasciata      | Lamprospira fasciata      | -                        | cumacee                                      | -                | crustaceans | Lamfas       |
| Leulil   | Leucothoe lilljeborgi     | Leucothoe lilljeborgi     | -                        | vlokreeft                                    | -                | crustaceans | Leulil       |
| Melpal   | Melita palmata            | Melita palmata            | -                        | vlokreeft (met dik driekantig schaarsegment) | vlokreeft        | crustaceans | Melpal       |
| Messla   | Mesopodopsis slabberi     | Mesopodopsis slabberi     | -                        | steeloog-aasgarnaal                          | -                | crustaceans | Messla       |
| Micmac   | Microprotopus maculatus   | Microprotopus maculatus   | -                        | vlokreeft                                    | -                | crustaceans | Micmac       |
| Mysspe   | Mysidacea sp.             | Mysidacea sp.             | -                        | aasgarnaal spec.                             | -                | crustaceans | Mysspe       |
| Neoint   | Neomysis integer          | Neomysis integer          | -                        | aasgarnaal                                   | -                | crustaceans | Neoint       |
| Pagber   | Pagurus bernhardus        | Pagurus bernhardus        | -                        | heremietkreeft                               | -                | crustaceans | Pagber       |
| Palele   | Palaemon elegans          | Palaemon elegans          | -                        | steurgarnaal                                 | -                | crustaceans | Palele       |
| Pinpis   | Pinnotheres pisum         | Pinnotheres pisum         | -                        | erwtenskrabbe                                | -                | crustaceans | Pinpis       |
| Pislon   | Pisidia longicornis       | Pisidia longicornis       | -                        | porceleinkrabbetje                           | -                | crustaceans | Pislon       |
| Ponalt   | Pontocrates altamarinus   | Pontocrates altamarinus   | -                        | vlokreeft                                    | -                | crustaceans | Ponalt       |
| Saccar   | Sacculina carcini         | Sacculina carcini         | -                        | krabbezakje                                  | -                | crustaceans | Saccar       |
| Sphrug   | Lekanesphaera rugicauda   | Lekanesphaera rugicauda   | -                        | ruwe zeepissebed                             | -                | crustaceans | Sphrug       |
| Thocra   | Thorulus cranchii         | Thorulus cranchii         | -                        | kleine steurgarnaal                          | -                | crustaceans | Thocra       |
| Urospe   | Urothoe spec.             | Urothoe spec.             | -                        | -  | -                | crustaceans | Urospe       |
| Alisuc   | Alitta succinea           | Alitta succinea           | -                        | ambergelze zeeduizendpoot                    | ambergelze zager | polychaete  | Alisuc       |
| Alivir   | Alitta virens             | Alitta virens             | -                        | groene zeeduizendpoot                        | groene zager     | polychaete  | Alivir       |
| Ampacu   | Ampharete acutifrons      | Ampharete acutifrons      | -                        | lijkt op Pectinaria                          | -                | polychaete  | Ampacu       |
| Ampfig   | Neoamphitrite figulus     | Neoamphitrite figulus     | -                        | -  | -                | polychaete  | Ampfig       |
| Aonox    | Aonides oxycephala        | Aonides oxycephala        | -                        | spionide worm                                | -                | polychaete  | Aonox        |
| Aphmar   | Aphelocheata marioni      | Aphelocheata marioni      | -                        | -  | -                | polychaete  | Aphmar       |
| Aredf    | Arenicola defodiens       | Arenicola defodiens       | -                        | zwarte zeepeer                               | -                | polychaete  | Aredf        |
| Aremar   | Arenicola marina          | Arenicola marina          | Lugworm                  | wadpiper                                     | -                | polychaete  | Aremar       |
| Arimin   | Aricidea minuta           | Aricidea minuta           | -                        | verwant aan Scoloplos                        | -                | polychaete  | Arimin       |

| NaamCode | SibesName               | Latin                   | English               | Dutch1                        | Dutch2        | Group      | FileNameStem |
|----------|-------------------------|-------------------------|-----------------------|-------------------------------|---------------|------------|--------------|
| Autlan   | Autolytus langerhansi   | Autolytus langerhansi   | -                     | -                             | -             | polychaete | Autlan       |
| Autpro   | Autolytus prolifer      | Myrianida prolifera     | -                     | (was Autolytus prolifer)      | -             | polychaete | Autpro       |
| Bylsar   | Byligides sarsi         | Byligides sarsi         | -                     | grote zeerups (bij Arenicola) | -             | polychaete | Bylsar       |
| Capcap   | Capitella capitata      | Capitella capitata      | -                     | -                             | Slangpier     | polychaete | Capcap       |
| Circir   | Cirratulus tentaculata  | Cirratulus tentaculata  | -                     | (krullob als Aphelochaeta)    | -             | polychaete | Circir       |
| Etelon   | Eteone longa            | Eteone longa            | -                     | -                             | -             | polychaete | Etelon       |
| Eteosp   | Eteone sp.              | Eteone sp.              | -                     | -                             | -             | polychaete | Eteosp       |
| Eulvir   | Eulalia viridis         | Eulalia viridis         | -                     | groene bladkieuwworm          | -             | polychaete | Eulvir       |
| Eumsan   | Eumida sanguinea        | Eumida sanguinea        | -                     | (Phyllodoceidae)              | -             | polychaete | Eumsan       |
| Eunlon   | Eunereis longissima     | Eunereis longissima     | -                     | -                             | -             | polychaete | Eunlon       |
| Glyalb   | Glycera alba            | Glycera alba            | -                     | -                             | -             | polychaete | Glyalb       |
| Glyrou   | Glycera rouxi           | Glycera rouxi           | -                     | (was Glycera rouxi)           | -             | polychaete | Glyrou       |
| Harimb   | Harmothoe imbricata     | Harmothoe imbricata     | -                     | zeerups op hardsubstraat      | -             | polychaete | Harimb       |
| Harimp   | Harmothoe impar         | Harmothoe impar         | -                     | zeerups op hardsubstraat      | -             | polychaete | Harimp       |
| Harmsp   | Harmothoe spec.         | Harmothoe spec.         | -                     | zeerups                       | -             | polychaete | Harmsp       |
| Heddiv   | Hediste diversicolor    | Hediste diversicolor    | Ragworm               | veelkleurige zeeduizendpoot   | Nereis        | polychaete | Heddiv       |
| Hetfil   | Heteromastus filiformis | Heteromastus filiformis | -                     | draadworm                     | -             | polychaete | Hetfil       |
| Lancon   | Lanice conchilega       | Lanice conchilega       | -                     | schelpkokerworm               | -             | polychaete | Lancon       |
| Lepsqu   | Lepidonotus squamatus   | Lepidonotus squamatus   | -                     | zeerups (12 p schubben)       | -             | polychaete | Lepsqu       |
| Magspe   | Magelona spec           | Magelona spec           | -                     | -                             | -             | polychaete | Magspe       |
| Maiful   | Malacoceros fuliginosus | Malacoceros fuliginosus | -                     | Spionide, lijkt op Spiophanes | -             | polychaete | Maiful       |
| Mallju   | Malmgreniella Jungmani  | Malmgreniella Jungmani  | -                     | zeerups                       | -             | polychaete | Mallju       |
| Mallun   | Malmgreniella lunulata  | Malmgreniella lunulata  | -                     | kleine zeerups (bij Lanice)   | -             | polychaete | Mallun       |
| Marvir   | Marenzelleria viridis   | Marenzelleria viridis   | -                     | amerikaanse spionide          | Marenzelleria | polychaete | Marvir       |
| Micsim   | Microphthalmus similis  | Microphthalmus similis  | -                     | interstieel mini-wormpje      | -             | polychaete | Micsim       |
| Myspic   | Mysta picta             | Mysta picta             | -                     | -                             | -             | polychaete | Myspic       |
| Nepcae   | Nephtys caeca           | Nephtys caeca           | -                     | -                             | -             | polychaete | Nepcae       |
| Nepcir   | Nephtys cirrosa         | Nephtys cirrosa         | -                     | -                             | -             | polychaete | Nepcir       |
| Nephom   | Nephtys hombergii       | Nephtys hombergii       | -                     | zandzager                     | -             | polychaete | Nephom       |
| Nephsp   | Nephtys spec.           | Nephtys spec.           | -                     | -                             | -             | polychaete | Nephsp       |
| Neplon   | Nephtys longosetosa     | Nephtys longosetosa     | -                     | -                             | -             | polychaete | Neplon       |
| Neresp   | Nereide sp.             | Nereide sp.             | -                     | -                             | -             | polychaete | Neresp       |
| Peckor   | Pectinaria koreni       | Pectinaria koreni       | -                     | goudkammetje                  | -             | polychaete | Peckor       |
| Phomin   | Pholoe minuta           | Pholoe minuta           | -                     | rupse                         | -             | polychaete | Phomin       |
| Phymac   | Phyllodoce maculata     | Phyllodoce maculata     | -                     | gestippelde dieseltreinworm   | -             | polychaete | Phymac       |
| Phymuc   | Phyllodoce mucosa       | Phyllodoce mucosa       | -                     | gestippelde dieseltreinworm   | -             | polychaete | Phymuc       |
| Physpe   | Phyllodoce spec.        | Phyllodoce spec.        | -                     | dieseltreinworm spec.         | -             | polychaete | Physpe       |
| Polcae   | Polydora cornuta        | Polydora cornuta        | -                     | -                             | -             | polychaete | Polcae       |
| Polspe   | Polydora spec           | Polydora spec           | -                     | -                             | -             | polychaete | Polspe       |
| Psepul   | Pseudopolydora pulchra  | Pseudopolydora pulchra  | -                     | spionide worm                 | -             | polychaete | Psepul       |
| Pygele   | Pygospio elegans        | Pygospio elegans        | -                     | zandkokerworm                 | -             | polychaete | Pygele       |
| Sabspi   | Sabellaria spinulosa    | Sabellaria spinulosa    | -                     | -                             | -             | polychaete | Sabspi       |
| Scoarm   | Scoloplos armiger       | Scoloplos armiger       | -                     | wapenworm                     | -             | polychaete | Scoarm       |
| Scospe   | Scolecopsis squamata    | Scolecopsis squamata    | -                     | garnschuurnorm                | -             | polychaete | Scospe       |
| Spibom   | Spiophanes bombyx       | Spiophanes bombyx       | -                     | -                             | -             | polychaete | Spibom       |
| Spispe   | Spio spec               | Spio spec               | -                     | -                             | -             | polychaete | Spispe       |
| Sthboa   | Sthenelais boa          | Sthenelais boa          | -                     | lange zeerups                 | -             | polychaete | Sthboa       |
| Strshr   | Streblospio shrubsolii  | Streblospio shrubsolii  | -                     | -                             | -             | polychaete | Strshr       |
| Strweb   | Streptosyllis websteri  | Streptosyllis websteri  | -                     | -                             | -             | polychaete | Strweb       |
| Trafor   | Travisia forbesii       | Travisia forbesii       | -                     | dikke rode worm               | -             | polychaete | Trafor       |
| Venven   | Ventrosia ventrosa      | Ventrosia ventrosa      | spire snail           | opgezwollen brakwaterhoren    | -             | -          | Venven       |
| Lepcin   | Lepidochitona cinerea   | Lepidochitona cinerea   | grey chiton           | asgrawe keverslak             | -             | -          | Lepcin       |
| Crefor   | Crepidula fornicata     | Crepidula fornicata     | common slipper limpet | muiltje                       | -             | -          | Crefor       |
| Retobt   | Retusa obtusa           | Retusa obtusa           | arctic barrel-bubble  | oubliehoren                   | -             | -          | Retobt       |
| Litlit   | Littorina littorea      | Littorina littorea      | winkle                | alitruijk                     | -             | -          | Litlit       |
| Telfer   | Tellimya ferruginosa    | Tellimya ferruginosa    | -                     | ovale zeeklitschelp           | -             | -          | Telfer       |

## 10.2 Dieet & aantalsversloop nieuw onderzochte vogelsoorten

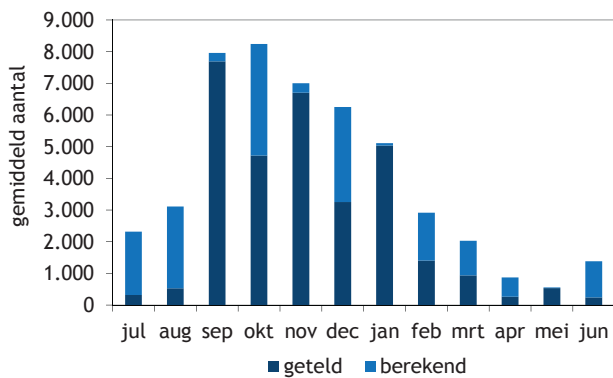
### 10.2.1 Bergeend

#### 10.2.1.1 Aantallen en verspreiding

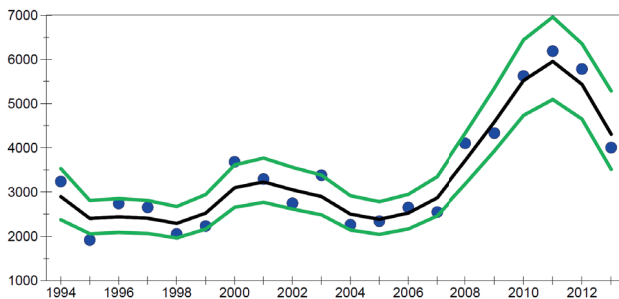
Bergeenden zijn jaarrond in de Waddenzee aanwezig, maar de aantallen zijn het grootst in het najaar en het kleinst gedurende het broedseizoen in april en mei (Hornman *et al.* 2015). In juli en augustus concentreren Bergeenden zich in de Waddenzee in enkele gebieden waar ze de vleugelrui doorbrengen, en dan tijdelijk niet kunnen vliegen. De grootste concentratie bevindt zich dan tegenwoordig net ten westen van het studiegebied, in de omgeving van de Ballastplaat (Kleefstra *et al.* 2011). In het Duitse Waddengebied ruien nog grotere aantallen (Kempf & Kleefstra 2013). Nadat de rui voltooid is, vanaf midden-augustus, nemen de aantallen in Zoutkamperlaag en Pinkegat snel toe tot in oktober, om daarna geleidelijk te dalen tot in het voorjaar (Figuur 10.1). Het relatieve belang van het studiegebied voor Bergeenden in de Waddenzee is daardoor in augus-

tus nog tamelijk beperkt (ca. 4%) maar neemt daarna toe tot zo'n 10% tussen september en februari. De belangrijkste foerageergebieden van overwinterende Bergeenden liggen aan de vastelandzijde van de Waddenzee (Figuur 10.2). Ongeveer parallel met de sterke toename van de aantallen ruiers rond de Ballastplaat zijn ook de aantallen Bergeenden in het studiegebied later in het najaar toegenomen (Figuur 10.3).

Het oogstbare voedselaanbod voor Bergeenden wordt in dit rapport berekend voor de maanden september en januari. In september zijn de grootste aantallen aanwezig. In januari is het aantal dalende, wellicht omdat de voedselbehoefte van de eenden in de winter hoger is onder invloed van de lagere temperatuur, terwijl de conditie van de meeste prooissoorten in de loop van de winter afneemt.



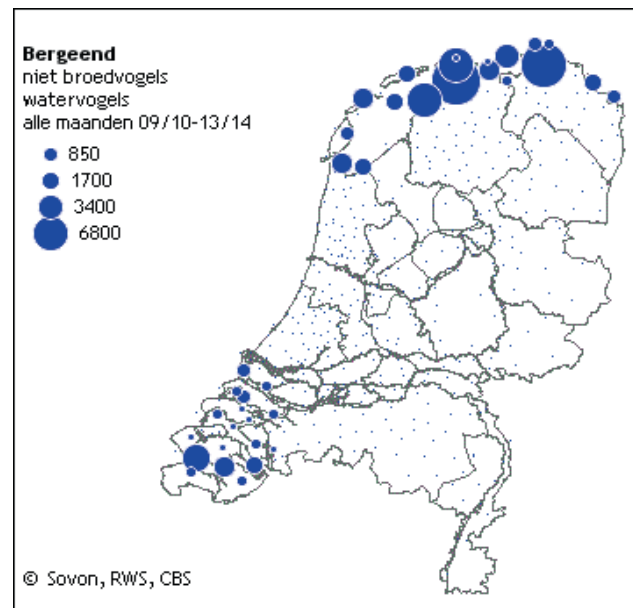
Figuur 10.1. Seizoenspatroon van de Bergeend in kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).



Figuur 10.3. Aantalontwikkeling van de Bergeend in Pinkegat en Zoutkamperlaag (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

#### 10.2.1.2 Dieet

Het dieet van Bergeenden in kustgebieden in Noordwest Europa is weliswaar op verschillende plaatsen onderzocht maar nergens in de vorm van onderzoek naar de inhoud van de oesophagus waarin onverteerde prooien aanwezig kunnen zijn. Wel is op enkele plaatsen maagonderzoek uitgevoerd (Buxton & Young 1981) en Olney geciteerd in Bauer & Glutz van Blotzheim (1968) maar in de meeste gevallen bestond het dieetonderzoek uit analyses van uitwerpselen (Walmsley & Moser 1981, Bos & Schefferlie 1988, Cadee 1994, Kraan *et al.* 2006). Hierin kunnen alleen onverteerde delen van het voedsel worden teruggevonden zoals schelpresten, borstels van wormen, resten van planten en zaden; voor verschillen zie Dessborn *et al.* (2011). In enkele studies is volstaan met indicaties, bijvoorbeeld door aan te geven dat voedselgebieden van Bergeenden overeenkomen met gebieden waarin relatief hoge dichtheden van potentiële prooisorten aanwezig zijn. Zwarts (1974) - Ventjagersplaten, in de tijd dat deze nog getijdgebied waren - vermoedt een relatie tussen de aanwezigheid van grotere concentraties Bergeenden en het voorkomen van hoge dichtheden



Figuur 10.2. Verspreiding van niet-broedende Bergeenden in Nederland.

Zeeduizendpoten *Hediste diversicolor* en Jenkins *et al.* (1975) en Smit (2001) stelden vast dat hoge dichtheden ruiende Bergeenden aanwezig waren op een locatie waar ook mosselbroed lag. Maar het is onduidelijk of op deze locatie mosselbroed droog viel of dat het voedsel grondelend bereikbaar was. Er wordt geen melding gemaakt van daadwerkelijk foerageren op deze potentieel geschikte prooi. Bovendien zijn er enkele studies waarin geen onderzoek naar het voedsel is uitgevoerd maar waarbij wordt teruggegrepen op dieetstudies van anderen (Pienkowski 1982, Knief 1987). Daarnaast zijn er verschillende studies over de foerageeractiviteit in de loop van het getij en de wijze van foerageren, waarbij is niet ingegaan op de voedselopname of de samenstelling van het voedsel (zie onder). In Noordwest-Europese estuaria worden vaak Wadslakjes *Peringia ulvae*, Nonnetjes *Macoma balthica*, mossel- *Mytilus edulis* en kokkelbroed *Cerastoderma edule*, jonge Strandgapers *Mya arenaria* en andere kleine tweekleppigen als belangrijkste prooi aangewezen (Goethe 1961, Buxton & Young 1981, Walmsley & Moser 1981, Thompson 1981, Bos & Schefferlie 1988, Cadee 1994, Swennen & Mulder 1995). Vooral in Engelse studies wordt het Wadslakje vaak als de meest gegeten prooisort van Bergeenden genoemd. De verhouding schelp/vlees, en daarmee ook de energetische opbrengst van het eten van Wadslakjes, is dermate ongunstig dat deze soort onmogelijk stapelvoedsel van de Bergeend zal kunnen zijn (Anders *et al.* 2009). Mogelijk wordt *Peringia* vaak aangetroffen omdat de schelpjes in de maag als grid worden vastgehouden voor een betere vertering van opgenomen voedsel. In enkele studies (Zwarts 1974, Thompson 1981, Thompson 1982, Knief 1987) wordt *Hediste diversicolor* als belangrijke prooi



aangewezen, terwijl in andere situaties ook groene algen, diatomeeën, insectenlarven en kleine wormen zoals *Tubifex* (in de zoetere delen van het Clyde estuarium, (Thompson 1981) en in de Firth of Forth (Jenkins *et al.* 1975) als prooien worden gevonden. Lokaal is *Corophium volutator* een belangrijke prooi. In het ruigebied onder Terschelling was het deze soort die vrijwel uitsluitend in uitwerpselen aanwezig was (Kraan *et al.* 2006). Vaak worden ook diatomeeën in uitwerpselen aangetroffen (Pauw *et al.* 1970, Walmsley & Moser 1981, Bos & Schefferlie 1988), waarschijnlijk omdat Bergeenden wanneer ze lopend over het wad foerageren naast oppervlakkig levende kleine schelpdieren en wormen ook deze organismen opnemen. Uitgedrukt in biomassa zal dit echter geen belangrijke voedselbron zijn. Soms is ook *Sphagnum* aangetroffen maar het lijkt waarschijnlijk dat dit voedsel ‘per ongeluk’ wordt opgenomen omdat soms brokken veen die waren verborgen onder sedimentlagen in de Waddenzee worden los gespoeld en verspreid worden over de omgeving.

Bergeenden kunnen op verschillende manieren naar voedsel zoeken. Meestal wordt gefoerageerd door lopend over het wad met de snavel ondiep door het vaak slijkkige sediment te zwaaien. Hierbij worden vooral ondiep ingegraven op het oppervlak levende organismen bemachtigd. Daarnaast wordt gegrondeld in ondiep water, waarbij kop en hals onder water verdwijnen en met de snavel in de bodem aanwezige prooien worden gevangen (Viain *et al.* 2011). Bergeenden kunnen ook dieper levende prooiorganismen bemachtigen wanneer ze trapelkuilen maken door in ondiep watert met hun poten sediment weg te trappelen. In de op deze wijze ontstane kuilen zakken schelpdieren naar de bodem terwijl wormen en kleine kreeftachtigen in de kuil een goed heenkomen proberen te zoeken, en kunnen vervolgens worden gegeten.

De aanwezigheid van de Bergeend in verschillende habitats in het Clyde estuarium blijkt in sterke mate bepaald te worden door de getijcyclus (Thompson 1981) en daarmee zal ook de wijze van foerageren in de loop van het getij variëren, en ook de organismen die (kunnen) worden opgenomen. Uit onderzoek van Buxton (1981), Anders *et al.* (2009), Ferns & Reed (2009), Viain *et al.* (2011) blijkt dat ook de foerageerintensiteit (uitgedrukt in het percentage Bergeenden dat daadwerkelijk foerageert) en de wijze van foerageren sterk verschilt in de loop van een getijcyclus (Viain *et al.* 2011).

## 10.2.2 Pijlstaart

### 10.2.2.1 Aantallen en verspreiding

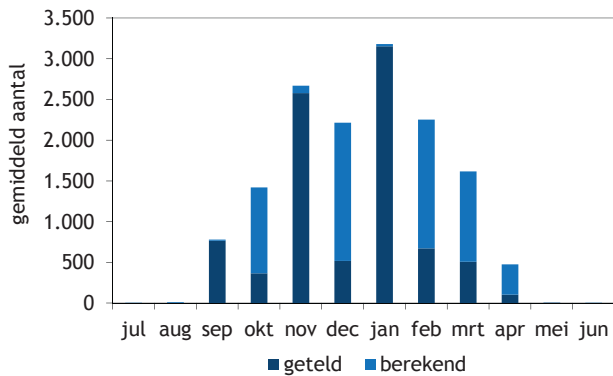
Pijlstaarten overwinteren in de Waddenzee van september tot april. De grootste aantallen zijn

doorgaans aanwezig aan het begin van de winter, in november-januari (Hornman *et al.* 2015). Het voorkomen in Pinkegat en Zoutkamperlaag volgt dit patroon (Figuur 10.4). Met zo'n 18-25% van het waddentotaal vormt het studiegebied een belangrijk overwinteringsgebied voor Pijlstaarten (Figuur 10.5); het oppervlak droogvallend wad in de twee kombergingen vormt 10.6% van het totaal in de Waddenzee. Net als elders in de Waddenzee zijn de aantallen hier in de afgelopen tien jaar toegenomen (Figuur 10.6). Het oogstbare voedselaanbod voor Pijlstaarten wordt in dit rapport berekend voor de maanden november en januari, de maanden met de grootste aantallen Pijlstaarten in het gebied. In beide maanden vinden in de Waddenzee integrale vogeltellingen plaats, wat een voordeel is als we de modelvoorspellingen willen valideren door ze te confronteren met de waargenomen vogelaantallen.

### 10.2.2.2 Dieet

Het meeste onderzoek naar het dieet van Pijlstaarten is afkomstig uit de VS, vaak in de vorm van oesophagus- en maagonderzoek van geschoten exemplaren. Uit onderzoek in Californische ‘*evaporation ponds*’ en Texaanse kustgebieden blijkt dat vooral zaden van water- en kwelderplanten worden gegeten en delen van waterplanten, inclusief wortelstokken en knollen. Het dierlijke voedsel dat werd aangetroffen bestond uit kreeftachtigen (amphipoden en isopoden), tweekleppige schelpdieren, gastropoden en insecten, vooral kevers. Het dierlijke aandeel vertegenwoordigde maximaal 10-20% van de massa van het opgenomen voedsel, meestal minder (Euliss & Jarvis 1991, Ballard *et al.* 2004). In het binnenland broedende Pijlstaarten eten in de broedtijd ook veel dierlijk voedsel, vooral insecten, gastropoden en kleine kreeftachtigen (Swanson 1984).

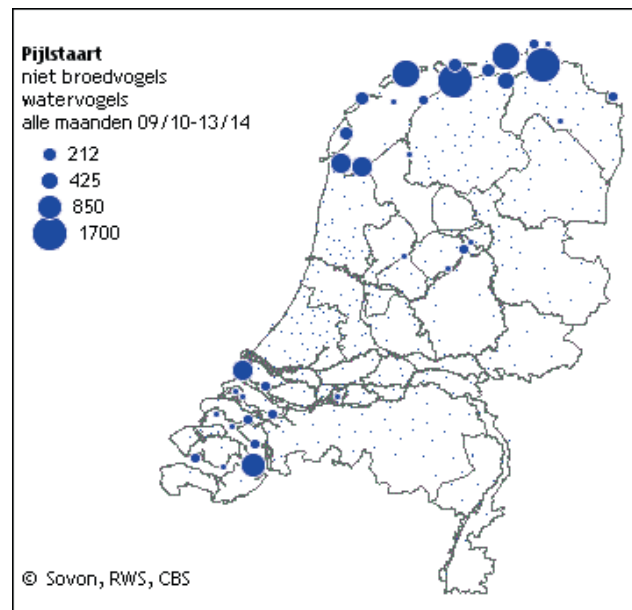
In Europa (Camargue, FR) zijn Pijlstaarten in het voorjaar vooral aangetroffen in gebieden waar veel Pekelkreeftjes *Artemia* aanwezig waren. In augustus en september werden hier vooral gastropoden (*Lymnaea* en *Physa*) en insectenlarven gegeten, van oktober t/m maart overheerste vegetarisch voedsel, vooral in de vorm van rijst *Oryza sativa* Hoffman & Tamisier in Bauer & Glutz van Blotzheim (1968). Verder noordelijk in Europa wordt door Pijlstaarten ook veel n agrarische gebieden gefoerageerd. Daar worden dan vooral granen gegeten (Dessborn *et al.* 2011). In Noordwest Europa zijn overigens maar heel weinig dieetstudies van Pijlstaarten uitgevoerd. Olney (geciteerd in Bauer & Glutz van Blotzheim (1968) vond dat Pijlstaarten in het Medway estuarium (VK) veel meer Wadslakjes in hun maag hadden dan andere soorten grondeleenden, terwijl Madon (1935) 440 larven van dansmuggen *Chironomidae* vond in de maag van een in februari in het departement Somme (FR) geschoten Pijlstaart.



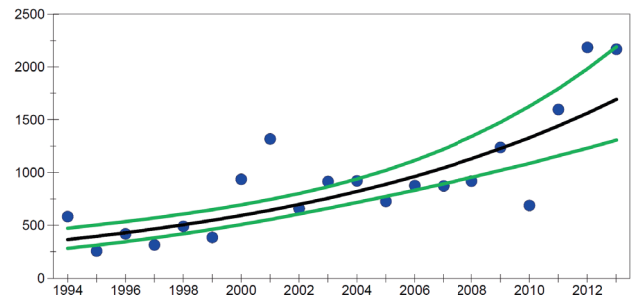
Figuur 10.4. Seizoenspatroon van de Pijlstaart in kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).

In een gedetailleerde vergelijking van het dieet van een viertal grondeleenden op verschillende breedtegraden in Europa komen ook Dessborn *et al.* (2011) tot de conclusie dat er momenteel nog veel cruciale kennis over het dieet van grondeleenden en hun kuikens ontbreekt. Opvallend was ook dat in verschillende studies wel uitvoerig wordt ingegaan op het aanwezige plantaardige materiaal in de magen van geschoten vogels maar dat de dierlijke component vaak wordt genegeerd (zoals in Brochet *et al.* (2012) en ook de hieronder genoemde studie van de Vries (1939).

De Pijlstaart is, na de Bergeend, de eendensoort die het meest foeragerend op wadplaten wordt aangetroffen. In de Waddenzee foerageren ze op doorgaans wat slijkgig wad door langzaam lopend de bovenste laag van de wadbodem op te nemen en te filteren (eigen waarnemingen) of door grondelend in 20-30 diep water naar voedsel te zoeken (Spitz 1964 in (Bauer & Glutz van Blotzheim 1968)). Hoewel een deel van de langs de randen van de Waddenzee aanwezige Pijlstaarten op het wad foerageert vliegt een vaak groot deel van de aanwezige vogels in de avond naar nabijgelegen agrarische gebieden of zoetwatergebieden zoals meren en plassen. Ook worden vaak concentraties Pijlstaarten op en langs de randen van kwelders aangetroffen. Hier worden vooral zaden en ander plantaardig materiaal gegeten. In magen van Pijlstaarten die tussen december en februari werden geschoten op Terschelling werden in totaal 2764 zaden van 33 verschillende plantensoorten gevonden. Het meest talrijk waren zaden van grassen, zegges *Carex*, waterbiezen *Eleocharis*, Strandzoutgras *Triglochin maritima* en verschillende soorten tweezaadlobbigen, zoals Schapezuring *Rumex acetosella*, Schorrekruid *Suaeda maritima* en Zeekraal *Salicornia europaea*. Daarnaast werden bessen van Kraaihei *Empetrum nigrum* en soms

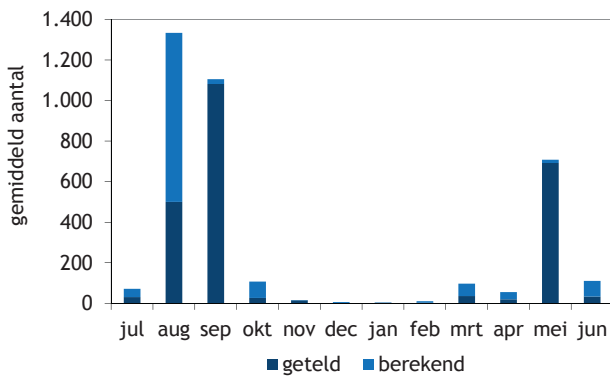


Figuur 10.5. Verspreiding van niet-broedende Pijlstaarten in Nederland.



Figuur 10.6. Aantalsontwikkeling van de Pijlstaart in Pinkegat en Zoutkamperlaag (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

grote aantallen Wadslakjes aangetroffen. Dierlijk voedsel, in de vorm van Tweevleugeligen *Diptera*, kevers en schelpdieren, maakte 12,8% van het dieet uit maar dit wordt niet nader gespecificeerd. Het maakte veel uit of de Pijlstaarten tijdens de ochtendtrek (naar de rustgebieden) of tijdens de avondtrek (naar de voedselgebieden) werden geschoten. In de ochtend hadden ze vaak nog een volle krop en maag omdat ze dan net terug komen van de voedselgebieden. In de avond hebben ze de gehele dag kunnen verteren en waren de magen vaak leeg (de Vries 1939). Pijlstaarten zijn ook rond de Waddenzee regelmatig op bouwland te vinden. Op basis van ervaringen elders in Europa, en ook op die van Vlieland en Terschelling, mogen we ervan uitgaan dat ook hier oogstresten van landbouwgewassen (graan, maïs) worden gegeten.



Figuur 10.7. Seizoenspatroon van de Bontbekplevier in kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (=bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).

### 10.2.3 Bontbekplevier

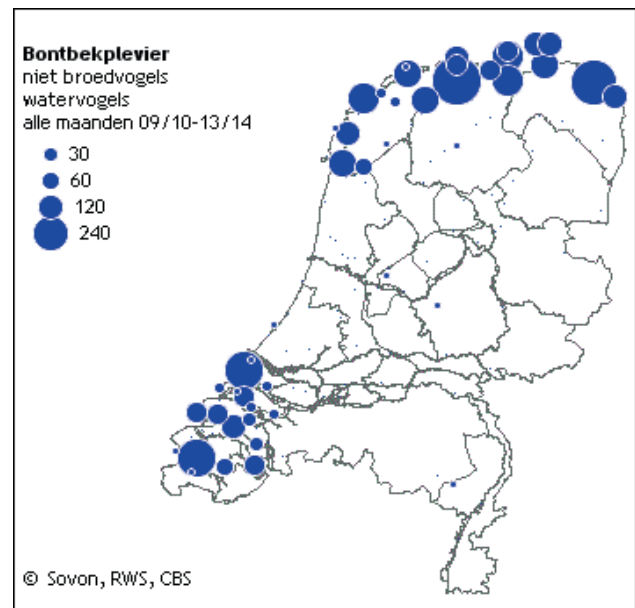
#### 10.2.3.1 Aantallen en verspreiding

Bontbekplevieren broeden in het Waddengebied, maar in kleine aantallen die in het niet vallen bij de aantallen doortrekkers (voornamelijk van de ondersoort *Charadrius hiaticula tundrae*) die hier in augustus-september en in mei pleisteren op weg tussen hoognoordelijke broedgebieden en winterkwartieren langs (voornamelijk) de Afrikaanse kusten (Hornman *et al.* 2015) (Figuur 10.7). 's Winters ontbreekt de soort nagenoeg. Bontbekplevieren komen in de Waddenzee wijd verspreid voor (Figuur 10.8); de aantallen in de kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag vormen zo'n 10% van het waddentotaal in beide doortrekperiodes. Recent is de aantalsontwikkeling stabiel tot licht afnemend, na een eerdere toename (Figuur 10.9).

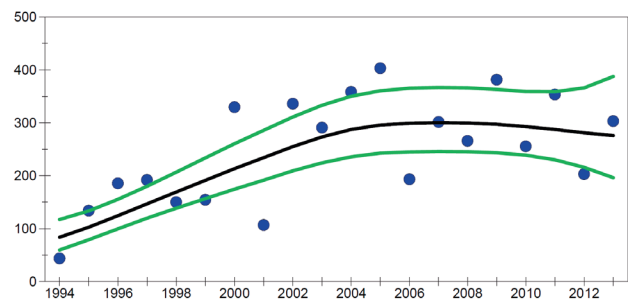
Het oogstbare voedselaanbod voor Bontbekken wordt in dit rapport berekend voor de maanden september en mei. In beide periodes vetten de vogels in het gebied op voor een lange trekvlucht.

#### 10.2.3.2 Dieet

Voor deze soort hebben wij slechts één dieetstudie uit de Nederlandse Waddenzee kunnen vinden (Dantuma 1970). Uit dit onderzoek van uitwerpselen kwam een dieet naar voren waarin zeeduizendpoten, Strandkrabben *Carcinus maenas* en insecten de belangrijkste prooien waren. Waarnemingen aan voedsel zoekende vogels aan de Engelse oostkust (Pienkowski 1982) laten echter een meerderheid van kleine wormen (Wapenworm en draadwormen) als prooien zien, in andere studies wordt de zeeduizendpoot steeds als stapelvoedsel aangewezen (Höfmann & Hoerschelmann 1969, Zwartz 1974) en Kersten & Piersma in Smit & Wolff (1981). Andere prooien, te weten insecten en Wadslakjes, komen ook in



Figuur 10.8. Verspreiding van niet-broedende Bontbekplevieren in Nederland.



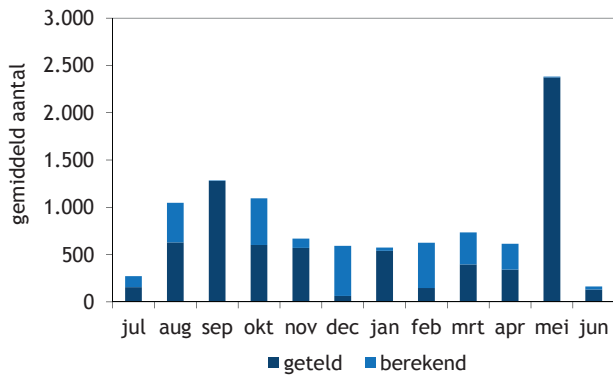
Figuur 10.9. Aantalsontwikkeling van de Bontbekplevier in Pinkegat en Zoutkamperlaag (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

een aantal studies als belangrijk naar voren (Lange 1968, Höfmann & Hoerschelmann 1969, Dantuma 1970, Lijfeld 1984). Tweekleppigen worden nergens genoemd als prooi voor deze oogjager.

### 10.2.4 Drieteenstrandloper

#### 10.2.4.1 Aantallen en verspreiding

Drieteenstrandlopers zijn hoogarctische broedvogels die vanaf eind juli, maar vooral in augustus, in het Waddengebied aankomen (Hornman *et al.* 2015). Een deel van de vogels trekt snel door naar zuidelijker kusten, tot aan ZW-Afrika, een ander deel maakt (een deel van) de rui door en verspreidt zich daarna over de stranden van NW-Europa of verder zuidwaarts (Reneerkens *et al.* 2009a). Tussen 5000 en 10,000 vogels blijven overwinteren, al ligt het zwaartepunt van de verspreiding dan op de zandige (Noordzee)stranden van de Waddeneilanden (Figuur 10.11). Eind mei-begin juni pleistert

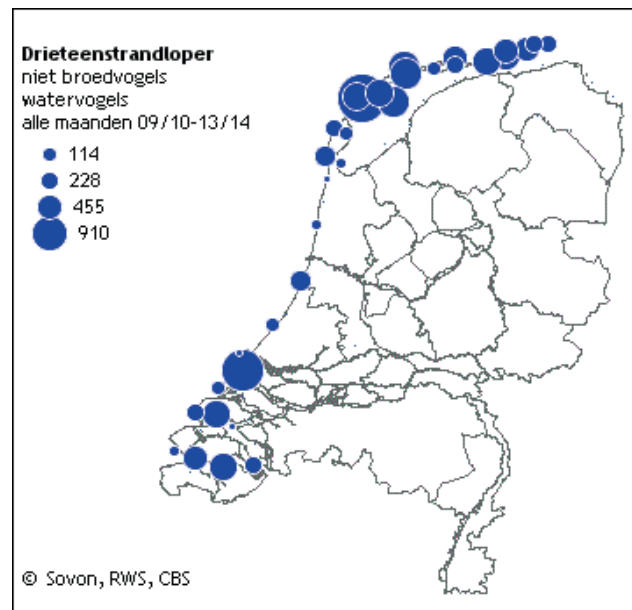


Figuur 10.10. Seizoenspatroon van de Drieteenstrandloper in kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).

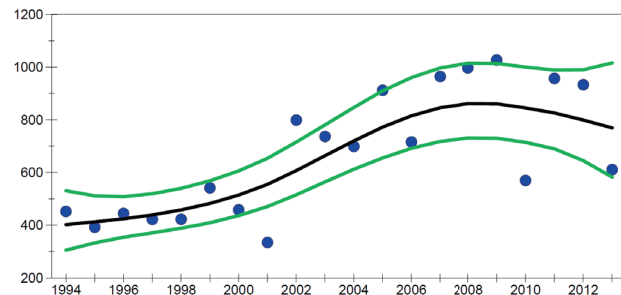
een grote golf doortrekkers afkomstig uit Afrika korte tijd in de Waddenzee. In het studiegebied is deze voorjaarspiek gemiddeld groter dan die in de nazomer (Figuur 10.10). Drieteenstrandlopers zijn in de afgelopen 25 jaar in aantal toegenomen (van Turnhout & van Roomen 2008), maar terwijl die groei in de Waddenzee als geheel ook in de laatste vijf jaar nog sterk doorzette lijkt hij in Pinkegat en Zoutkamperlaag gestagneerd (Figuur 10.12). Het oogstbare voedselaanbod voor de Drieteenstrandloper wordt in dit rapport berekend voor de maanden september en mei. In deze maanden zijn de grootste aantallen aanwezig en vindt vetopslag plaats voor een volgende trekvlucht, terwijl in september een deel van de vogels de rui doormaakt. In de winter zijn vermoedelijk de omstandigheden voor Drieteenstrandlopers moeilijker, maar in deze periode foerageert de hoofdmoot van de vogels op zandige (Noordzee)stranden van de Waddeneilanden, die niet zijn opgenomen in de bodemfaunabemonstering.

#### 10.2.4.2 Dieet

Over het dieet van de Drieteenstrandloper in onze streken was tot voor kort vrij weinig bekend. Wormen werden beschouwd als een belangrijke prooidiersoort, naast insecten en kleine *amphipoden* zoals Strandvlooiën *Talitrus saltator* en *Bathyporeia*. Daarnaast wordt (aangespoeld) aas, visafval, krabben en Garnalen gegeten, inclusief de inhoud van schelpen van aangespoelde Mosselen, *Spisula* en dergelijke (Glutz van Blotzheim *et al.* 1975, Evans *et al.* 1980). In magen van Drieteenstrandlopers op Mellum zijn restanten van Wadslakjes en planten gevonden (Ehlert 1964), maar ook insecten en kleine kreeftachtigen. In Noordwest Spanje waren vooral zeeduizendpoten en de Strandvlooiën belangrijk, soms ook kleine Mosselen (Arcas &

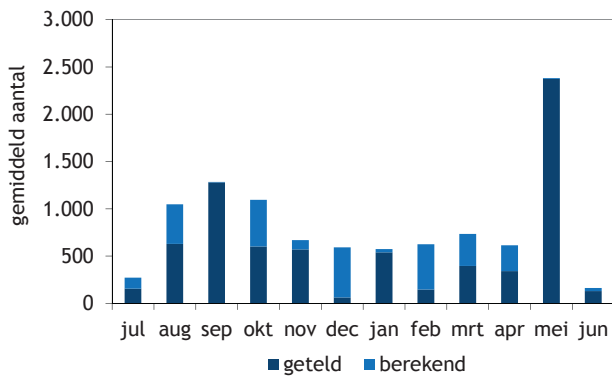


Figuur 10.11. Verspreiding van niet-broedende Drieteenstrandlopers in Nederland.



Figuur 10.12. Aantalsontwikkeling van de Drieteenstrandloper in Pinkegat en Zoutkamperlaag (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

Paramos 2003). De Drieteenstrandloper blijkt echter opportunistisch voor wat betreft de voedselkeuze en op de voedsellijst staan ook mieren, kevers en vis- en schaaldiereieren (Glutz van Blotzheim *et al.* 1975, Simmons *et al.* 1983, Petracci 2002). Op de zandige stranden van Ghana werd vrijwel uitsluitend de daar zeer algemeen aanwezige en 6-9 mm grote schelpdiersoort *Donax rugosus* gegeten (Reneerkens *et al.* 2009a, Reneerkens *et al.* 2009b). De handboeken, en ook Gerritsen & Meiboom (1986), noemen vooral de Gemshoornwormen *Scololepis squamata* als de meest belangrijke prooi op de Nederlandse stranden, maar deze veronderstelling is vooral gebaseerd op het feit dat Drieteenstrandlopers in hoge dichtheden aanwezig zijn op plaatsen met een hoge dichtheid van deze wormensoort. Inmiddels is meer over het dieet in Nederland en omstreken bekend geworden. De Gemshoornworm is op Vlieland inderdaad de



Figuur 10.10. Seizoenspatroon van de Drieteenstrandloper in kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).

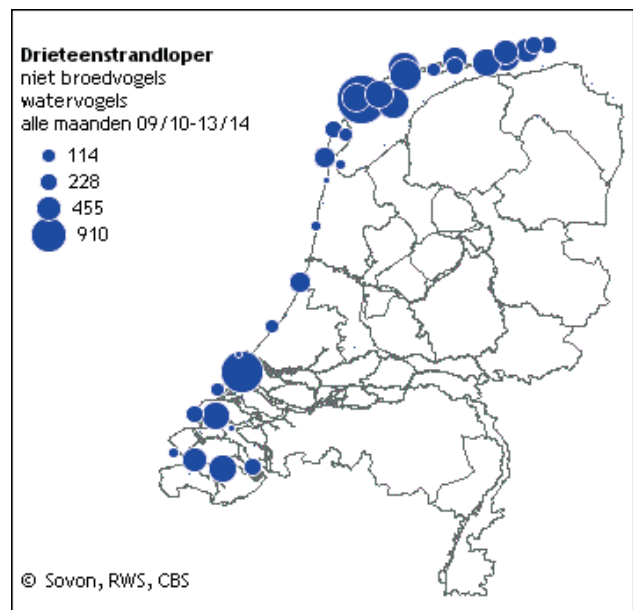
belangrijkste prooi (Reneerkens *et al.* 2009b), zie ook Speybroeck *et al.* (2007) terwijl ook vlees uit aangespoelde Zwaardschedes *Ensis* (Langston 2002, Kelly 2008) en krabben in de Noordzeekustzone ook een belangrijke bijdrage kunnen leveren. Op Vlieland wordt ook het vlokreeftje *Haustorius arenarius* veel gegeten (Reneerkens *et al.* 2009b). Maar lokaal kan de situatie anders liggen. Op het Belgische strand maakte de Gemshoornworm hooguit 26% van het aantal opgenomen prooien uit (Vanermen in Reneerkens *et al.* (2009a)) en ook in de Voordelta werden weinig wormen gegeten. In plaats daarvan werden in faeces van Drieteenstrandlopers van deze locatie veel copepoden aangetroffen (Reneerkens *et al.* 2009a).

In de afgelopen 15-20 jaren is de Drieteenstrandloper in de Waddenzee talrijker geworden terwijl de aantallen op de Noordzeestranden min of meer stabiel zijn gebleven (van Turnhout & van Roomen 2008). De voedselkeuze van de alhier foeragerende Drieteenstrandlopers is tot dusver niet onderzocht. Aangenomen mag worden dat ze ook hier kleine schelpdieren (mosselbroed, en kleine Kokkels, Nonnetjes en Strandgapers) en wormen (zoals Wapenworm *Scoloplos armiger*, Draadwormen *Heteromastus* en *Capitella* en kleine Zeeduizendpoten) zullen eten, waarschijnlijk ook kleine kreeftachtigen zoals de Slijkgarnaal.

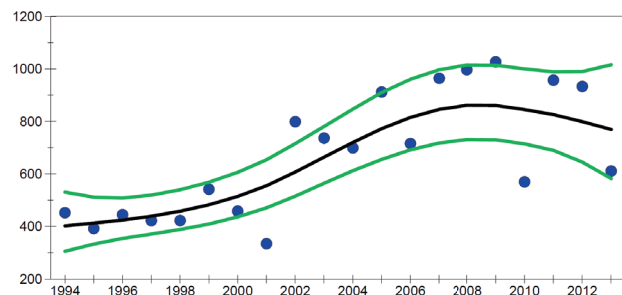
### 10.2.5 Bonte Strandloper

#### 10.2.5.1 Aantallen en verspreiding

De Bonte Strandloper is de talrijkste vogel in het Waddengebied in grote delen van het jaar, maar vooral in de doortrekperiodes in nazomer en voorjaar (Hornman *et al.* 2015)(Figuur 10.13). Een derde tot de helft van de in het najaar aanwezige vogels trekt na het voltooien van de rui door naar



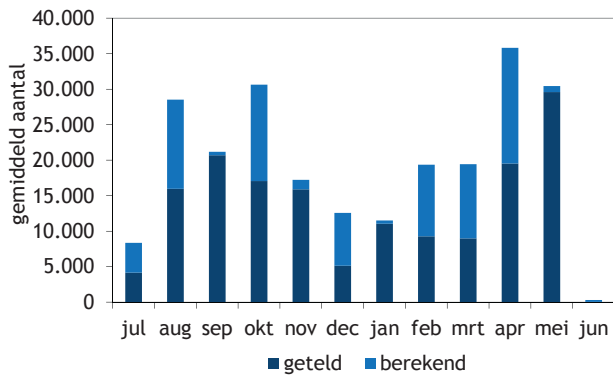
Figuur 10.11. Verspreiding van niet-broedende Drieteenstrandlopers in Nederland.



Figuur 10.12. Aantalsontwikkeling van de Drieteenstrandloper in Pinkegat en Zoutkamperlaag (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

winterkwartieren in het Deltagebied, Groot-Brittannië, Frankrijk en ZW-Europa. In het voorjaar (maart-mei) ruien ze in de Waddenzee weer naar het zomerkleed. In april zijn in de Nederlandse Waddenzee vooral broedvogels uit Noord-Europa aanwezig; in mei volgt een golf langsnaveliger Bontjes die snel opvetten voor een vlucht naar Siberië (Goede *et al.* 1990). De aantallen in Pinkegat en Zoutkamperlaag vormen zo'n 7% van het Waddentotaal in de nazomer en de winter, en 9% in mei (Figuur 10.14). Bonte Strandlopers nemen al sinds het midden van de jaren '80 geleidelijke toe in de Waddenzee, en dat is ook in het studiegebied het geval (Hornman *et al.* 2015)(Figuur 10.15).

Het oogstbare voedselaanbod voor de Bonte Strandloper wordt berekend voor de maanden september en mei. In deze perioden zijn de grootste aantallen in het gebied aanwezig. In september maken daarnaast



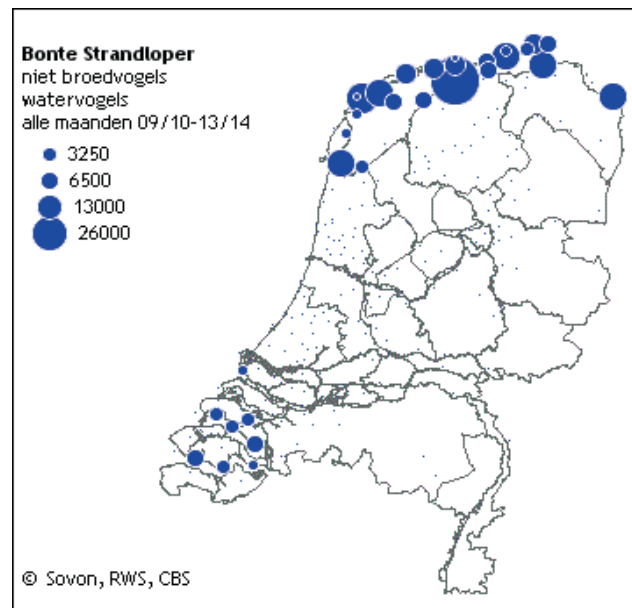
Figuur 10.13. Seizoenspatroon van de Bonte Strandloper in kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).

veel vogels de vleugelrui door in het Waddengebied, en in mei vetten de pleisteraars op voor een lange trekvlucht. Het gaat bovendien in de twee maanden om vogels van (deels) verschillende herkomst.

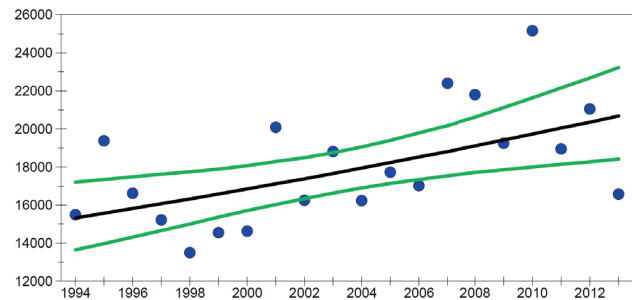
#### 10.2.5.2 Dieet

Onderzoek aan het dieet van deze zeer talrijke steltloper is in Nederland eigenlijk beperkt tot het werk aan uitwerpselen van Esselink & van Belkum (1986) in de Dollard, van de Vlas (1970) aan de Groninger kust en het werk van Ruiters (1992) in de Westerschelde. Wormen, zoals zeeduizendpoten en Oostzeezagers *Marenzelleria* waren het stapelvoedsel in de Dollard en op het Groninger wad en kleinere draadwormpjes in de Westerschelde. Door middel van directe observaties in de Waddenzee zagen Kersten & Piersma in Smit & Wolff (1981) ook dat vooral zeeduizendpoten werden gegeten, maar ook enkele andere prooien (kleine kreeftachtigen en sifonen van Nonnetjes). In de Duitse Waddenzee werden ook vooral zeeduizendpoten, wapenwormen en draadwormen als prooien vastgesteld, aangevuld met Wadslakjes, Garnalen, kleine krabben en insecten, en op Lanice-wad, ook met schelpkokerwormen *Lanice* (Ehlert 1964, Lange 1968, Höfmann & Hoerschelmann 1969, Nehls & Tiedemann 1993, Petersen & Exo 1999). Op het Deense wad werden, naast zeeduizendpoten, relatief veel schelpdieren gegeten, zowel tweekleppigen (Kokkel, Nonnetje) als Wadslakjes, en nog wat kleine krabben en Slijkgar-nalen als aanvulling (Mouritsen 1994).

Werk in diverse Britse en Franse estuaria bevestigt de Deense vaststelling dat naast diverse soorten kleine wormen ook kleine schelpdieren (Kokkels, Nonnetjes, Mosselen, Wadslakjes; Alikruiken) belangrijke prooien zijn (Davidson 1971, Vielliard 1973, Glutz van Blotzheim *et al.* 1975, Goss-Custard *et al.* 1977, Evans *et al.* 1979, Clark 1983, Worrall

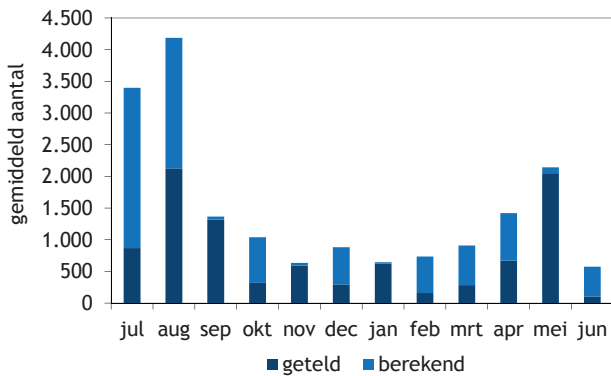


Figuur 10.14. Verspreiding van niet-broedende Bonte Strandlopers in Nederland.



Figuur 10.15. Aantalsontwikkeling van de Bonte Strandloper in Pinkegat en Zoutkamperlaag (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

1984, Durell & Kelly 1990). Tenslotte worden nog wat aanvullingen op het dieet van de hierboven al genoemde wormen en schelpdieren gevonden in een aantal andere studies, zoals Slijkgapers (*Scrobicularia*) in het Taag-estuarium (Moreira 1997); eitjes van ongewervelden in het Tee-estuarium (UK) en Zweden (Bengtson & Svensson 1968, Evans *et al.* 1979); planten in Sleeswijk-Holstein en Zweden (Lange 1968, Bengtson & Svensson 1968); vis (uitzonderlijk, in Denemarken; (Mouritsen 1994); oligochaeten en insecten in Varangerfjord in Noord Noorwegen en op Helgoland (Lifjeld 1984, Dierschke 1998). Het tamelijk eenzijdige beeld voor de Nederlandse Waddenzee, van een dieet dat sterk door wormen gedomineerd wordt, behoeft dus vermoedelijk enige nuancering. Bonte Strandlopers kunnen zeker ook kleine tweekleppigen, slakjes, kreeftachtigen en insecten eten als de mogelijkheden zich voordoen. Van de 'wormen-eters' is de Bonte Strandloper wellicht de meest veelzijdige.



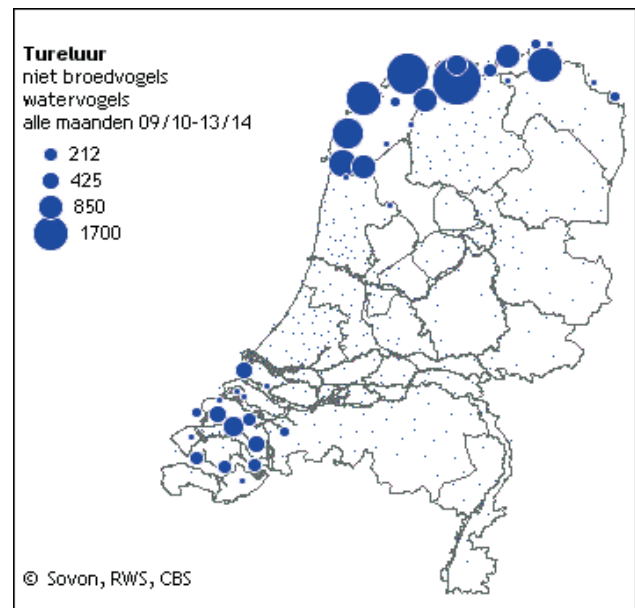
Figuur 10.16. Seizoenspatroon van de Tureluur in kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).

## 10.2.6 Tureluur

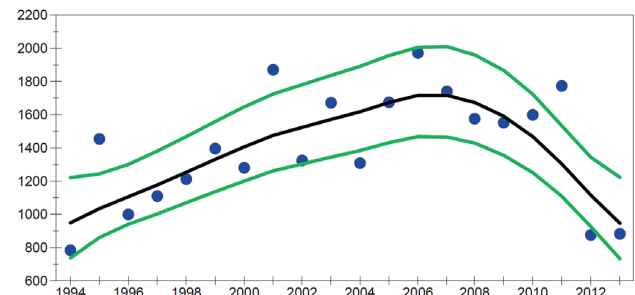
### 10.2.6.1 Aantallen en verspreiding

Het Waddengebied wordt aangedaan door verschillende populaties Tureluurs (Delany *et al.* 2009). Op de kwelders en op de eilanden broeden flinke aantallen van de ondersoort *Tringa totanus brittanica*, die in juli-augustus samen met vogels uit het binnenland het wad opzoeken alvorens voor het grootste deel weg te trekken richting ZW-Europa. Tegelijkertijd arriveren grote aantallen Tureluurs afkomstig uit Scandinavië (*T. t. totanus*) in het gebied op weg naar voornamelijk Afrikaanse winterkwartieren. Iets later (vanaf augustus-september komen IJslandse broedvogels (*T. t. robusta*) aan om in de Waddenzee te ruien en te overwinteren. De kleinere doortrekkie in het voorjaar bestaat grotendeels uit Scandinavische broedvogels. De aantallen in Pinkegat en Zoutkamperlaag (Figuur 10.16) volgen het globale seizoenspatroon in de Waddenzee (Hornman *et al.* 2015), zij het dat het maximum hier in augustus valt in plaats van in juli. Het studiegebied herbergt zo'n 7-9% van het Waddentotaal in de nazomer en de winter, en ruim 10% in mei (Figuur 10.17). Na een gestage stijging lijken de gemiddelde aantallen hier in recente jaren scherp te zijn gedaald (Figuur 10.18), iets wat ook in de Waddenzee als geheel is geconstateerd (Hornman *et al.* 2015).

Het oogstbare voedselaanbod voor de Tureluur wordt in dit rapport berekend voor de maanden juli en januari. De grote zomerpiek in juli bestaat overwegend uit Scandinavische en Nederlandse broedvogels, die een begin maken met de slagpenruien en opvetten voor de trek naar zuidelijker overwinteringsgebieden af te maken. De winterpopulatie in januari bestaat overwegend uit IJslandse Tureluurs, die het in deze periode niet heel gemakkelijk hebben, gezien het feit dat tijdens vorstperioden vaak veel



Figuur 10.17. Verspreiding van niet-broedende Tureluurs in Nederland.

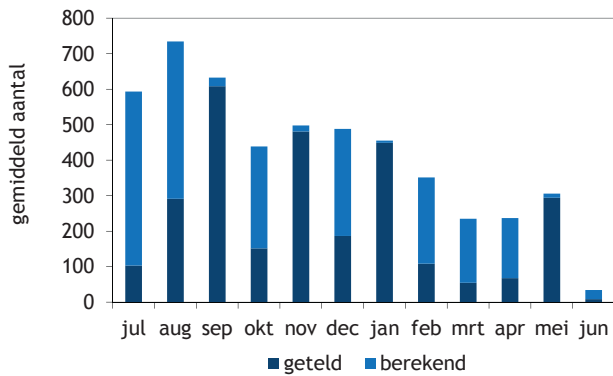


Figuur 10.18. Aantalsontwikkeling van de Tureluur in Pinkegat en Zoutkamperlaag (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

sterfte optreedt in vergelijking met andere soorten wadvogels.

### 10.2.6.2 Dieet

Het dieet van deze meest algemene en wijd verspreide ruit in de Nederlandse Waddenzee is slechts in enkele relatief kleine studies onderzocht, maar de soort is wel in meerdere gebieden (Schiermonnikoog, Terschelling, Vlieland, Groninger kust, Dollard, en buiten de Waddenzee, op een aantal plaatsen in Zeeland) en op verschillende manieren (braakballen, faeces, directe observaties) bestudeerd. Het dieet is divers, met als belangrijkste prooien enerzijds allerlei wormen: zeeduizendpoten en andere grote wormen zoals Zandzagers *Nephtys* en Schelpkokerwormen *Lanice*) en kleine wormen (zoals Wapenworm), Zeerupsen *Harmothoe* en kreeftachtigen (vooral kleine krabben, maar ook Garnalen en Slijkarnalen en Wadslakjes. Ook aller-



Figuur 10.19. Seizoenspatroon van de Steenloper in kombergingen Pinkegat en Zoutkamperlaag o.b.v. hoogwatertellingen, 10 seizoenen 2004/05-2013/14. Staven geven gemiddelde aantallen per maand, verdeeld in 'geteld' en 'berekend' (= bijgeschat op basis van tellingen in andere gebieden en maanden).

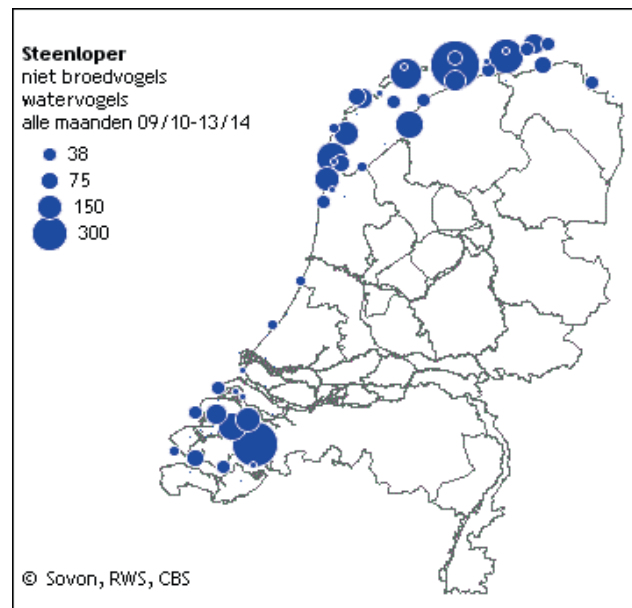
lei andere prooien figureren in het dieet, al kunnen deze op bepaalde momenten en plaatsen belangrijk zijn. In deze groep vallen allerlei kleine tweekleppige schelpdieren, spinnen, insecten en vis (Roselaar 1970, de Vlas 1970, Zwarts 1974, Osieck 1976, Nolet 1983, Meire 1987, Zwarts 1991). Hetzelfde brede prooienspectrum blijkt uit een aantal buitenlandse studies, al lijken schelpdieren (tweekleppige schelpdieren en gastropoden) relatief vaak iets belangrijker (Goss-Custard 1969, Höfmann & Hoerschelmann 1969, Davidson 1971, Goss-Custard & Jones 1976, Evans *et al.* 1979, Moreira 1997, Petersen & Exo 1999).

## 10.2.7 Steenloper

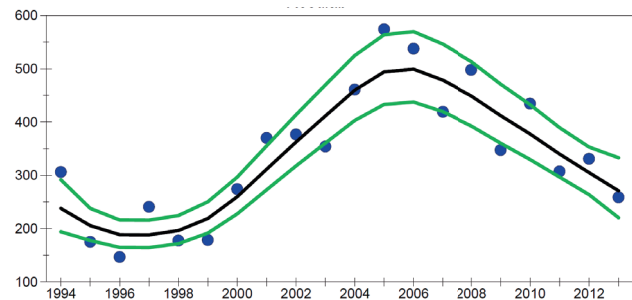
### 10.2.7.1 Aantallen en verspreiding

Het seizoensvoorkomen van Steenlopers in Zoutkamperlaag en Pinkegat (Figuur 10.19) volgt dat in de Waddenzee als geheel (Hornman *et al.* 2015). De soort is het meest talrijk in de nazomer, waarna de aantallen dalen tot in april, en in mei een kleine doortrekkiepijkt. De nazomerpiek bestaat uit een mix van vogels (voornamelijk uit Palearctische broedgebieden) die snel opvetten en doortrekken naar Afrikaanse winterkwartieren (vooral juli-begin augustus) en vogels uit Groenland en NO-Canada die in de Waddenzee de vleugelrui doormaken en hier of elders in Europa blijven overwinteren (Delany *et al.* 2009). De aantallen in het studiegebied vormen in alle jaargetijden zo'n 10-13% van het Waddenzee-totaal (Figuur 10.20). Ook de langetermijntrend volgt die van de Waddenzee, met vanaf midden jaren '90 eerst een toename gevolgd door een daling, die wel wat scherper uitvalt in het studiegebied (Figuur 10.21).

Het oogstbare voedselaanbod voor de Steenloper wordt in dit rapport berekend voor de maanden



Figuur 10.20. Verspreiding van niet-broedende Steenlopers in Nederland.



Figuur 10.21. Aantalsontwikkeling van de Steenloper in Pinkegat en Zoutkamperlaag (het jaarlijkse gemiddelde is weergegeven als punt, samen met de met trendspotter berekende trendlijn en 95% betrouwbaarheidsinterval).

augustus en januari. In augustus wordt in de Waddenzee geruid en opgevet; januari staat voor de moeilijker wordende omstandigheden in het winterhalfjaar.

### 10.2.7.2 Dieet

Uit de verschillende handboeken blijkt de Steenloper een alleseter is. Uit deze literatuur blijkt een grote variatie in voedsel. Bovendien is de Steenloper in staat om, afhankelijk van de omgeving en de beschikbaarheid van voedsel, zijn foerageergedrag en techniek aan te passen. Op basis van maagonderzoek, ten dele aan voor dit doel geschoten vogels, onderzoek van braakballen en van uitwerpselen en het waarnemen van foeragerende vogels blijkt dat het voedselpakket van de Steenloper niet alleen zeer divers is maar ook van plaats tot plaats, gedurende het jaar en ook van individu tot individu zeer sterk kan verschillen. Bovendien blijkt de Steenloper een opportunist die, afhankelijk van het aanbod



aan voedsel, sterk op veranderingen in aanbod kan anticiperen.

Steenlopers foerageren vooral op rotsen of surrogaat-rotskusten zoals kades, strekdammen, dijkvoeten en op mossel- en schelpenbanken en bij hoogwater ook wel op kwelderranden, aanspoelselranden, havenkades of nog hoger op de kust. Ze eten vermoedelijk alles wat eetbaar is, waaronder aas, aangespoelde kwallen, zaden, insecten en vlokreeften *Gammarus* uit aanspoelsel en zeepokken. Het dieet bestaat echter meestal uit allerlei kleine dierlijke prooien die ze onder en tussen schelpen en steentjes vinden. Ze eten vermoedelijk alles wat eetbaar is, waaronder aas (Glutz van Blotzheim *et al.* 1977), aangespoelde kwallen (Ates 1991), zaden, insecten en vlokreeften uit aanspoelsel (Höfmann & Hoerschelmann 1969, Davidson 1971, Jones 1975, Doyon & McNeil 1978, Whitfield 1990), en zeepokken (Davidson 1971, prater 1972, Jones 1975). Als een van de weinige soorten steltlopers kunnen Steenlopers ook levende zeepokken eten, waarvan ze het pantser met hun snavel open hakken (Groves 1978).

In Britse estuaria waren Mosselen, Kokkels en/of Nonnetjes soms belangrijk (Campbell 1966, Davidson 1971, prater 1972, Jones 1975). In de Wash werden soms zelfs in de helft van de bekeken Steenloper-braakballen resten van deze schelp-

dieren gevonden. Gastropoden waren vrijwel even belangrijk in deze studies, maar over het algemeen domineerden kreeftachtigen, insecten en nog andere prooien het dieet. Omdat meestal kleine organismen worden gegeten die onder en tussen schelpen en steentjes worden gevonden, en zich dit soms onder de ogen van waarnemers afspeelt, is er weinig goede informatie over het dieet van de Steenloper in de Waddenzee. De meest omvangrijke studie is die van Meelis (1964ab) die op Vlieland Steenlopers observeerde en ook magen en uitwerpselen onderzocht. Hij vond een divers spectrum aan prooien: tweeklep-pige schelpdieren (mosseltjes, Nonnetjes, kleine Strandgapers), *gastropoda* (Wadslakjes, Alikruik), vrij veel zeeduizendpoot, en verder krabben, Slijkgarnaal, insecten en vis (grondels). Verder zijn er uit de Waddenzee alleen wat observaties van Nolet (1983), die op Terschelling Steenlopers Slijkgarnalen zag eten, en van Steketee (1976), die op Vlieland krabben en Slijkgarnalen gegeten zag worden. In de Westerschelde werden schelpdieren, waaronder Nonnetjes en Wadslakjes, zeeduizendpoot, Slijkgarnaal en insecten als prooien gevonden (Ruiters 1992). In de haven van Bruinisse zag Valk (1977) hoe Steenlopers mossel- en kokkelvlees aten van aangevoerde vangsten van schelpdiervissers.

## 6. Literatuur

- ANDERS N.R., CHURCHYARD T. & HIDDINK J.G. 2009. Predation of the shelduck *Tadorna tadorna* on the mud snail *Hydrobia ulvae*. *Aquatic Ecology* 43: 1193-1199.
- ARCAS J.F.B. & PARAMOS M. 2003. Diet and habitat use of Sanderling *Calidris alba* wintering in a southern European estuary. *Alauda* 71: 69-77.
- ATES R.M.L. 1991. Predation on Cnidaria by Vertebrates Other Than Fishes. *Hydrobiologia* 216: 305-307.
- AUDITCOMMISSIE 2014a. Advies evaluatie 2007 t/m 2012 en rapportage 2013 van de Auditcommissie Monitoring van aardgaswinning onder de Waddenzee vanaf de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen. Rapport 2796-83. Commissie voor de milieueffectrapportage, Utrecht.
- AUDITCOMMISSIE 2014b. Bijlage bij brief 2796-87, advies over monitoringprogramma 2014 t/m 2019 gaswinning onder de Waddenzee vanaf de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen. Brief CMer 2796-87. Utrecht.
- AUDITCOMMISSIE 2014c. Brief aan minister van EZ over Monitoringsprogramma 2014 t/m 2019 gaswinning Waddenzee Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen. Brief CMer 2796-87/Ha/jr. Utrecht.
- AUDITCOMMISSIE 2015. Monitoring van aardgaswinning onder de Waddenzee vanaf de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen. Advies van de AuditCommissie over de resultaten van het monitoringsjaar 2014. Rapport 3047. Commissie voor de milieueffectrapportage, Utrecht.
- BALLARD B.M., THOMPSON J.E., PETRIE M.J., CHEKETT M. & HEWITT D.G. 2004. Diet and nutrition of northern pintails wintering along the southern coast of Texas. *Journal of Wildlife Management* 68: 371-382.
- BAUER K.M. & GLUTZ VAN BLOTZHEIM U.N. 1968. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 2. Anseriformes (Vol. 1). Frankfurt am Main.
- BENGTSON S.A. & SVENSSON B. 1968. Feeding Habits of *Calidris alpina* l and *C Minuta* Leisl (Aves) in Relation to Distribution of Marine Shore Invertebrates. *Oikos* 19: 152-&.
- BEUKEMA J.J. 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 8: 94-107.
- BEUKEMA J.J. 2002. Expected changes in the benthic fauna of Wadden Sea tidal flats as a result of sea-level rise or bottom subsidence. *Journal of Sea Research* 47: 25-39.
- BLOMERT A.-M., ENS B.J., GOSS-CUSTARD J.D., HULSCHER J.B. & ZWARTS L. 1996. Oystercatchers and their estuarine food supplies. *Ardea* 84A: 1-538.
- BOS T.A. & SCHEFFERLIE G.J. 1988. Verspreiding, aantallen, rui en voedselécologie van de Bergeend (*Tadorna tadorna* L.) in de Ooster- en Westerschelde. Studentenrapport 06-88. Dienst Getijdewateren, Middelburg.
- BROCHET A.L., DESSBORN L., LEGAGNEUX P., ELMBERG J., GAUTHIER-CLERC M., FRITZ H. & GUILLEMAIN M. 2012. Is diet segregation between dabbling ducks due to food partitioning? A review of seasonal patterns in the Western Palearctic. *Journal of Zoology* 286: 171-178.
- BRYANT D.M. & TATNER P.A.U.L. 1991. Intraspecific variation in avian energy expenditure: correlates and constraints. *Ibis* 133: 236-245.
- BUXTON N.E. 1981. The importance of food in the determination of the winter flock sites of the Shelduck. *Wildfowl* 32: 79-87.
- BUXTON N.E. & YOUNG C.M. 1981. The food of the Shelduck in north-east Scotland. *Bird Study* 28: 41-48.
- CADEE G.C. 1994. Eider, Shelduck, and Other Predators, the Main Producers of Shell Fragments in the Wadden Sea - Paleoecological Implications. *Palaeontology* 37: 181-202.
- CAMPBELL B. 1966. Turnstone scavenging after Oystercatchers. *British Birds* 68: 151-152.
- CHARNOV E.L. 1976. Optimal Foraging - Attack Strategy of A Mantid. *American Naturalist* 110: 141-151.
- CLARK N.A. 1983. The ecology of Dunlin (*Calidris alpina* L.) wintering on the Severn estuary. Thesis University of Edinburgh.
- COMPTON T.J., VAN DER MEER J., HOLTHUIJSEN S., KOOLHAAS A., DEKINGA A., TEN HORN J., KLUNDER L., MCSWEENEY N., BRUGGE M., VAN DER VEER H.W. & PIERSMA T. 2013. Synoptic intertidal benthic surveys across the Dutch Wadden Sea 2008-2011. NIOZ-rapport 2013-1. Royal Netherlands Institute for Sea Research, t' Horntje.
- DANTUMA R. 1970. Bontbekplevier; verslag over de waarnemingen gedaan tijdens het zomerkamp schier-3 in 1967. Schierboek 4.
- DAVIDSON P.E. 1971. Some Foods taken by Waders in Morecambe Bay, Lancashire. *Bird Study* 18: 177-186.
- DE VLAS J. 1970. Een inleidend onderzoek naar de aantallen wadvogels, hun potentiële prooidieren en het dieet van de Tureluur in een gebied ten noorden van de Groningse kust, nabij een lozingspunt voor afvalwater. Doctoraalverslag R.U. Groningen. Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- DE VRIES V. 1939. Bijdrage tot de voedselbiologie van een viertal eenden-soorten, naar aanleiding

- van materiaal, afkomstig van Vlieland en Ter-schelling. *Limosa* 12: 87-98.
- DEKINGA A., DIETZ M.W., KOOLHAAS A. & PIERSMA T. 2001. Time course and reversibility of changes in the gizzards of red knots alternatively eating hard and soft food. *Journal of Experimental Biology* 204: 2167-2173.
- DELANY S., SCOTT D., DODMAN T. & STROUD D. 2009. An Atlas of Wader Populations in Africa and Western Eurasia. Wageningen.
- DESBORN L., BROCHET A.L., ELMBERG J., LEGAGNEUX P., GAUTHIER-CLERC M. & GUILLEMAIN M. 2011. Geographical and temporal patterns in the diet of pintail *Anas acuta*, wigeon *Anas penelope*, mallard *Anas platyrhynchos* and teal *Anas crecca* in the Western Palearctic. *European Journal of Wildlife Research* 57: 1119-1129.
- DIERSCHKE V. 1998. High profit at high risk for juvenile Dunlins *Calidris alpina* stopping over at Helgoland (German Bight). *Ardea* 86: 59-69.
- DOYON D. & MCNEIL R. 1978. Regime alimentaire de quelques oiseaux de rivage sur deux milieux lagunaires des Iles-de-la-Madeleine, dans le Golfe Saint-Laurent, Quebec. *La Terre et la Vie* 32: 343-385.
- DRENT R.H. & PIERSMA T. 1990. An exploration of the energetics of leap-frog migration in arctic-breeding waders. In: E. Gwinner (red), *Bird Migration*, p. 399-412. Springer, Berlin.
- DUIJNS S., HIDAYATI N.A. & PIERSMA T. 2013. Bar-tailed Godwits *Limosa l. lapponica* eat polychaete worms wherever they winter in Europe. *Bird Study* 60: 509-517.
- DUIJNS S., KNOT I.E., PIERSMA T. & VAN GILS J.A. 2014. Field measurements give biased estimates of functional response parameters, but help explain foraging distributions. *Journal of Animal Ecology* n/a-n/a.
- DURELL S.E.A.L.V.D. & KELLY C.P. 1990. Diets of Dunlin *Calidris alpina* and Grey Plover *Pluvialis squatarola* on the Wash as determined by dropping analysis. *Bird Study* 37: 44-47.
- EHLERT W. 1964. Zur Ökologie und Biologie der Ernährung einiger Limikolen-Arten. *Journal für Ornithologie* 105: 1-53.
- ELIAS E. & WANG Z.B. 2013. Abiotische gegevens voor monitoring effect bodemdaling. Rapport. Deltares, Delft.
- ENS B.J., DOKTER A.M., RAPPOLDT C. & OOSTERBEEK K. 2015a. Wat bepaalt de draagkracht van de Waddenzee voor wadvogels: onderzoek naar het verspreidingsgedrag van Scholeksters. Sovon-rapport 2015/02. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- ENS B.J., KROL J., VAN DER MEER J., PIENING H., WIJSMAN J.W.M., SCHEKKERMAN H. & RAPPOLDT C. 2015b. Monitoring van het voor vogels oogstbare voedselaanbod in de kombergingen van het Pinkegat en Zoutkamperlaag. Sovon-rapport 2015.15. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- ENS B.J., OOSTERBEEK K.H. & RAPPOLDT C. 2008. WEBTICS voor Kanoeten. Rapportage over de werkzaamheden die nodig zijn om het simulatiemodel WEBTICS toe te passen op de Kanoet. SOVON-onderzoeksrapport 2008/13. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- ENS B.J., RAPPOLDT C. & ZWARTS L. 2006. WEBTICS voor Wulpen. Rapportage over de werkzaamheden die nodig zijn om het simulatiemodel WEBTICS toe te passen op de Wulp. SOVON-onderzoeksrapport 2006-11/EcoCurves rapport 3. SOVON Vogelonderzoek Nederland/EcoCurves, Beek-Ubbergen/Haren.
- ENS B.J. & ZWARTS L. 1980. Territoriaal gedrag bij wulpen buiten het broedgebied. *Watervogels* 5: 155-169.
- ESSELINK P. & VAN BELKUM J. 1986. De verspreiding van de Zeeduizendpoot *Nereis diversicolor* en de Kluut *Recurvirostra avosetta* in de Dollard in relatie tot verminderde afvalwaterlozing. Rapport GWAO-86.155. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren,
- EULISS N.H. & JARVIS R.L. 1991. FEEDING ECOLOGY OF WATERFOWL WINTERING ON EVAPORATION PONDS IN CALIFORNIA. *The Condor* 93: 582-590.
- EVANS P.R., BREAREY D.M. & GOODYER L.R. 1980. Studies on Sanderling at Teesmouth. NE England. *Wader Study Group Bulletin* 30: 18-20.
- EVANS P.R., HERDSON D.M., KNIGHTS P.J. & PIENKOWSKI M.W. 1979. Short-Term Effects of Reclamation of Part of Seal Sands, Teesmouth, on Wintering Waders and Shelduck .1. Shorebird Diets, Invertebrate Densities, and the Impact of Predation on the Invertebrates. *Oecologia* 41: 183-206.
- FERNS P.R. & REED J.P. 2009. Effects of the Cardiff Bay tidal barrage on the abundance, ecology and behaviour of shelducks *Tadorna tadorna*. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19: 466-473.
- GERRITSEN A.F.C. & MEIBOOM A. 1986. The Role of Touch in Prey Density-Estimation by *Calidris-Alba*. *Netherlands Journal of Zoology* 36: 530-561.
- GLUTZ VAN BLOTZHEIM U.N., BAUER K.M. & BEZZEL E. 1975. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 7. Charadriiformes (Vol. 1)*. Wiesbaden.
- GLUTZ VAN BLOTZHEIM U.N., BAUER K.M. & BEZZEL E. 1977. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 7. Charadriiformes (Vol. 2)*. Wiesbaden.
- GOEDE A.A., NIEBOER E. & ZEGERS P.M. 1990. Body mass increase, migration pattern and

- breeding grounds of Dunlins *Calidris alpina* staging in the Dutch Wadden Sea in spring. *Ardea* 78: 135-144.
- GOETHE F. 1961. A survey of moulting Shelduck on Knechtsand. *British Birds* 54: 106-115.
- GOSS-CUSTARD J.D. 1969. The winter feeding ecology of the Redshank *Tringa totanus*. *Ibis* 111: 338-356.
- GOSS-CUSTARD J.D. 1980. Competition for food and interference among waders. *Ardea* 68: 31-52.
- GOSS-CUSTARD J.D. & JONES R.E. 1976. The diets of Redshank and Curlew. *Bird Study* 23: 233-243.
- GOSS-CUSTARD J.D., JONES R.E. & NEWBERY P.E. 1977. The ecology of the Wash. I. Distribution and diet of wading birds (Charadrii). *Journal of Applied Ecology* 14: 681-700.
- GOSS-CUSTARD J.D., WEST A.D., YATES M.G., CALDOW R.G., STILLMAN R.A., BARDSLEY L., CASTILLA J., CASTRO M., DIERSCHKE V., DURELL S.E.A.L., EICHHORN G., ENS B.J., EXO K.M., UDAYANGANI-FERNANDO P.U., FERNS P.N., HOCKEY P.A.R., GILL J.A., JOHNSTONE I., KALEJTA-SUMMERS B., MASERO J.A., MOREIRA F., NAGARAJAN R.V., OWENS I.P.F., PACHECO C., PEREZ-HURTADO A., ROGERS D., SCHEIFFARTH G., SITTERS H., SUTHERLAND W.J., TRIPLET P., WORRALL D.H., ZHARIKOV Y., ZWARTS L. & PETTIFOR R.A. 2015. Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macro-invertebrates (vol 81, pg 501, 2006). *Biological Reviews* 90: 995-995.
- GOSS-CUSTARD J.D., WEST A.D., YATES M.G., CALDOW R.W.G., STILLMAN R.A., BARDSLEY L., CASTILLA J., CASTRO M., DIERSCHKE V., DURELL S.E.A.L.V.D., EICHHORN G., ENS B.J., EXO K.M., UDAYANGANI-FERNANDO P.U., FERNS P.N., HOCKEY P.A.R., GILL J.A., JOHNSTONE I., KALEJTA-SUMMERS B., MASERO J.A., MOREIRA F., NAGARAJAN R.V., OWENS I.P.F., PACHECO C., PEREZ-HURTADO A., ROGERS D., SCHEIFFARTH G., SITTERS H., SUTHERLAND W.J., TRIPLET P., WORRALL D.H., ZHARIKOV Y., ZWARTS L. & PETTIFOR R.A. 2006. Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macro-invertebrates. *Biological Reviews* 81: 501-529.
- GROVES S. 1978. Age-related differences in ruddy turnstone foraging and aggressive behavior. *The Auk* 95: 95-103.
- HIRAKAWA H. 1995. Diet Optimization with a Nutrient or Toxin Constraint. *Theoretical Population Biology* 47: 331-346.
- HÖFMANN H. & HOERSCHELMANN H. 1969. Nahrungsuntersuchungen bei Limikolen durch Mageninhaltsanalysen. *Corax* 3: 7-22.
- HOLLING C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- HORNMAN M., HUSTINGS F., KOFFIJBERG K., KLAASSEN O., KLEEFSTRA R. & VAN WINDEN E. 2015. Watervogels in Nederland in 2012/2013. Sovon rapport 2015/01. RWS-rapport BM 14.27. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- JENKINS D., MURRAY M.G. & HALL P. 1975. Structure and Regulation of a Shelduck (*Tadorna tadorna* (L)) Population. *Journal of Animal Ecology* 44: 201-231.
- JONES R.E. 1975. Food of Turnstones in the Wash. *British Birds* 68: 339-341.
- KELLY C. 2008. Sanderling studies on the Wash. Report Wash Wader Ringing Group 2006-2007. Wash Wader Ringing Group.
- KEMPF N. & KLEEFSTRA R. 2013. Moulting Shelduck in the Wadden Sea 2010-2012. JMMB Report. CWSS, Wilhelmshaven.
- KERSTEN M. & PIERSMA T. 1987. High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75: 175-187.
- KLEEFSTRA R., SMIT C., KRAAN C., AARTS G., VAN DIJK J. & DE JONG M. 2011. Het toegenomen belang van de Nederlandse Waddenzee voor ruiende Bergeenden. *Limosa* 84: 145-154.
- KNIEF W. 1987. Die Bedeutung des Wattenmeeres für Vögel. *Seevögel* 8: 23-28.
- KRAAN C., PIERSMA T., DEKINGA A. & FEY B. 2006. Bergeenden vinden Slijkgarnaaltjes en rust op nieuwe ruiplaats bij Harlingen. *Limosa* 79: 19-24.
- KRAAN C., VAN GILS J.A., SPAANS B., DEKINGA A., BIJLEVELD A.I., VAN ROOMEN M., KLEEFSTRA R. & PIERSMA T. 2009. Landscape-scale experiment demonstrates that Wadden Sea intertidal flats are used to capacity by molluscivore migrant shorebirds. *Journal of Animal Ecology* 78: 1259-1268.
- LANGE G. 1968. Über Nahrung, Nahrungsaufnahme und Verdauungstrakt mitteleuropäischer Limikolen. *Beiträge Vogelkunde* 13: 225-334.
- LANGSTON R. 2002. Sanderling *Calidris alba*. In: C.V. Wenham, M.P. Toms, J.H. Marchant, J.A. Clark, G.M. Siriwardena & S.R. Baillie (red), *The Migration Atlas: Movements of the Birds of Britain and Ireland*, p. 297-299. T. & A.D. Poyser, London, United Kingdom.
- LIFJELD J.T. 1984. Prey Selection in Relation to Body Size and Bill Length of 5 Species of Waders Feeding in the Same Habitat. *Ornis Scandinavica* 15: 217-226.
- MADON P. 1935. Contribution à l'étude du régime des oiseaux aquatiques. *Alauda* 7: 60-84.
- MEELIS E. 1964a. De Steenloper. *Aythya* 3: 2-11.

- MEELIS E. 1964b. Steenlopers. *Amoeba* 40: 7-9.
- MEESTERS H.W.G., DIJKEMA K.S., VAN DUIN W.E., SMIT C.J., DANKERS N., REIJNDERS P.J.H., KATS R.K.H. & DE JONG M.L. 2006. Natuurwaarden in de Kombergingsgebieden Pinkegat en Zoutkamperlaag en mogelijke effecten van bodemdaling door gaswinning. Alterra-rapport 1310. Alterra, Wageningen.
- MEIRE P.M. 1987. Foraging Behavior of Some Wintering Waders: Prey-Selection and Habitat Distribution. In: A.C. Kamil, J.R. Krebs & H.R. Pulliam (red), *Foraging Behaviour*, p. 215-237. Plenum Press, New York.
- MOREIRA F. 1997. The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a South European estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 44: 67-78.
- MOURITSEN K.N. 1994. Day and Night Feeding in Dunlins *Calidris-Alpina* - Choice of Habitat, Foraging Technique and Prey. *Journal of Avian Biology* 25: 55-62.
- NAM 2014a. Gaswinning Moddergat, Lauwersoog, Vierhuizen (MLV); Integrale beoordeling monitoring 2007-2012. Rapport. NAM, Assen.
- NAM 2014b. Monitoringprogramma 2014 t/m 2019 in het kader van de gaswinning van de locaties Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen. Versie 7 juli 2014. Rapport EP201407210103. NAM, Assen.
- NEHLS G. & TIEDEMANN R. 1993. What determines the densities of feeding birds on tidal flats? A case study on Dunlin, *Calidris alpina*, in the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 375-384.
- NOLET B. 1983. Consumptie door steltlopers op het wad, I en II. *Aythya* 22: 4-16.
- OSIECK E. 1976. Inleiding Tureluuronderzoek. Vlieboek 3, Vogelwerkgroep ACJN.
- PAUW P., ZWARTS L., ROSELAAR K., KOOLHAAS J., DANTUMA R., DE BRUYN K. & EBBINGE B. 1970. Schierboek 4. Rapport NJN-VWG.
- PETERSEN B. & EXO K.M. 1999. Predation of waders and gulls on *Lanice conchilega* tidal flats in the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 178: 229-240.
- PETRACCI P.F. 2002. Diet of Sanderling in Buenos Aires Province, Argentina. *Waterbirds* 25: 366-370.
- PIENKOWSKI M.W. 1982. Diet and Energy-Intake of Grey and Ringed Plovers, *Pluvialis-Squatarola* and *Charadrius-Hiaticula*, in the Non-Breeding Season. *Journal of Zoology* 197: 511-549.
- PIERSMA T., DEKINGA A., VAN GILS J.A., ACHTERKAMP B. & VISSER G.H. 2003. Cost-benefit analysis of mollusc eating in a shorebird I. Foraging and processing costs estimated by the doubly labelled water method. *The Journal of experimental Biology* 206: 3361-3368.
- PIERSMA T., VAN AELST R., KURK K., BERKHOUDT H. & MAAS L.R.M. 1998. A new pressure sensory mechanism for prey detection in birds: the use of principles of seabed dynamics? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265: 1377-1383.
- PIERSMA T., VAN GILS J.A., DE GOEIJ P. & VAN DER MEER J. 1995. Hollings Functional-Response Model As A Tool to Link the Food-Finding Mechanism of A Probing Shorebird with Its Spatial-Distribution. *Journal of Animal Ecology* 64: 493-504.
- PRATER A.J. 1972. Food of Turnstones in Morecambe Bay. *Bird Study* 19: 51-52.
- QUAINTENNE G., VAN GILS J.A., BOCHER P., DEKINGA A. & PIERSMA T. 2010. Diet selection in a molluscivore shorebird across Western Europe: does it show short- or long-term intake rate-maximization? *Journal of Animal Ecology* 79: 53-62.
- RAPPOLDT C. 2016. Met het Wadvogel Habitat Model van datafiles naar proxies. Technische documentatie en beknopte weergave van resultaten. versie 1.1, voorjaar 2016. EcoCurves rapport 23. EcoCurves, Haren.
- RAPPOLDT C. & ENS B.J. 2013. Het effect van bodemdaling op overwinterende scholeksters in de Waddenzee. Een modelstudie met WEBTICS. EcoCurves rapport 17/ Sovon-rapport 2013/19. EcoCurves / Sovon Vogelonderzoek Nederland, Haren / Nijmegen.
- RAPPOLDT C., ENS B.J., KERSTEN M. & DIJKMAN E. 2004. Wader Energy Balance & Tidal Cycle Simulator WEBTICS. Technical Documentation version 1.1. Alterra rapport 869. Alterra, Wageningen.
- RAPPOLDT C., ROOSENSCHOON O.R. & VAN KRAALINGEN D.W.G. 2014. Intertides: maps of the intertidal by interpolation of tidal gauge data. EcoCurves Rapport 19. EcoCurves BV, Haren.
- RENEERKENS J., BENHOUSSA A., BOLAND H., COLLIER M., GROND K., GÜNTHER K., HALLGRIMSSON G.T., HANSEN J., MEISSNER W., DE MEULENAER B., NTIAMOA-BAIDU Y., PIERSMA T., POOT M., VAN ROOMEN M., SUMMERS R.W., TOMKOVICH P.S. & UNDERHILL L.G. 2009a. Sanderlings using African-Eurasian flyways: a review of current knowledge. *Wader Study Group Bulletin* 116: 2-20.
- RENEERKENS J., GROND K., KOOMSOM E., GÜNTHER K., NTIAMOA-BAIDU Y. & PIERSMA T. 2009b. Waarom overwinteren sommige Drieteenstrandlopers in de Waddenzee terwijl andere tropische stranden verkiezen? *Limosa* 82: 141-148.
- ROSELAAR K. 1970. Een onderzoek naar de activiteit van wadvogels op Schier. Schierboek 4. NJN-VWG.

- RUITERS P.S. 1992. Relaties tussen verspreiding en dieetkeus van steltlopers en het voorkomen van macrozoöbenthos in de Westerschelde: Verslag van veldwerk dat in het voorjaar van 1992 werd uitgevoerd in de Westerschelde. NIOO rapporten en verslagen 1992-04. NIOO, Yerseke.
- SIMMONS K.E.L., BROOKS D.J., COLLAR N., DUNN E., GILLMOR R., HOLLAND P.A.D., HUDSON R., NICHOLSON E.M., OGILVIE M.A., OLNEY P.J.S., ROSELAAR C.S., VOOUS K.H., WALLACE D.I.M., WATTEL J. & WILSON M.G. 1983. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Volume III Waders to Gulls. Oxford.
- SMIT C.J. & WOLFF W.J. 1981. Birds of the Wadden Sea. Rotterdam.
- SMIT J. 2001. Nieuwe ruiplaats van Bergeenden in de Waddenzee. Nieuwsbrief NZG 3: 2-3.
- SPEYBROECK J., ALSTEENS L., VINCX M. & DEGRAER S. 2007. Understanding the life of a sandy beach polychaete of functional importance *Scolelepis squamata* (Polychaeta: Spionidae) on Belgian sandy beaches (northeastern Atlantic, North Sea). Estuarine, Coastal and Shelf Science 74: 109-118.
- STEKETEE J. 1976. Verslag Steenloperonderzoek. Vlieboek 3, Vogelwerkgroep ACJN.
- STEPHENS D.W. & KREBS J.R. 1986. Foraging Theory. Princeton.
- SWANSON G.A. 1984. Invertebrates Consumed by Dabbling Ducks ( Anatinae) on the Breeding Grounds. journal of the Minnesota Academy of Science 50: 37-40.
- SWENNEN C. & MULDER T. 1995. Ruiende Bergeenden *Tadorna tadorna* in de Nederlandse Waddenzee [Moulting shelducks *Tadorna tadorna* in the Dutch Wadden Sea]. Limosa 68: 15-20.
- THOMPSON D.B.A. 1981. Feeding behaviour of wintering Shelduck on the Clyde Estuary. Wildfowl 32: 88-98.
- THOMPSON D.B.A. 1982. The abundance and distribution of intertidal invertebrates, and an estimation of their selection by Shelduck. Wildfowl 33: 151-158.
- TROOST K., VAN STRALEN M., VAN ZWEEDEN C. & BRINKMAN A.G. 2015. Ruimtelijke verspreiding van mosselen en Japanse oesters in de Waddenzee in de periode 1992 - 2013. Rapport Co62/15. IMARES Wageningen UR, Yerseke.
- VALK B. 1977. Steenlopers op mosselschepen. Het Vogeljaar 25: 70-71.
- VAN ASCH M., VAN DEN ENDE D., BRUMMELHUIS E.B.M., VAN ZWEEDEN C. & TROOST K. 2015. Het kokkelbestand in de Nederlandse kustwateren in 2015. Rapport C111.15. IMARES Wageningen UR, Yerseke.
- VAN DE KAM J., ENS B.J., PIERSMA T. & ZWARTS L. 1999. Ecologische atlas van de Nederlandse wadvogels. Haarlem.
- VAN DEN ENDE D., VAN ASCH M. & TROOST K. 2014. Het mosselbestand en het areaal aan mosselbanken op de droogvallende platen van de Waddenzee in het voorjaar van 2014. Rapport C131/14. IMARES Wageningen UR, Yerseke.
- VAN DER MEER J. & ENS B.J. 1997. Models of Interference and Their Consequences for the Spatial Distribution of Ideal and Free Predators. Journal of Animal Ecology 66: 846-858.
- VAN GILS J.A., BATTLE P.F., PIERSMA T. & DRENT R. 2005a. Reinterpretation of gizzard sizes of red knots world-wide emphasises overriding importance of prey quality at migratory stopover sites. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 272: 2609-2618.
- VAN GILS J.A., DE ROOIJ S.R., VAN BELLE J., VAN DER MEER J., DEKINGA A., PIERSMA T. & DRENT R. 2005b. Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots *Calidris canutus*. I. Prey choice. Journal of Animal Ecology 74: 105-119.
- VAN GILS J.A., DEKINGA A., SPAANS B., VAHL W.K. & PIERSMA T. 2005c. Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots *Calidris canutus*. II. Patch choice and length of working day. Journal of Animal Ecology 74: 120-130.
- VAN GILS J.A., PIERSMA T., DEKINGA A. & DIETZ M.W. 2003. Cost-benefit analysis of mollusc-eating in a shorebird II. Optimizing gizzard size in the face of seasonal demands. The Journal of experimental Biology 206: 3369-3380.
- VAN TURNHOUT C. & VAN ROOMEN M. 2008. Drieteenstrandlopers in Nederland: steeds meer wad- steeds minder strandvogel? Limosa 81: 1-10.
- VIAIN A., CORRE F., DELAPORTE P., JOYEUX E. & BOCHER P. 2011. Numbers, diet and feeding methods of Common Shelduck *Tadorna tadorna* wintering in the estuarine bays of Aiguillon and Marennes-Oléron, western France. Wildfowl 61: 121-141.
- VIELLIARD J. 1973. Autoécologie comparée du Bécasseau variable *Calidris alpina* (L.). Alauda 41: 1-33.
- WALMSLEY J. & MOSER M.E. 1981. The winter food and feeding habits of Shelduck in the Camargue, France. Wildfowl 32: 99-106.
- WANG Z.B. & EYSINK W.D. 2005. Abiotische effecten van bodemdaling in de Waddenzee door gaswinning. Vloedkommen van het Friesche Zeegat. Rapport Z3995. WL | Delft Hydraulics, Delft.
- WHITFIELD D.P. 1990. Individual Feeding Specializations of Wintering Turnstone *Arenaria-*

- Interpres. *Journal of Animal Ecology* 59: 193-211.
- WORRALL D.H. 1984. Diet of the Dunlin *Calidris alpina* in the Severn Estuary. *Bird Study* 31: 203-212.
- ZWARTS L. 1974. Vogels van het brakke getijgebied. Ecological studies on the birds of a Dutch brackish tidal area. Amsterdam.
- ZWARTS L. 1991. Mosselbanken: wadvogels op een kluitje. *Vogels* 61: 8-12.
- ZWARTS L. & BLOMERT A.-M. 1992. Why knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available. *Marine Ecology Progress Series* 83: 113-128.
- ZWARTS L., WANINK J.H. & ENS B.J. 1996. Predicting seasonal and annual fluctuations in the local exploitation of different prey by Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: a ten-year study in the Wadden Sea. *Ardea* 84A: 401-440.
-









Dit rapport is samengesteld in opdracht van de Nederlandse Aardolie Maatschappij



Sovon Vogelonderzoek Nederland

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

E [info@sovon.nl](mailto:info@sovon.nl)  
I [www.sovon.nl](http://www.sovon.nl)



Natuurcentrum Ameland



Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee