

Wat bepaalt de draagkracht van de Waddenzee voor wadvogels: onderzoek naar het verspreidingsgedrag van Scholeksters



Bruno J. Ens,
Adriaan Dokter,
Kees Rappoldt &
Kees Oosterbeek

Sovon-rapport 2015/02



Wat bepaalt de draagkracht van de Waddenzee voor wadvogels: onderzoek naar het verspreidingsgedrag van Scholeksters

Bruno J. Ens, Adriaan Dokter, Kees Rappoldt & Kees Oosterbeek



Sovon-rapport 2015.02

Dit rapport is samengesteld in opdracht van de NAM (project 710690)



Colofon

© Sovon 2015

Dit rapport is samengesteld in opdracht van de NAM

Illustraties omslag: Jeroen Onrust & Bruno Ens

Wijze van citeren: Ens B.J., Dokter A., Rappoldt K. & Oosterbeek K. 2015. Wat bepaalt de draagkracht van de Waddenzee voor wadvogels: onderzoek naar het verspreidingsgedrag van Scholeksters. Sovon-rapport 2015/02. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.

ISSN-nummer: 2212 5027

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

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

Inhoud

Dankwoord	2
Samenvatting	3
Inleiding	5
Doel van het onderzoek	5
Uitvoering van het onderzoek	5
Leeswijzer	5
Methode	7
Beschrijving UvA-BiTS	7
Vangen en zenderen van de vogels	8
Reconstructie van het getij	8
Bemonstering voedselaanbod Balgzand winter 2011/2012	10
Functionele respons op Amerikaanse Zwaardschede	11
Analyse zendergegevens	12
Home ranges	12
Habitatkeuze	12
Toetsing voorspellingen WEBTICS	12
Toename foerageertijd in loop van de winter	12
Verdeling over het voedselaanbod	13
Predatiedruk op schelpdierbanken	14
Verband tussen laagwaterfoerageergebied en hoogwatervluchtplaats	15
Resultaten	17
Voedselaanbod Balgzand winter 2011-2012	17
Verandering in habitat en foerageertijd	18
Verspreiding Scholeksters	22
Verspreiding over het voedselaanbod	22
Afname van de schelpdierbestanden	25
Plaatstrouw, partiële migratie en vorstvluchten	25
Relatie tussen hoogwatervluchtplaatsen en laagwaterfoerageergebieden	30
Discussie en conclusies	33
Foerageerintensiteit	33
Verspreiding over het wad	34
Uitputting van het voedselaanbod	35
Monitoring van de mogelijke gevolgen van bodemdaling	35
Literatuur	37
Bijlagen	41
Bijlage A	41
Bijlage B	79
Bijlage C	119
Bijlage D	121
Balgzand	121
Friesland & Griend	122
Terschelling	123
Ameland en Friese kust	124
Schiermonnikoog en Groningse kust	125

Dankwoord

Dit rapport is veel later afgerond dan tijdens de opdrachtverlening met de NAM was overeengekomen. Wij zijn de NAM zeer erkentelijk dat dit uitstel is getolereerd. Het onderzoek kon aansluiten bij het door NWO gefinancierde ZKO-project "*Monitoring abundance, composition, development and spatial variation in macrozoobenthos and birds of the national programme for sea and coastal research*".

Landschap Noord-Holland stelde de maandelijkse hoogwatertellingen van de Scholeksters op het Balgzand ter beschikking. Rob Dekker verschafte ons aanvullende gegevens over de bodemdieren op het Balgzand. Het onderzoek met UvA-BiTS *trackers* wordt ondersteund door het UvA-BiTS virtueel laboratorium, het Nederlandse eScience Center, SURFsara en SURFfoundation.

Samenvatting

Het model WEBTICS (*Wader Energy Balance Tidal Cycle Simulator*) voorspelt de draagkracht van het wad voor overwinterende Scholeksters op basis van gegevens over onder andere voedselaanbod en hoogteligging van het betreffende wad. Het model is, naast berekeningen over de effecten van handmatige en mechanische kokkelvisserij, plaaterosie en vaargeulverruiming ook ingezet om het effect van bodemdaling door gaswinning op de draagkracht te berekenen. Dit rapport beschrijft hoe het door de Universiteit van Amsterdam recent ontwikkelde *UvA-Bird Tracking System* (UvA-BiTS) is ingezet om te toetsen of het verspreidingsgedrag van vrijlevende Scholeksters overeenkomt met de voorspellingen van WEBTICS. Met UvA-BiTS kan het ruimtegebruik en gedrag van individuele vogels langdurig en in groot detail gevolgd kan worden.

Doel van het onderzoek bestond uit het toetsen van de volgende voorspellingen van WEBTICS:

1. De voorspelling dat Scholeksters vooral aan het einde van de winter, als hun energiebehoefte hoog is en de conditie van de schelpdieren laag, steeds meer tijd aan foerageren besteden, c.q. steeds meer “stress” ondervinden.
2. De voorspelde verdeling van de Scholeksters over het voedselaanbod in een periode dat er goede metingen zijn aan het voedselaanbod.
3. De voorspelling dat de predatiedruk, over de hele winter gemeten, op de lang droogliggende schelpdierbanken zeer veel hoger is dan op de kort droogliggende schelpdierbanken, zodat de draagkracht van een gebied met name door de omvang van de lang droogliggende schelpdierbanken wordt bepaald.

In het voorjaar van 2010 werden op Ameland en Schiermonnikoog in totaal 39 Scholeksters op het nest gevangen en gezenderd, c.q. van een *tracker* voorzien. Een aantal zenders viel al snel uit, maar het grootste probleem was dat de op Ameland en Schiermonnikoog gevangen broedvogels, zich over een veel groter gebied bleken te verspreiden in de wintermaanden dan voorzien bij de aanvang van het onderzoek. Hierdoor bleek een koppeling van terreingebruik en voedselaanbod niet mogelijk en was het noodzakelijk om de onderzoeksopzet aan te passen. In 2011 werden daarom aan het einde van de zomer 16 Scholeksters met mistnetten op het voedselgebied gevangen tijdens laagwater 's nachts. Er werd gekozen voor het Balgzand, omdat zo een combinatie mogelijk was met het door NWO gefinancierde ZKO (Zee- en Kustonderzoek) programma, waarbij het voedselaanbod op het Balgzand intensief werd bemonsterd.

In plaats van het hele Balgzand op grove schaal te

bemonsteren, werden een aantal vakken geselecteerd, die deels overlaptten met door de gezenderde Scholeksters intensief benutte gebieden en deels ook niet, zodat er voldoende variatie in terreingebruik was en het mogelijk zou zijn het verschil in terreingebruik te koppelen aan het voedselaanbod. De twee belangrijkste prooidieren waren de Kokkel *Cerastoderma edule* en de Amerikaanse Zwaardschede *Ensis directus*. De laatste soort kwam alleen voor op laag-gelegen kort droogvallende delen van het wad, waar Kokkels ontbraken.

De voorspelde toename in foerageerintensiteit werd niet waargenomen. Er was eerder sprake van een afname. Er zijn verschillende aanwijzingen dat dit samenhangt met het feit dat de zendervogels al vanaf het allereerste begin moeite hadden in hun voedselbehoefte te voorzien: (1) in september en oktober was de foerageerintensiteit tijdens laagwater met 90% zeer hoog – veel hoger dan in andere studies is waargenomen, (2) de zendervogels foerageerden in toenemende mate in de weilanden en uit andere studies is bekend dat weiland foerageren een minder geprefereerd alternatief is dat pas wordt toegepast als de kans op verhongering toeneemt. De zendervogels stonden hierin niet alleen: in de winter van 2011/2012 waren er vaak extreem veel Scholeksters die in de omliggende weilanden naar voedsel zochten tijdens hoogwater.

Analyse van de voortdurend veranderende verspreiding van de Scholeksters maakte duidelijk dat de vogels de waterlijn volgen. Het is aannemelijk dat de prooibeschikbaarheid afneemt na het droogvallen, doordat de prooidieren zich dieper ingraven of hun schelpen sluiten, waardoor de opnamesnelheid afneemt van de vogels die op die prooidieren jagen, en de vogels genoodzaakt worden andere voedselgebieden op te zoeken. In de tot nu toe gehanteerde versies van WEBTICS ontbreekt het hier gevonden positieve effect van het volgen van de waterlijn: een verhoogde opnamesnelheid als het wad nog onder water staat en vlak daarna. Voor Kokkels en *Ensis* kunnen de in deze studie gevonden parameterwaarden worden gebruikt. Er wordt voorgesteld dit ook voor de andere schelpdieren te doen.

Evidentie voor een waterlijn effect was niet de enige verrassende bevinding. Scholeksters leken *Ensis* te prefereren ondanks het feit dat ze op die prooi een lage opnamesnelheid realiseerden in vergelijking tot Kokkels. Mogelijk heeft dit te maken met een geringere interferentie tussen Scholeksters die op *Ensis* foerageren en een lagere kans op snavelbreuk.

Binnen WEBTICS bestaat de mogelijkheid om de vogels wat meer “uit te smeren” over het voedsellandschap, binnen de randvoorwaarde dat de vogels wel in hun voedselbehoefte kunnen blijven voorzien. Op basis van deze studie kan de beste waarde voor de “uitsmeerparameter” worden geschat.

De voorspelling dat de kortst droogliggende schelpdierbestanden het minste zouden worden uitgeput kwam niet uit. Integendeel. Het waren juist de kort droog liggende *Ensis* banken die aan het einde van de winter volledig verdwenen waren; zeer waarschijnlijk als gevolg van predatie door de Scholeksters. De voorspelling dat kortst droogliggende banken het minst worden uitgeput, hangt samen met de aanname in WEBTICS dat de model Scholeksters gaan foerageren zodra het eerste wad droogvalt. Dat is niet realistisch. De Scholeksters kunnen hun foerageeractiviteit beter concentreren in dat deel van de laagwaterperiode dat de voedselomstandigheden het gunstigste zijn en dat lijken ze ook te doen. Het aangepaste model zal opnieuw gekalibreerd moeten worden.

Doordat er op verschillende plaatsen in de Waddenzee Scholeksters werden gezenderd en omdat veel van de gezenderde Scholeksters in de loop der tijd verschillende hoogwatervluchtplaatsen bezochten, kon voor een groot aantal hoogwatervlucht-

plaatsen een verband worden gelegd met het bijbehorende laagwaterfoerageergebied. Voor alle Sovon hoogwatertelgebieden met voldoende informatie werd de afstand bepaald tussen het centrum van het hoogwatertelgebied en de maximale afstand tot de contourlijn van het laagwaterfoerageergebied. Deze afstand varieerde tussen 3 en 16 km met een gemiddelde waarde van 8 km. Dit is ongeveer de breedte van de oostelijke Waddenzee, maar het was niet zo dat de vogels die in de oostelijke Waddenzee dicht onder de vastelandkust foerageerden vaak naar de eilanden vlogen om daar te overtuigen, of omgekeerd.

De resultaten van dit onderzoek zijn op twee manieren relevant voor de monitoring van de mogelijke gevolgen van bodemdaling door gaswinning onder de Waddenzee voor de vogels die op de wadplaten naar voedsel zoeken! Ten eerste is duidelijk dat alle wadplaten potentieel voedselgebied zijn. Ten tweede kan het voedselaanbod dat in potentie oogstbaar is niet één op één vertaald worden naar draagkracht, omdat de draagkracht ook afhangt van factoren die niet (of niet makkelijk) meegewogen kunnen worden in de berekening van het oogstbare voedselaanbod, zoals interferentie. Verbetering van het model WEBTICS, waar dit onderzoek aan bijdraagt, is van belang om de schatting van de relatie tussen het oogstbare voedselaanbod en de draagkracht te verbeteren.

Inleiding

Doel van het onderzoek

In berekeningen aan de mogelijke effecten van bodemdaling op de wadvogels die op het drooggevallen wad naar voedsel zoeken speelt het model WEBTICS (Rappoldt *et al.* 2004) een centrale rol (Rappoldt & Ens 2011, Rappoldt & Ens 2013a). Dit model voorspelt de draagkracht van het wad voor overwinterende Scholeksters op basis van gegevens over onder andere voedselaanbod en hoogteligging van het wad (Rappoldt *et al.* 2003a). Door de bodem te laten zakken kan het effect van bodemdaling op de draagkracht worden berekend (Rappoldt & Ens 2011, Rappoldt & Ens 2013a). Het model is eerder gebruikt om de effecten van mechanische kokkelvisserij in de Waddenzee (Rappoldt *et al.* 2003a) en Oosterschelde (Rappoldt *et al.* 2003b), plaaterosie in de Oosterschelde (Rappoldt *et al.* 2006, Rappoldt & Ens 2013b), vaargeulverruiming in de Westerschelde (Rappoldt & Ens 2007) en handkokkelvisserij in de Waddenzee (Rappoldt *et al.* 2008) op de draagkracht te berekenen. Een belangrijke vraag is hoe betrouwbaar deze draagkrachtvoorspellingen zijn. Gedragen de Scholeksters zich wel zoals in de modelberekeningen wordt verondersteld?

Door de Universiteit van Amsterdam is recent een GPS-tracking systeem ontwikkeld waarmee het ruimtegebruik en gedrag van individuele vogels langdurig en in groot detail gevolgd kan worden (Bouten *et al.* 2013). Met dit systeem, aangeduid met UvA-BiTS, kan de vraag onderzocht worden of de Scholeksters zich gedragen zoals in de modelberekeningen met WEBTICS wordt verondersteld. In opdracht van de NAM is in de periode 2010-2012 met UvA-BiTS onderzocht of het gedrag van Scholeksters overeenkomt met de voorspellingen van WEBTICS. Doel van het onderzoek bestond uit het toetsen van de volgende voorspellingen van WEBTICS:

1. De voorspelling dat Scholeksters vooral aan het einde van de winter, als hun energiebehoefte hoog is en de conditie van de schelpdieren laag, steeds meer tijd aan foerageren besteden, c.q. steeds meer "stress" ondervinden.
2. De voorspelde verdeling van de Scholeksters over het voedselaanbod in een periode dat er goede metingen zijn aan het voedselaanbod.
3. De voorspelling dat de predatiedruk, over de hele winter gemeten, op de lang droogliggende schelpdierbanken zeer veel hoger is dan op de kort droogliggende schelpdierbanken, zodat de draagkracht van een gebied met name door de omvang van de lang droogliggende schelpdierbanken wordt bepaald.

Uitvoering van het onderzoek

Bij aanvang van het onderzoek was duidelijk dat het belangrijk zou zijn om al in een vroeg stadium berekeningen over het terreingebruik en predatiedruk uit te voeren, om eventueel aanvullend veldwerk te kunnen sturen en om een adequate respons te ontwikkelen voor eventuele problemen bij de analyse. Problemen bleven inderdaad niet uit. In het voorjaar van 2010 werden op Ameland en Schiermonnikoog in totaal 39 Scholeksters op het nest gevangen en gezenderd. De keuze voor deze gebieden werd ingegeven door het uitgebreide onderzoek dat op deze locaties al sinds langere tijd plaats vindt naar de voedsel-ecologie en populatiebiologie van Scholeksters. Er werd verondersteld dat afstemming op de bestaande onderzoeksactiviteiten de interpretatie van de verzamelde gegevens eenvoudiger zou maken en een meerwaarde zou opleveren voor alle projecten. Er werd gekozen voor broedvogels, omdat deze makkelijk op het nest te vangen zijn en ook in volgende seizoenen gemakkelijk gevolgd (en desgewenst gevangen) kunnen worden vanwege de grote trouw aan het broedterritorium (Ens *et al.* 1996a). Een aantal zenders viel al snel uit, maar het grootste probleem was dat de op Ameland en Schiermonnikoog gevangen broedvogels, zich over een veel groter gebied bleken te verspreiden in de wintermaanden dan voorzien bij de aanvang van het onderzoek. Hierdoor bleek een koppeling van terreingebruik en voedselaanbod niet mogelijk (Ens *et al.* 2012). Dat maakte het noodzakelijk om de onderzoeksopzet aan te passen. Daarbij werd gebruik gemaakt van het gegeven dat adulte Scholeksters ook extreem trouw zijn aan hun overwinteringsgebied, waar ze al aan het einde van de zomer arriveren (Ens & Cayford 1996). In 2011 werden daarom aan het einde van de zomer 16 Scholeksters met mistnetten op het voedselgebied gevangen tijdens laagwater 's nachts. Er werd gekozen voor het Balgzand, omdat zo een combinatie mogelijk was met het door NWO gefinancierde ZKO (Zee- en Kustonderzoek) programma, waarbij het voedselaanbod op het Balgzand intensief werd bemonsterd. In dat kader waren bij wijze van pilot al eerder 5 Scholeksters van een zender voorzien, die op 25 juli 2010 met een kanonnet op het Marineterrein van Den Helder waren gevangen.

Leeswijzer

Deze rapportage richt zich met name op de resultaten van het winterseizoen 2011/2012, en besteedt minder aandacht aan het vanuit de vraagstelling

bezien mislukte seizoenen 2010/2011. Daarvoor wordt verwezen naar de eerdere rapportage (Ens *et al.* 2012). Wel wordt dieper ingegaan op een aantal deels onverwachte bevindingen, die niet direct relevant zijn voor de specifieke vraagstelling van dit rapport, maar wel heel relevant voor het begrip van de ecologie van de Scholeksters die van de Waddenzee afhankelijk zijn:

1. Partiële migratie en gedrag bij strenge vorst.

Wij hadden verwacht dat de op Ameland en Schiermonnikoog geringde broedvogels standvogels waren die op het wad in de buurt van hun territorium zouden overwinteren, maar een aantal gezenderde broedvogels bleek 's winters naar een vast overwinteringsgebied elders in de Waddenzee te migreren, soms over vele tientallen kilometers. Verder werd de winter 2011/2012 gekenmerkt door een late, maar zeer strenge vorstperiode waarin een groot deel van de Waddenzee dichtvroor. Zeker de laatste jaren zijn strenge

winters zeldzaam. Uit eerder onderzoek is bekend dat strenge winters tot sterk verhoogde mortaliteit kan leiden en een deel van de Scholeksters doet besluiten het vaste overwinteringsgebied te verlaten (Camphuysen *et al.* 1996, van de Pol *et al.* 2010).

2. De relatie tussen laagwaterfoerageergebied en hoogwatervluchtplaatsen (hvp's). Doordat er op verschillende plaatsen in de Waddenzee Scholeksters werden gezenderd en omdat veel van de gezenderde Scholeksters in de loop der tijd verschillende hoogwatervluchtplaatsen bezochten, kon voor een groot aantal hoogwatervluchtplaatsen een verband worden gelegd met het bijbehorende laagwaterfoerageergebied. Dat is belangrijke kennis wanneer trends in aantallen worden vergeleken tussen kombergingen, wat een koppeling tussen hvp en komberging vereist (Wiersma *et al.* 2009, Ens *et al.* 2014), of hoogwateraantallen worden gekoppeld aan het voedselaanbod tijdens laagwater (van der Hut *et al.* 2014).

Methode

Beschrijving UvA-BiTS

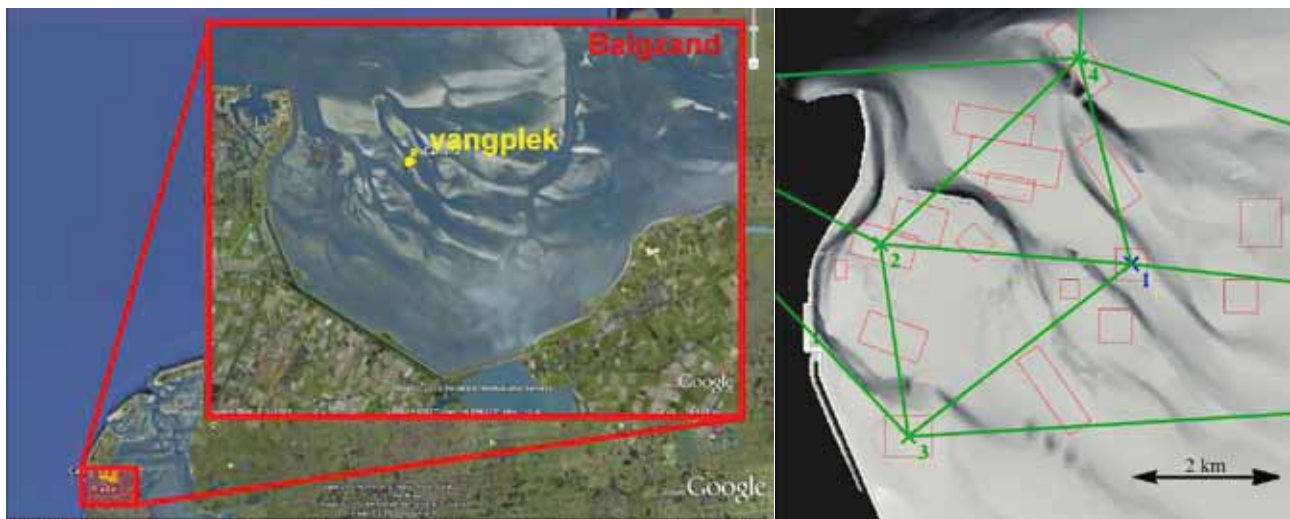
Uitgebreide informatie over het door ons gebruikte UvA-BiTS is te vinden op de website van het UvA *Bird Tracking System* (<http://www.uva-bits.nl>) en in een recente wetenschappelijke publicatie (Bouten *et al.* 2013). Het gewicht van de GPS-*trackers* is 14,5 g en het tuigje waarmee ze op de vogel gebonden worden weegt nog eens 2 gram. Het tuigje wordt geheel bedekt door lichaamsveren. Alleen de GPS-*tracker* komt boven het verenkleed uit (Figuur 1).

Er is een conventie onder ecologen dat het gewicht van een zender hooguit 5% van het lichaamsgewicht mag zijn van het dier waarop het wordt geplaatst (Gaunt *et al.* 1999). Het gewicht van volwassen Scholeksters varieert globaal genomen tussen 480 en 640 gram afhankelijk van geslacht, lichaamsgrootte en seizoen (Zwarts *et al.* 1996d), dus het gewicht van GPS-*tracker* en tuigje samen bedraagt 2,6% tot maximaal 3,4% van het lichaamsgewicht en valt daarmee ruim binnen die norm van 5%. De batterijen van de GPS-*trackers* worden met zonnecellen opgeladen. Dat betekent dat 's zomers meer metingen gedaan kunnen worden dan 's winters. Behalve een GPS systeem bevatten de GPS-*trackers* ook een 3D-versnellingsmeter. Een versnellingsmeter (Engels: *accelerometer*) meet over een kort tijdsinterval heel precies de versnelling ten opzichte van de zwaartekracht in drie richtingen (x, y en z) met een frequentie van 20 Hz. Met deze versnellingsmeter is het mogelijk vijf verschillende soorten gedrag vrij nauwkeurig te voorspellen, te weten: vliegen, foerageren, staan, zitten en poetsen (Shamoun-Baranes *et al.* 2012). Met de GPS-*trackers* kunnen we dus met grote regelmaat tot op enkele meters precies vastleggen waar een vogel is en welk gedrag het dier daar vertoont.

De UvA-BiTS communiceren draadloos via een lokaal ZigBee antenne netwerk (vergelijkbaar met "Bluetooth", dat meer energie vraagt en minder grote afstanden kan overbruggen), dus zolang de gezenderde vogel binnen bereik van één van de antennes is kan informatie worden uitgelezen. Vanwege deze draadloze communicatie wordt gesproken van "GPS-*trackers*" en niet van zenders of loggers (wat ons er niet van zal weerhouden over "gezenderde" Scholeksters te schrijven). De afstand waarover contact mogelijk is varieert (Bouten *et al.* 2013), maar bedraagt in het geval van ons Scholekster onderzoek ongeveer 500-1000 m. Nadat de GPS-*tracker* m.b.v. een tuigje op de Scholekster is bevestigd hoeft de vogel alleen af en toe in de buurt van de ontvangst-antenne te komen om de gegevens over te kunnen zenden. In de zomer is aanwezigheid in het broedterritorium voldoende en in de winter aanwezigheid op een hoogwatervluchtplaats in de buurt van de antenne. Daarmee is het mogelijk geworden om Scholeksters het hele jaar door te volgen, zelfs als de vogels tijdelijk naar een ander gebied migreren; de UvA-BiTS kunnen heel veel informatie opslaan, die na terugkeer van de vogel kan worden uitgelezen. Een belangrijk voordeel van het UvA-BiTS in vergelijking met veel andere *trackers* is de mogelijkheid om de meetinstellingen te veranderen als het basisstation contact heeft met de GPS-*tracker*. Het basisstation staat gekoppeld aan internet. Op deze manier worden de gegevens elke twee uur overgezonden naar Amsterdam en automatisch verwerkt in een *database* waarin alle UvA-BiTS gegevens van de hele wereld verzameld worden. Gebruikers hebben vervolgens toegang tot het virtueel lab (www.UvA-BiTS.nl/virtual-lab) met *webservices* om hun gegevens te visualiseren en een *interface* tot de *database* voor de statistische analyses van de gegevens.



Figuur 1. Scholekster RW001Y3, broedvogel op de kwelder van Schiermonnikoog, met een UvA-BiTS tracker. Links foeragerend op het wad en rechts tepietend. Foto's Jeroen Orrust.



Figuur 2. Links: locatie van het onderzoeksgebied op het Balgzand voor de winterperiode 2011/2012. Aangeduid is de vangplek waar de Scholeksters 's nachts met mistnetten werden gevangen op het voedselgebied. Rechts: vangplek is aangeduid met een blauw kruis en locatie van diepteloggers is aangeduid met een groen kruis en een nummer. De groene driehoeken geven de triangulatie aan waarmee de waterstanden lineair zijn geïnterpoleerd.

Vangen en zenderen van de vogels

In het voorjaar van 2010 werd begonnen met het opzetten van ontvangstsystemen en het testen van deze systemen in de verschillende gebieden. De eerste 40 GPS-trackers werden half mei geleverd en vanaf dat moment werden op Ameland en Schiermonnikoog 15 resp. 19 lokale broedvogels gevangen en voorzien van een zender. De vogels werden gevangen op het nest en in de meeste gevallen werden beide partners van een paar uitgerust met een zender. Het vangen en aanbrengen van zenders leverde uiteraard enige verstoring op, maar bij het overgrote deel van de paren heeft dit niet tot schade of verlies van de legsels geleid.

Voor de Balgzandstudie werd op 25 juli 2010 een kanonnetvangst op het Marineterrein van Den Helder uitgevoerd. Uit de 24 gevangen vogels werden 5 adulte exemplaren in goede conditie gekozen en voorzien van een zender.

De overige 20 GPS-trackers werden in de loop van het najaar geleverd. De bedoeling was om ook deze zenders al voor de winter in te zetten, maar vanwege logistieke problemen en het zeer vroeg invallen van een strenge vorstperiode vanaf eind november, werd dit uitgesteld tot 2011. Dit bleek een geluk bij een ongeluk, want op basis van de resultaten over het seizoen 2010/2011 werd duidelijk dat de aanpak van het onderzoek moest worden gewijzigd. De gezenderde Scholeksters bleken zich namelijk over een veel groter gebied te verspreiden dan voorzien; een deel van de dieren migreerde zelfs naar een heel andere deel van de Waddenzee om daar te overwinteren (Ens *et al.* 2012). Dit maakte een koppeling van de metingen van het terreingebruik met de me-

tingen van het voedselaanbod onmogelijk. Er werd daarom tot een nieuwe aanpak besloten om aan het einde van de zomer, als de volwassen Scholeksters zijn teruggekeerd vanuit het broedgebied, de lokaal overwinterende Scholeksters op het voedselgebied te vangen. Als onderzoekslocatie werd gekozen voor het Balgzand (Figuur 2), omdat zo een combinatie mogelijk was met het door NWO gefinancierde ZKO (Zee- en Kustonderzoek) programma, waarbij het voedselaanbod op het Balgzand intensief werd bemonsterd. Op 2 en 3 augustus werden daar in totaal 16 Scholeksters met mistnetten op het voedselgebied gevangen tijdens laagwater 's nachts. Met twee vogels werd nooit contact gemaakt – misschien werkte de zender niet. Een vogel werd vrij snel na het vangen dood gevonden en twee vogels verlieten vrij snel na het vangen het onderzoeksgebied. Uiteindelijk waren er dus gegevens van 11 dieren om mee te rekenen.

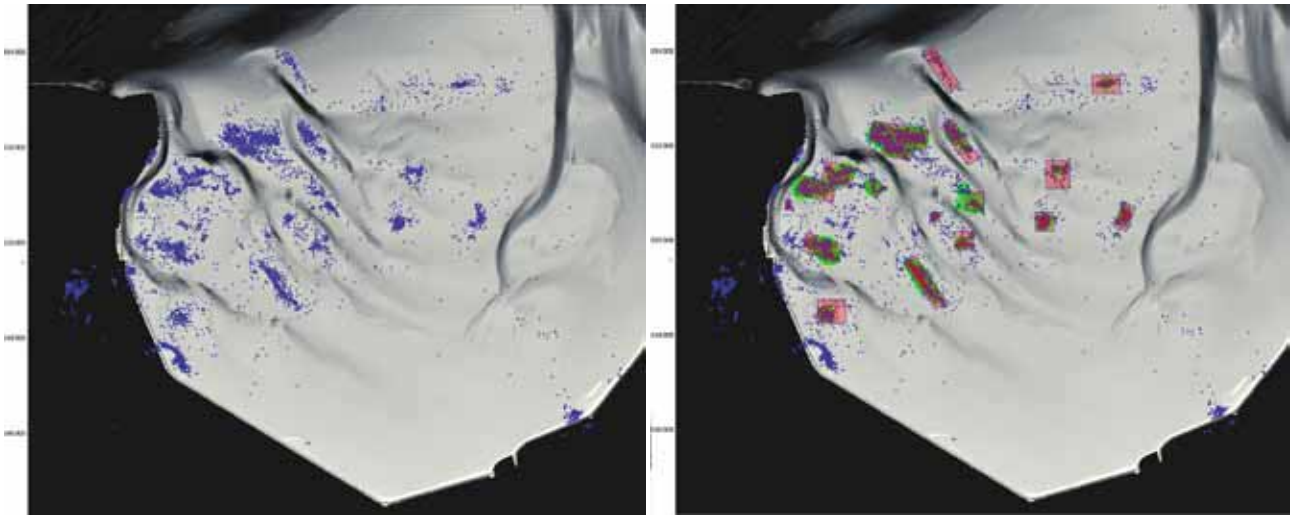
In Tabel 1 staat een overzicht van alle in het kader van dit onderzoek met UvA-BiTS uitgeruste Scholeksters.

Reconstructie van het getij

Op basis van de getijmetingen door de over de Waddenzee verspreid staande getijstations en een hoogtekaart kan voor elk moment en elke plaats via interpolatie berekend worden of het wad is drooggevallen, dan wel hoeveel water nog boven de plaat staat (Rappoldt & Ens 2013a). Dit gebeurt op basis van interpolatie en hoe groter de afstanden waarover geïnterpoleerd moet worden, hoe onnauwkeuriger dit is. Daarom werden op 4 verschillende locaties op

Tabel 1. Overzicht van alle in het kader van dit onderzoek met UvA-BITS uitgeruste Scholeksters. In de tabel staan vermeld: datum zenderen, numer vogeltrekring, kleurcode, vangplek, laatste contact, huidige status zender, huidige status vogel.

color_ring	sex	age	mass	site	device	ring_numbe	start_date	end_date	# days	start_latitude	start_longitude
MW02Z1	F		577	Schie monnikoog	20	5413618	04-06-08 11:00	16-06-08 00:00	12	53.478281	6.2089
MW10Z1	F		512	Schie monnikoog	23	5333751	04-06-08 16:42	24-06-08 11:00	20	53.478281	6.2089
GW110B6	M		583	Schie monnikoog	25	5413624	04-06-08 11:00	14-07-08 21:00	40	53.478281	6.2089
GW120B6	M		557	Schie monnikoog	29	5413616	26-05-08 17:10	31-05-09 10:10	370	53.478281	6.2089
GW210W4	F		531	Schie monnikoog	40	5369736	28-05-08 13:50	02-07-08 21:00	36	53.478281	6.2089
GW202G3	F		586	Schie monnikoog	43	5331186	09-06-08 20:45	no data	0	53.478281	6.2089
MW111Y1	M		508	Schie monnikoog	149	5413623	27-05-09 11:20	14-08-09 06:04	79	53.478281	6.2089
GW020W5	M		511	Schie monnikoog	150	5368232	29-05-09 21:10	no data	0	53.478281	6.2089
GB202G6	M		473	Schie monnikoog	151	5413617	31-05-09 11:20	22-07-09 20:31	92	53.478281	6.2089
GB021B4	M		543	Schie monnikoog	152	5413633	31-05-09 11:10	20-10-09 18:47	142	53.478281	6.2089
GW111B6	F		501	Schie monnikoog	153	5413622	19-05-09 15:00	no data	0	53.478281	6.2089
GW002W2			533	Schie monnikoog	154	5333838	19-05-09 18:20	08-07-09 15:48	90	53.478281	6.2089
RW202G5	M		508	Schie monnikoog	159	5368190	25-05-09 04:30	10-07-09 00:00	46	53.478281	6.2089
RW001Y3	F		512	Schie monnikoog	161	5368367	02-06-09 12:30	18-06-09 15:45	16	53.478281	6.2089
WR101RW3			483	Schie monnikoog	166	5411932	30-06-09 10:00	28-05-10 07:02	332	53.478281	6.2089
GW111W3	M		577	Schie monnikoog	167	5368381	29-06-09 13:45	23-07-11 00:45	793	53.478281	6.2089
GB021B3	F		502	Schie monnikoog	169	5369735	30-06-09 11:05	27-05-10 21:25	331	53.478281	6.2089
LB-WKICZ			573	Ameland	258	5413750	01-06-10 11:05	04-06-10 21:20	3	53.44784544	5.82351108
RB-RZWK			497	Ameland	280	5427260	31-05-10 17:10	26-07-10 13:16	96	53.44731584	5.823370191
LB-WLCY			593	Ameland	281	5413762	15-06-10 21:50	30-07-10 00:00	44	53.44821184	5.824056588
RW202G4	M		572	Schie monnikoog	341	5369544	09-06-10 10:35	27-01-11 04:40	232	53.478281	6.2089
RB-LHRA		> 3kj	543	Balgza nd	350	5427791	27-07-10 18:30	07-08-10 17:17	11	52.952911	4.801061
MW120Y3	F		605	Schie monnikoog	351	5427864	08-06-10 08:20	06-07-10 07:09	33	53.478281	6.2089
GW200W3	M		546	Schie monnikoog	352	5427869	04-06-10 07:30	06-02-12 08:44	612	53.478281	6.2089
RW020G4	F		508	Schie monnikoog	353	5427870	04-06-10 07:30	01-02-12 00:00	607	53.478281	6.2089
RB-LCRC			528	Ameland	357	5427271	02-06-10 12:00	27-07-12 12:32	796	53.44735483	5.822527753
RW020G4			471	Schie monnikoog	358	5427863	08-06-10 08:20	27-12-10 08:42	207	53.478281	6.2089
MW200Y3	M		479	Schie monnikoog	359	5427866	08-06-10 10:45	27-03-11 23:29	298	53.478281	6.2089
RW021G4			572	Schie monnikoog	360	5427871	04-06-10 08:40	08-02-11 09:54	244	53.478281	6.2089
RB-BBOB			566	Ameland	361	5421571	31-05-10 17:50	13-07-13 04:25	1138	53.44763819	5.823674481
RB-RZWT			482	Ameland	364	5427266	01-06-10 11:32	07-06-10 11:32	6	53.44731584	5.823370191
RW110G4			552	Schie monnikoog	365	5411871	08-06-10 10:04	13-07-13 06:18	1131	53.478281	6.2089
RB-LCRB			566	Ameland	366	5427270	02-06-10 12:00	autumn 2011	100	53.44744978	5.821113956
LB-WJCP			498	Ameland	367	5413729	31-05-10 17:40	14-10-10 08:28	136	53.44784544	5.82351108
RB-RZWY			546	Ameland	369	5427267	01-06-10 12:28	26-06-10 12:46	26	53.44763819	5.823674481
RW001G4			556	Schie monnikoog	370	5427862	08-06-10 08:20	28-01-11 04:52	239	53.478281	6.2089
RB-BBOK			548	Ameland	371	5421281	31-05-10 17:10	06-06-10 20:18	6	53.44622532	5.821808937
RB-RZWL			555	Ameland	372	5427261	31-05-10 17:30	25-07-11 16:21	420	53.44631112	5.822908474
RW111G4	F		594	Schie monnikoog	374	5427876	08-06-10 11:04	12-08-12 17:24	796	53.478281	6.2089
GW010B5	M		478	Schie monnikoog	376	5427783	09-06-10 10:47	19-12-11 16:48	598	53.478281	6.2089
RW102G4	M		541	Schie monnikoog	377	5427874	08-06-10 10:42	01-02-12 00:00	603	53.478281	6.2089
OB102R2	M		539	Schie monnikoog	378	5331220	18-06-10 11:12	28-07-10 00:00	40	53.478281	6.2089
LB-LAGL		> 3kj	497	Balgza nd	378	5429658	02-08-11 07:00	22-08-11 16:27	20	52.943238	4.856355
RB-LCRT			549	Ameland	379	5427285	15-06-10 20:30	01-12-10 04:22	188	53.44903849	5.838664672
RB-LCRP			541	Ameland	381	5427278	10-06-10 21:20	15-06-10 15:30	5	53.44735483	5.822527753
WR100B5	F		583	Schie monnikoog	382	5427875	08-06-10 10:31	11-12-10 12:51	198	53.478281	6.2089
RB-LHRB		> 3kj	595	Balgza nd	383	5427792	27-07-10 18:30	19-04-11 00:00	268	52.952911	4.801061
RW201G4	F		524	Schie monnikoog	385	5427781	09-06-10 11:07	01-01-11 19:35	206	53.478281	6.2089
RW200G4	F		489	Schie monnikoog	390	5427878	08-06-10 11:40	04-09-11 17:18	493	53.478281	6.2089
MW202Y3	M		496	Schie monnikoog	393	5427784	09-06-10 10:57	04-01-11 10:43	209	53.478281	6.2089
RB-LCR5			519	Ameland	396	5427280	10-06-10 21:45	08-01-12 21:03	577	53.44903849	5.838664672
RB-LCRQ			595	Ameland	398	5427279	10-06-10 21:35	13-06-10 02:38	2	53.44687508	5.821775289
MW210Y3			556	Schie monnikoog	401	5427786	16-06-10 18:10	01-08-10 00:00	46	53.478281	6.2089
LB-LAGE	M	> 3kj	534	Balgza nd	403	5429654	02-08-11 07:00	15-09-13 08:40	776	52.943238	4.856355
RW101G4			520	Schie monnikoog	404	5427873	08-06-10 10:16	19-10-10 21:30	133	53.478281	6.2089
RB-LHRE		> 3kj	498	Balgza nd	405	5427794	27-07-10 18:30	08-10-10 21:11	68	52.952911	4.801061
RB-CZLN		> 3kj	480	Balgza nd	406	5429667	08-08-11 05:00	11-11-11 18:47	101	52.943238	4.856355
RB-LHRN		> 3kj	519	Balgza nd	411	5427799	27-07-10 18:30	24-11-10 11:12	120	52.952911	4.801061
RB-LHRY		> 3kj	548	Balgza nd	412	5428103	27-07-10 18:30	12-11-10 00:00	107	52.952911	4.801061
LR-GEWP		> 3kj	532	Balgza nd	414	5367728	02-08-11 07:00	08-02-12 13:00	190	52.943238	4.856355
RB-CZLA		> 3kj	507	Balgza nd	416	5429659	08-08-11 05:00	13-09-12 00:00	407	52.943238	4.856355
RB-CZLB		> 3kj	522	Balgza nd	417	5429660	08-08-11 05:00	08-02-12 00:53	184	52.943238	4.856355
LB-LAGH		> 3kj	540	Balgza nd	424	5429655	02-08-11 07:00	04-02-12 13:30	186	52.943238	4.856355
LB-LAGI		2kj	542	Balgza nd	430	5429656	02-08-11 07:00	21-11-12 15:34	477	52.943238	4.856355
LB-LAGK		> 3kj	518	Balgza nd	431	5429657	02-08-11 07:00	07-09-12 12:33	402	52.943238	4.856355
LB-LAGC		2kj	527	Balgza nd	432	5429653	02-08-11 07:00	24-09-13 12:01	784	52.943238	4.856355
RB-CZLK		> 3kj	536	Balgza nd	437	5429665	08-08-11 05:00	24-08-11 00:00	21	52.943238	4.856355
RB-CZLL		> 3kj	522	Balgza nd	438	5429666	08-08-11 05:00	17-01-12 00:00	167	52.943238	4.856355
RB-CZLP		> 3kj	548	Balgza nd	441	5429668	08-08-11 05:00	17-10-13 10:26	806	52.943238	4.856355
RB-CZLJ		> 3kj	565	Balgza nd	442	5429664	08-08-11 05:00	no data	0	52.943238	4.856355
RB-CZLC		> 3kj	532	Balgza nd	443	5429661	08-08-11 05:00	13-02-12 13:51	194	52.943238	4.856355
RB-CZLE		> 3kj	507	Balgza nd	445	5429662	08-08-11 05:00	25-02-12 20:57	207	52.943238	4.856355



Figuur 3. Selectie van de onderzoeksvakken. Links: terreingebruik van de gezenderde Scholeksters in de periode 2 augustus 2011 tot 29 sept 2011 weergegeven; elk blauwe puntje is een GPS-fix. Rechts: hetzelfde terreingebruik, maar nu ook aangegeven in groen de 80% kernels voor het terreingebruik, en in roze de geselecteerde onderzoeksvakken voor de intensieve bemonstering van de schelpdieren.

het Balgzand Sensus Ultra Loggers van Reefnet Inc. geplaatst voor aanvullende metingen van de waterstand in de periode 1-29 juni 2012 (Figuur 2). Deze metingen werden eerst gecorrigeerd aan de metingen van de vaste stations van Rijkswaterstaat bij Den Helder, Den Oever en Oudeschild. Op basis van de aldus verkregen relaties konden de geïnterpoleerde waterstanden worden gecorrigeerd (zie hoofdstuk 5 in Bijlage B).

Bemonstering voedselaanbod Balgzand winter 2011/2012

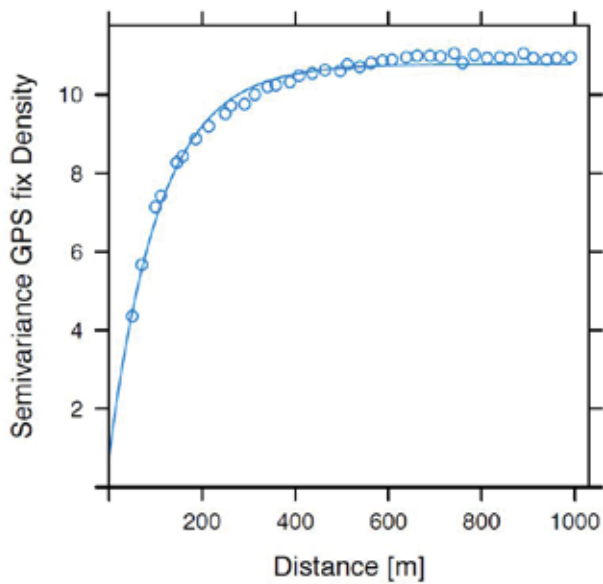
Bij de planvorming rond de bemonstering werd aangenomen dat een globaal beeld van het aanbod bodemdieren op het Balgzand verkregen zou worden uit de bemonsteringen in het kader van de surveys van het NIOZ in voor- en najaar (Beukema *et al.* 2010), de jaarlijkse schelpdiersurveys van IMARES (Bult *et al.* 2004), inclusief de kartering van de mosselbanken (van Zweeden *et al.* 2012), en het recent gestarte SIBES programma (Compton *et al.* 2013). In plaats van een verdere verdichting van dit meetnet voor het hele Balgzand, werd besloten tot een zeer fijnmazige bemonstering van een aantal gebieden waar de gezenderde Scholeksters zich in de eerste weken regelmatig ophielden. Er werden een aantal vakken geselecteerd, die deels overlapt met intensief benutte gebieden en deels ook niet, zodat er voldoende variatie in terreingebruik was en het mogelijk zou zijn het verschil in terreingebruik te koppelen aan het voedselaanbod (Figuur 3).

Een zeer hoge ruimtelijke resolutie was met de

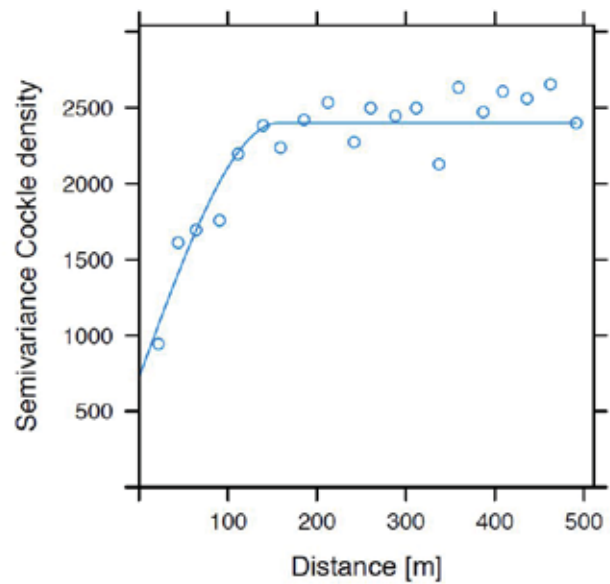
beschikbare mankracht alleen te bereiken als de bemonstering zich richtte op het belangrijkste prooidier: de Kokkel (*Cerastoderma edule*). Deze soort leeft oppervlakkig en is daardoor eenvoudig te bemonsteren. Er werd bewust voor gekozen om de dieper levende Nonnetjes (*Macoma baltica*), Strandgapers (*Mya arenaria*) en Slijkgapers (*Scrobicularia plana*) niet te bemonsteren. Deze soorten zijn alleen onder bepaalde condities (hoge dichtheid van de juiste grootteklasse) belangrijk als prooidier in de winter (Zwarts *et al.* 1996e) en op basis van de beschikbare informatie over het Balgzand (R. Dekker pers. med.) was daar niet aan voldaan. Er was in 2011 sprake van een zeer omvangrijke broedval van Kokkels en er werd besloten om niet alleen de meerjarige Kokkels te bemonsteren, maar ook deze minder profijtelijke kleine Kokkels (Zwarts *et al.* 1996b) in het bemonsteringsprogramma op te nemen. Daarnaast was er ook sprake van een zeer omvangrijke broedval van de Amerikaanse Zwaardschede (*Ensis directus*) op de lager gelegen wadplaten, waarop grote groepen Scholeksters bleken te foerageren. Ook deze voedselbron werd in het bemonsteringsprogramma opgenomen.

De bodemdieren zijn bemonsterd in de periode 26 oktober 2011 – 11 november 2011. Een tweede bemonstering vond plaats in de periode 6 maart 2012 – 21 maart 2012. Op 23 februari 2012 zijn 70 monsters genomen, vlak nadat het ijs was verdwenen.

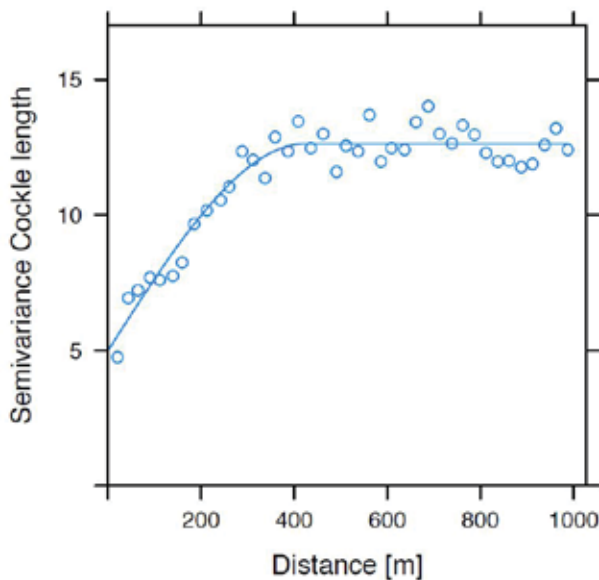
De helft van de monsterpunten bevatte geen prooidieren, dus er werd inderdaad zowel hoge kwaliteit als lage kwaliteit voedselgebied bemonsterd. Door interpolatie via kriging, gebruik makend van R package gstat (Pebesma 2010), werd binnen de onderzoeksvakken een vlakdekkend kaartbeeld verkregen



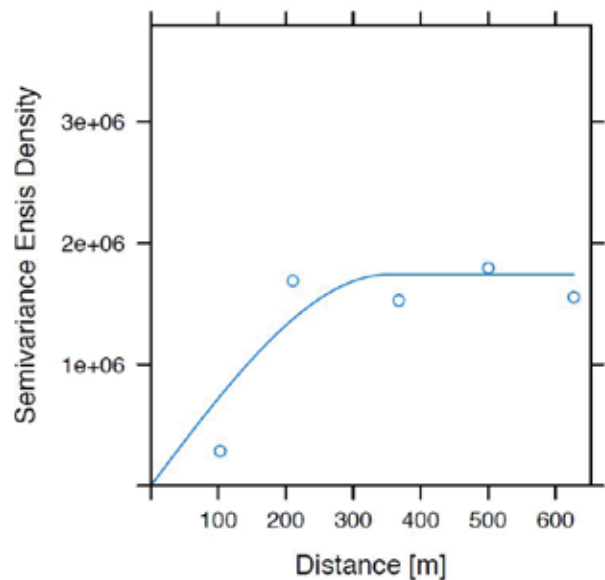
(a) GPS fix density (#/ha)



(b) Cockle density (#/m²)



(c) Cockle length (mm)



(d) *Ensis directus* density (#/m²)

Figuur 4. Variogrammen voor (a) de dichtheden GPS fixes (#/ha), (b) de Kokkel dichtheid (#/m²), (c) de Kokkel lengte (mm) en de dichtheid Amerikaanse Zwaardschedes (#/m²). Voor details over de berekeningen zie hoofdstuk 4.4 in Bijlage B.

van prooidichtheid (in mg AFDM/m²) en prooi-grootte.

Bewijs dat deze zeer hoge ruimtelijke resolutie, die een zeer intensieve bemonsteringscampagne noodzakelijk maakte, gerechtvaardigd was kan verkregen worden uit de constructie van de variogrammen voor de GPS-locaties en de prooi-karakteristieken (Figuur 4). Ruimtelijke autocorrelatie in de dichtheid Kokkels is sterk tot ongeveer 100 m. Voor *Ensis* ligt deze waarde misschien iets hoger, maar voor deze soort zijn veel minder meetpunten beschikbaar.

Voor meer details over de bemonstering van het voedselaanbod zie hoofdstuk 4 in Bijlage B

Functionele respons op Amerikaanse Zwaardschede

Dat Amerikaanse Zwaardschedes soms door Scholeksters worden gegeten was al langer bekend (Swennen *et al.* 1985), maar het gros van de Zwaardschedes leeft in het sublitoraal en is daarmee

onbereikbaar voor Scholeksters. Omdat het zo'n zeldzame prooi is waren er ook geen eerdere onderzoeken aan de functionele respons, zodat deze in het kader van dit onderzoek bepaald moest worden. Er is aangenomen dat er sprake is van een Holling type II functionele respons, met f_{ensis} de vangstnelheid en n de prooidichtheid:

$$f_{ensis} = (A_{ensis} n) / (1 + h_{ensis} n)$$

Op 28 november 2011 werden vangstnelheden in het veld gemeten. Er werd gemiddeld elke 13,4 seconden een prooi gevangen, wat werd geïnterpreteerd als de *apparent handling time parameter* h_{ensis} aangezien de waarneembare *handling* tijd verwaarloosbaar kort was. Voor de parameter A_{ensis} werd aangenomen dat deze vergelijkbaar was met de waarde voor *Macoma*, die ook ingegraven leeft (Hiddink 2003). Voor meer informatie, zie hoofdstuk 2.2 in Bijlage B.

Analyse zendergegevens

Home ranges

Omdat de GPS-*trackers* ingesteld waren om met regelmatige intervallen te meten, kunnen tijdsbudgetten simpelweg bepaald worden door het aantal metingen op een bepaalde plek te delen door het totaal aantal metingen. Er is gepoogd de meetfrequentie steeds aan te passen aan het seizoen, omdat de zonnecellen 's winters natuurlijk minder energie leveren (Ens *et al.* 2009). Vanwege deze in de loop van het seizoen variërende meetfrequentie zijn berekeningen van tijdsbudget en *home range* steeds per maand uitgevoerd. Op basis van de puntlocaties is voor elk individu per maand de utilisatie distributie (UD) uitgerekend, gebruikmakend van bivariate normale *kernels* en een vaste *smoothing* parameter van 50 m (Worton 1989). Deze maandelijks UD's zijn vervolgens gemiddeld tot een enkele UD voor de winterperiode. De in de figuren weergegeven *home ranges* zijn de gebieden binnen de 80% contouren van elke UD, oftewel het geschatte gebied waarbinnen de vogel zich in die periode voor 80% van de tijd heeft opgehouden (80% *kernel home range*).

Habitatkeuze

Op basis van de locatie kan ook het habitat bepaald worden. Er is onderscheid gemaakt naar: (1) binnenlandse foerageergebieden (weilanden), (2) hoogwatervluchtplaats, (3) mosselbank, (4) kokkelbank, (5) *Ensis* bank. Daarbij is voor de wadgebieden buiten de intensief bemonsterde onderzoeksvakken aangenomen dat de vogel op een kokkelbank foerageerde als de vogel met zekerheid niet op een mosselbank naar voedsel zocht (contouren van mosselbanken zijn bekend voor het hele Balgzand dankzij de IMARES survey), of vrijwel zeker niet naar *Ensis* zocht

(*Ensis* banken komen alleen laag in de getijzone voor).

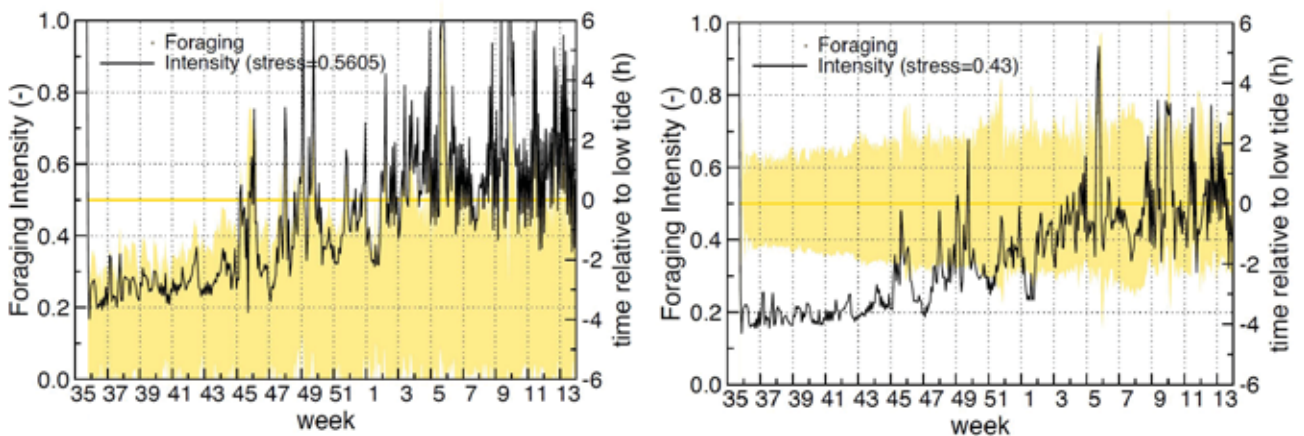
Toetsing voorspellingen WEBTICS

In deze sectie wordt uitleg gegeven over de te toetsen voorspellingen van WEBTICS en wordt beschreven hoe de verzamelde getallen gebruikt zijn om tot een toetsing te komen.

Toename foerageertijd in loop van de winter

Een belangrijke parameter die door WEBTICS berekend wordt is de *stress index*. We moeten eerst uitleggen hoe die berekend wordt. Het model WEBTICS simuleert in tijdstappen van 10 minuten de voedselopname van de Scholeksters in een bepaald gebied. Het gebied is ingedeeld in "cellen" waarvoor voedselgegevens beschikbaar zijn. Elke 10 minuten wordt bepaald welk van de cellen droogliggen. De Scholeksters worden volgens een verspreidingsmodel verdeeld over de droogvallende cellen en foerageren totdat ze genoeg hebben. Tevens wordt berekend wat de Scholeksters maximaal aan voedsel zouden kunnen vinden, als ze niet stoppen als ze genoeg hebben en ook nooit een volle maag hebben. De verhouding tussen de voedselbehoefte en deze hypothetische maximale voedselopname is een getal tussen 0 en 1 dat aangeeft hoe hard de vogels (in de betreffende getijperiode) hebben moeten "werken" om in hun voedselbehoefte te voorzien. Het kan worden geïnterpreteerd als de foerageerintensiteit tijdens de laagwaterperiode. Het gemiddelde van al deze foerageerintensiteiten over de meteorologische winter (de maanden december, januari en februari) wordt de stress index genoemd en karakteriseert hoeveel moeite de vogels hebben om de winter door te komen. In winters met een hoge *stress index* is sprake van verhoogde sterfte en afnemende aantallen overwinteraars in het jaar daarna (Rappoldt *et al.* 2003a, Rappoldt *et al.* 2003b). De draagkracht van een wadgebied lijkt bereikt bij een stress index van 0,5 (Rappoldt *et al.* 2006).

Een belangrijke component in de stress index is de fractie van de beschikbare tijd die de Scholeksters aan voedsel zoeken besteden. Als ze in korte tijd in hun voedselbehoefte kunnen voorzien, dan zal de stress index laag zijn: dicht bij 0 dan bij 1. Als ze de volledige tijd aan voedsel zoeken moeten besteden dan is de stress index gelijk aan 1: de maximale voedselopname is gelijk aan de gerealiseerde voedselopname. Omdat we van de gezenderde vogels de activiteit kunnen vaststellen kunnen we de gemeten foerageeractiviteit vergelijken met de door WEBTICS voorspelde foerageeractiviteit. Vrijwel zonder uitzondering neemt de foerageerintensiteit toe in de loop van de winter (Figuur 5). Dit is een gevolg van



Figuur 5. Percentage van de beschikbare tijd besteed aan foerageren (foerageerintensiteit) zoals berekend met WEBTICS voor een willekeurige komberging in een willekeurige winter. De foerageerperiode is aangegeven in geel. In de simulatie links beginnen de vogels meteen na droogvallen met foerageren. In de simulatie rechts concentreren de vogels hun foerageeractiviteit rond het laagwatermoment als de rijkste voedselgebieden zijn drooggevallen. De zwarte doorgetrokken lijn is de berekende foerageerintensiteit. Overgenomen uit Rappoldt & Ens (2013a).

het feit dat in de loop van de winter de schelpdieren steeds minder vlees bevatten, zodat er langer gezocht moet worden naar voedsel, terwijl door de daling van de temperatuur de voedselbehoefte van de Scholeksters juist toeneemt. Daarnaast zijn er fluctuaties die te maken hebben met stormperiodes waarin het wad langer of juist korter droogvalt, en kortdurende wisselingen in temperatuur.

Tijdens het onderzoek aan de gezenderde vogels werden we ons steeds sterker bewust dat de aanname dat de Scholeksters meteen beginnen te eten zodra het eerste stukje wad droogvalt niet realistisch is (Figuur 5 links). Daarom is WEBTICS zodanig aangepast dat de vogels hun foerageertijd concentreren rond het moment van laagwater als de rijkste banken droog liggen en de vogels zich makkelijker kunnen uitspreiden en dus minder last hebben van interferentie (Figuur 5 rechts). Het gevolg is dat de foerageerintensiteit lager is en minder snel oploopt in de loop van de winter. Dit verbeterde model is gebruikt voor de berekeningen aan de effecten van bodemdaling (Rappoldt & Ens 2013a).

De accelerometerversie is gebruikt om te bepalen of een vogel actief was. Daarbij is het volgende criterium gehanteerd: de vogel is actief als SD van de verticale acceleratie groter is dan 0,05 en inactief als die waarde onder de 0,05 ligt. Voor de berekeningen zijn alle gegevens gebruikt van de op het Balgzand gevangen vogels in de periode 16 september 2011 (toen de accelerometerversie werd aangezet) t/m 1 maart 2012. Er zijn alleen etmalen geselecteerd met minimaal 50 meetpunten. Zowel voor dag- als voor nachtpunten moesten er minimaal 25 meetpunten zijn. Er is sprake van hoogwater bij een waterstand boven 0 cm t.o.v. NAP en van laagwater bij een waterstand onder 0 cm t.o.v. NAP.

Verdeling over het voedselaanbod

In berekeningen met het model WEBTICS is tot nu toe aangenomen dat de vogels zich op elk tijdstip over het wad verdelen volgens de ideaal vrije verdeling (Fretwell & Lucas, Jr. 1969). De ideaal vrije verdeling toegepast op foeragerende wadvogels (Sutherland 1983) is gebaseerd op de volgende aannames:

1. Alle vogels zijn gelijk
2. Alle vogels hebben perfecte kennis over de voedselbronnen in het gebied.
3. Er zijn geen kosten verbonden aan verplaatsing.
4. De individuen maximaliseren hun opnamesnelheid van voedsel.

De zogenaamde functionele response beschrijft de opnamesnelheid van voedsel als functie van het voedselaanbod (Holling 1959). Prooi-soort, prooi-dichtheid en prooigrootte zijn belangrijke karakteristieken van het voedselaanbod (Zwarts *et al.* 1996a, Zwarts *et al.* 1996b). Alle beschikbare kennis over de functionele response is verwerkt in WEBTICS. De enige prooi-soort waarvoor nooit een functionele respons was bepaald was de Amerikaanse Zwaardschede (*Ensis directus*). Voor deze prooi-soort is als onderdeel van dit onderzoek een functionele respons bepaald.

Een belangrijk proces tijdens het voedsel zoeken is onderlinge interferentie, waarbij toename van de dichtheid foeragerende soortgenoten leidt tot een daling in de opnamesnelheid van voedsel (Ens & Goss-Custard 1984). Zonder interferentie zouden bij een ideaal vrije verdeling alle vogels in hetzelfde gebied gaan eten. Als gevolg van interferentie loont het echter voor een deel van de vogels om naar slechtere gebieden te verhuizen, net zolang tot alle theoretische vogels overal dezelfde opnamesnelheid van voedsel hebben. De resulterende verdeling

hangt sterk af van de precieze vorm van interferentie (van der Meer & Ens 1997). In het geval van de Scholekster is daar veel onderzoek aan gedaan (Ens & Cayford 1996), recent ook experimenteel (Rutten *et al.* 2010a, Rutten *et al.* 2010b). Alle kennis over interferentie tussen foeragerende Scholeksters is samengevat in een door Richard Stillman ontwikkeld simulatiemodel (Stillman *et al.* 1997, Stillman *et al.* 2000, Stillman *et al.* 2002). Voor dit simulatiemodel is een goede analytische benadering ontwikkeld (Rappoldt *et al.* 2010), die ook wordt toegepast in de berekeningen met WEBTICS.

De ideaal vrije verdeling voorspelt de verdeling van de Scholeksters over het voedselaanbod op een bepaald tijdstip. Als gevolg van het getij verandert het beschikbare voedselaanbod (Esselink & Zwarts 1989) voortdurend en dus ook de voorspelde verdeling. Als Scholeksters altijd met maximale opnamesnelheid zouden eten, zouden ze op een gegeven moment uit elkaar barsten. In WEBTICS wordt daarom aangenomen dat de vogels stoppen met naar voedsel zoeken als of (1) de *digestive bottleneck* is bereikt, of (2) in hun dagelijkse voedselbehoefte is voorzien. De voedselbehoefte hangt af van temperatuur (hoe lager de temperatuur, hoe meer de vogels moeten stoken om warm te blijven) en gewicht (hoe hoger het gewicht, hoe meer de vogels moeten eten, en 's winters hebben de vogels een hoger gewicht dan 's zomers). De voedselbehoefte van Scholeksters is intensief bestudeerd, zowel in gevangenschap als bij vrijlevende dieren (Kersten & Piersma 1987, Kersten & Visser 1996, Zwarts *et al.* 1996c).

Bij de analyse van de verspreidingsgegevens werden twee mogelijke additionele factoren onderzocht, die ontbreken in WEBTICS, maar in potentie een belangrijke rol zouden kunnen spelen.

Ten eerste is rekening gehouden met de mogelijkheid dat de beschikbaarheid van de prooidieren verandert in de loop van het tij. Veel vogelsoorten die in het intergetijdegebied naar voedsel zoeken, waaronder ook de Scholekster, volgen de veranderende waterlijn. Voor Scholeksters die op schelpdieren foerageren is dit geïnterpreteerd als het overstappen naar lager in de getijzone gelegen betere voedselgebieden (Ens *et al.* 1996b), maar het kan ook te maken hebben met een verandering in het gedrag van de prooidieren, in welk geval langer droogliggen een lagere prooi beschikbaarheid zou impliceren. Dat prooidieren hun gedrag, en daarmee hun beschikbaarheid, kunnen veranderen in de loop van het getij is zeker. Bij schelpdieren is het voorstelbaar dat de dieren hun kleppen steviger sluiten naarmate ze langer droogliggen. Een dergelijke verandering is als modeloptie ingebouwd. Voor de wiskundige details verwijzen wij naar Bijlage A.

Ten tweede is rekening gehouden met de mogelijkheid dat de Scholeksters zich bij het foerageren niet

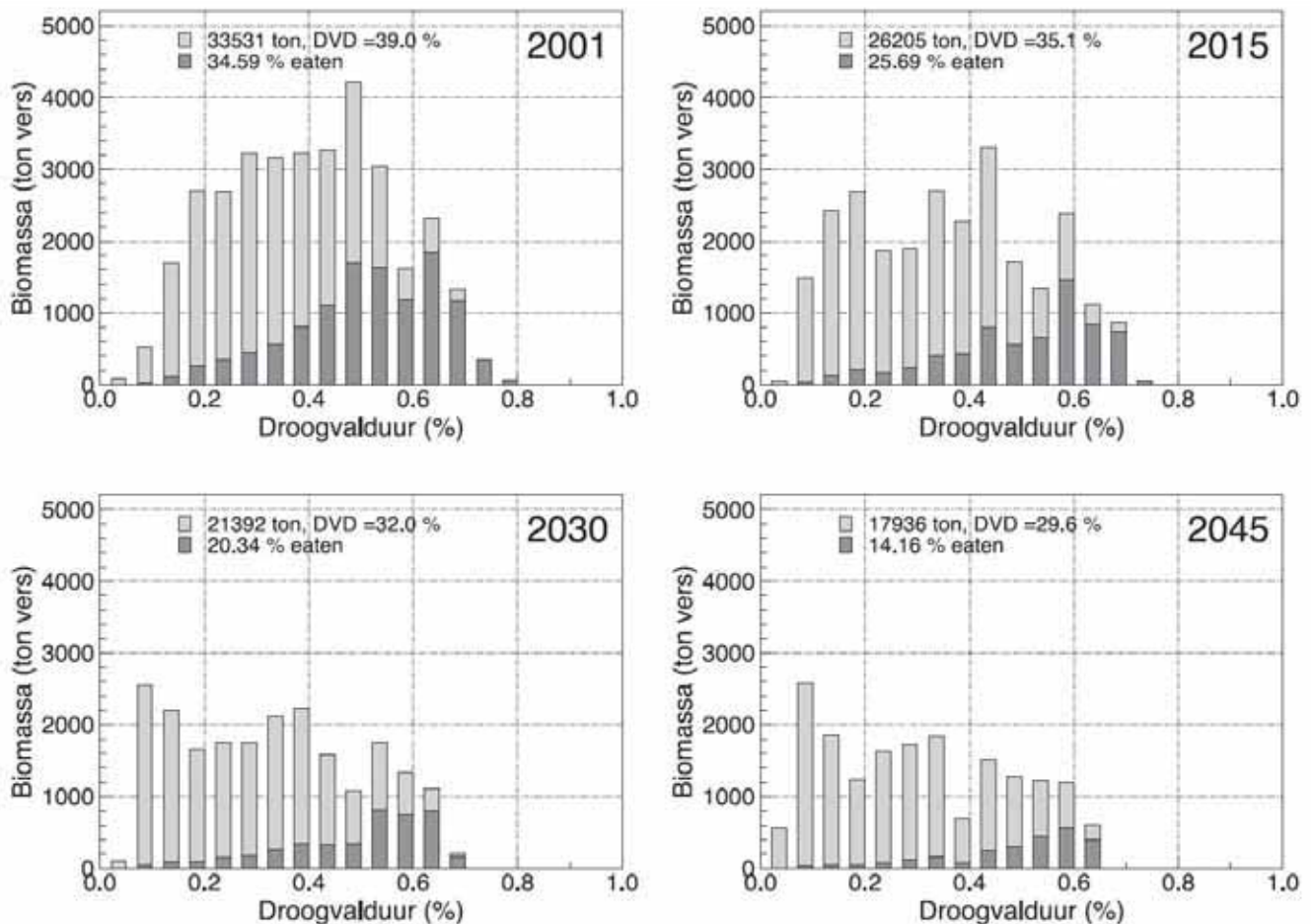
uitsluitend laten leiden door energiewinst per tijds-eenheid. Er zijn aanwijzingen dat grote Kokkels het risico op snavelbeschadiging verhogen en dat om die reden de allergrootste Kokkels worden gemeden (Rutten *et al.* 2006). In Bijlage A wordt beschreven hoe deze modeloptie wiskundig is ingebouwd. In essentie is aangenomen dat de kans op snavelbeschadiging minimaal is voor vogels die *Ensis* eten, in vergelijking tot de kans op snavelbeschadiging voor vogels die naar Kokkels zoeken, waarbij de kans op beschadiging toeneemt met de kokkelgrootte.

Door het noodgedwongen besluit om niet het hele Balgzand intensief te bemonsteren, maar een geselecteerd deel, was het ook nodig om de voorspellingen van verschillende verspreidingsmodellen met elkaar te vergelijken met de waargenomen verspreiding van de gezenderde Scholeksters binnen de geselecteerde onderzoeksvakken i.p.v. het gehele Balgzand. Alle modellen waren gebaseerd op fitness maximalisatie zoals ook ten grondslag ligt aan de ideaal vrije verdeling. Alle modellen bevatten een functionele respons die de opnamesnelheid voor verschillende prooien beschrijft, in combinatie met een vorm van interferentie. Tenslotte waren er modellen met een verandering in prooi beschikbaarheid in de loop van het tij of een risico op (snavel)beschadiging. Er is gekeken welk model het beste de waargenomen verspreiding beschreef. In Bijlage A wordt in groot detail beschreven hoe belangrijke parameters werden geschat en hoe de modelselectie tot stand kwam.

Predatiedruk op schelpdierbanken

De voor Scholeksters belangrijke schelpdieren Kokkel en Mossel zijn niet beperkt tot een smalle zone in het intergetijdegebied, maar kennen een tamelijk brede verspreiding. Simulaties met WEBTICS laten zien dat vooral de hoog in de getijzone liggende schelpdierbanken, die dus lang droogliggen, een grote rol spelen in het bepalen van de draagkracht. Een voorbeeld zijn de draagkrachtberekeningen voor de Oosterschelde, waar de platen verdwijnen als gevolg van erosie, die weer een uitgesteld effect is van de Oosterschelde kering. Wanneer bij gegeven condities berekeningen worden uitgevoerd met het aantal Scholeksters op het niveau van de draagkracht, dan worden de hooggelegen kokkelbanken bijna volledig weggegeten, terwijl de laaggelegen kokkelbanken goeddeels gespaard blijven (Figuur 6).

Dit is getoetst door de afname in schelpdierdichtheden te bepalen in de verschillende intensief bestudeerde vakken.



Figuur 6. Draagkrachtberekeningen met WEBTICS voor de Oosterschelde. Weergegeven is de droogvalduur van de kokkels in de modelbestanden voor 2001-2045. Het histogram geeft per droogvalduurklasse het versgewicht in september (na de zomergroei). De gemiddelde droogvalduur van de kokkels is in iedere figuur aangegeven. Het donkergrijze deel van het histogram geeft aan hoeveel kokkels in het model worden opgegeten door scholeksters tussen september en maart. Deze hoeveelheid is berekend door voor ieder deelgebied een simulatie uit te voeren met het aantal scholeksters op draagkracht. Overgenomen uit (Rappoldt et al. 2006).

Verband tussen laagwaterfoerageergebied en hoogwatervluchtplaats

Om het verband te bepalen tussen de laagwaterfoerageergebieden en de hoogwatervluchtplaatsen zijn de telgebieden van Sovon als uitgangspunt genomen om de ligging van de hoogwatervluchtplaatsen te karakteriseren (Figuur 7).

De berekeningen zijn als volgt uitgevoerd:

- 1) Er is aangenomen dat punten met een bijbehorende getijhoogte boven 0 cm t.o.v. NAP betrekking hebben op overtijdende individuen. Al deze punten worden toegekend aan het telgebied waarbinnen ze vallen.
- 2) De overige punten worden aan een telgebied toegekend als ze horen bij tracks die vertrekken uit dat gebied tot aan het moment van laagwater, of bij tracks die beginnen vanaf laagwater en eindigen

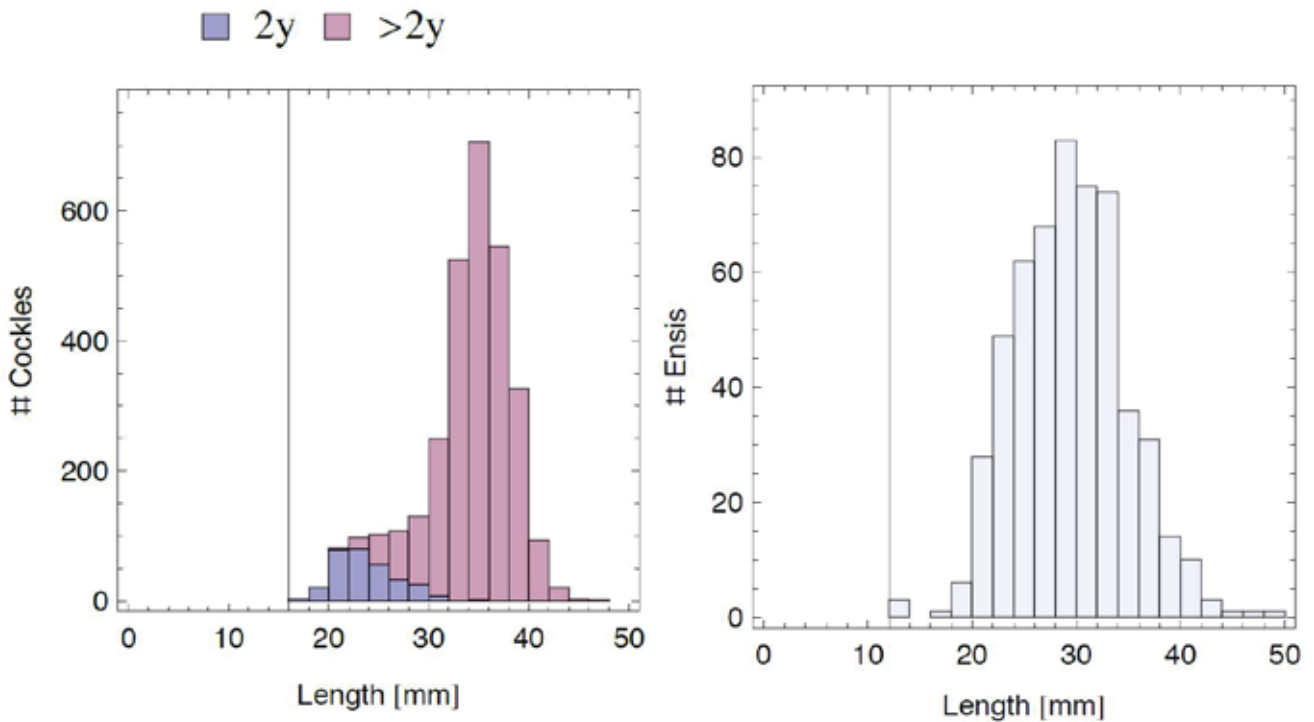
in dat telgebied.

- 3) Na stap 1) en 2) zijn alle punten toegekend aan een van de Sovon telgebieden. Al deze punten worden geplot in het figuur voor het betreffende telgebied (zowel laag als hoogwater punten)
- 4) Tot slot is voor alleen de laagwater punten (waterstand beneden 0 cm t.o.v. NAP) de utilisatie distributie berekend. Dit is gebeurd door bivariate normaal verdeelde *kernels* over de punten te leggen, waarbij de optimale *smoothing* parameter (i.e. breedte van de *kernels*) is bepaald m.b.v. *least-squares* kruisvalidatie. Van deze distributie is de 95% *kernel home range* geplot in het figuur.
- 5) Als er te weinig punten waren om een *kernel home range* uit te rekenen, zijn alleen de losse punten weergegeven in het figuur. Als er heel weinig hoogwaterpunten waren in elk van twee naast elkaar gelegen telgebieden is er soms voor gekozen die twee telgebieden samen te nemen.



Figuur 7. Kaart van Nederlandse Waddenzee met daarop aangegeven de omgrenzing van de telgebieden zoals die worden gehanteerd tijdens de door Sovon gecoördineerde hoogwatertellingen. De droogvallende wadplaten zijn met lichtgrijs aangegeven.

Resultaten



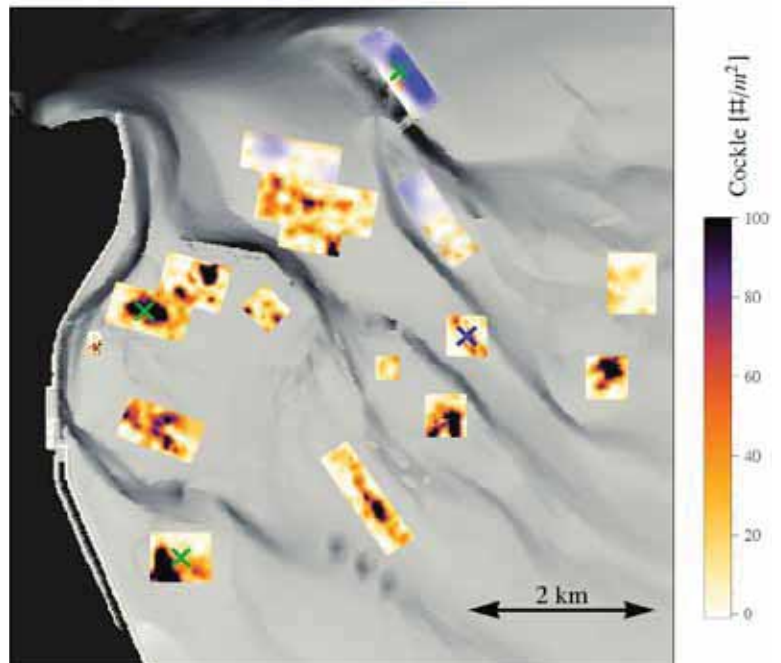
Figuur 8. Grootteverdeling van de bemonsterde volwassen Kookkels (links) en de bemonsterde Amerikaanse Zwaardschedes (rechts). Bij de Kookkels is een onderverdeling gemaakt naar leeftijd: 2 jaar (2y) of ouder dan 2 jaar (>2y).

Voedselaanbod Balgzand winter 2011-2012

De meeste adulte Kookkels waren meer dan twee jaar oud (Figuur 8). De verticale lijn in die figuur is de minimale prooigrootte zoals vastgesteld in verschil-

lende studies en reviews (Zwarts *et al.* 1996a, Zwarts *et al.* 1996b, Johnstone & Norris 2000) en eigen ongepubliceerde waarnemingen.

Amerikaanse Zwaardschedes kwamen alleen voor in laaggelegen vakken met een korte droogligtijd



Figuur 9. Kaart van de dichtheid bodemdieren verkregen na kriging (zie methode). De dichtheden van de adulte Kookkels zijn weergegeven in geel-rood-paars, de dichtheden van de Amerikaanse Zwaardschede in blauw. De hoogte van de waplatten en geulen is aangegeven in grijs, waarbij geldt hoe donkerder, hoe lager gelegen. Voor de betekenis van de groene lijnen en kruizen, zie Figuur 2 rechts.



Figuur 10. Voorkomen van prooidieren die niet benut werden door de gezenderde vogels. De paarse vlekken zijn de contouren van de mosselbanken en de rode punten zijn de locaties waar broed van Kokkels werd gevonden. In groen de onderzoeksvakken en in blauw de berekende verdeling van de zendervogels.

(Figuur 9). Kokkels zijn vertegenwoordigd in de meeste andere vakken, maar wel in sterk wisselende dichtheden. De kokkelgrootte vertoont over een veel grotere afstand nog spatiele autocorrelatie (420 m) dan de Kokkel dichtheid (150 m). Dat suggereert dat over grote gebieden de Kokkels tot een zelfde jaarklasse behoorden en dat klopt ook met het patroon in de broedval van de Kokkels (Figuur 10).

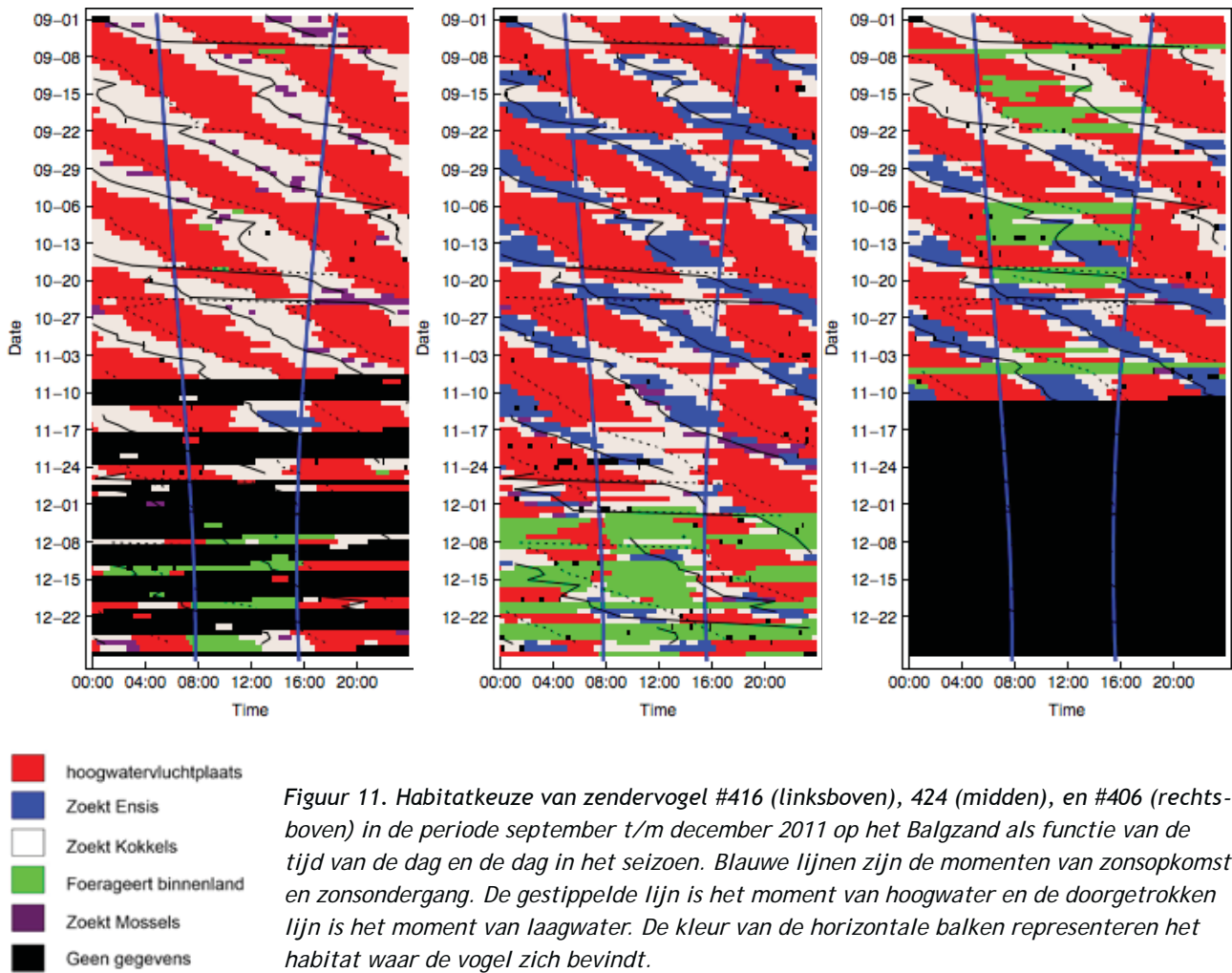
Kokkelbroed kwam in veel minder vakken voor dan de adulte Kokkels (Figuur 10). In die figuur zijn ook de contouren van de mosselbanken weergegeven. Ook die mosselbanken werden zelden benut door de gezenderde vogels.

Verandering in habitat en foerageertijd

Wat vogels doen hangt nauw samen met de plaats waar ze zich bevinden en het voedsel dat daar voorkomt. Voor alle vogels is de meest waarschijnlijke habitat bepaald op basis van de locatie en dat is per dag (vertikaal) uitgezet tegen de tijd van de dag (horizontaal). In de figuren zijn ook de momenten van zonsopkomst en zonsondergang (blauwe lijnen) weergegeven en de momenten van hoogwater (gestippelde lijnen) en laagwater (doorgetrokken lijnen). Met uitzondering van het foerageren in weilanden, dat vaker alleen overdag plaatsvindt, zijn er geen grote verschillen tussen dag en nacht. Ook 's nachts zijn de vogels met laagwater op het wad te vinden en vaak in hetzelfde type voedselgebied waar

ze ook overdag naar voedsel zoeken. Er zijn wel opvallende verschillen tussen individuen: Vogel #416 foerageert tijdens laagwater voornamelijk op de kokkelbanken, met een enkel kort bezoekje aan een mosselbank. Half oktober bezoekt het dier drie tijen *Ensis* banken (Figuur 11). In december schakelt de vogel over op weiland foerageren, zowel tijdens hoog- als tijdens laagwater lijkt het. Vogel #424 foerageerde tot december tijdens laagwater vooral op *Ensis* en in mindere mate op kokkels en bezocht een enkele maal de mosselbank (Figuur 11). Begin december is er een omslag naar weiland foerageren overdag, zowel tijdens hoog- als tijdens laagwater. 's Nachts wisselt de vogel dan tussen overtijden op de hoogwatervluchtplaats en in het weiland naar voedsel zoeken. Vogel #406 foerageert in september vooral op kokkelbanken, maar schakelt eind van de maand over op *Ensis* banken (Figuur 11). Tot half oktober, wanneer het contact verloren wordt, zijn er regelmatig periodes dat de vogel in de weilanden foerageert, vrijwel uitsluitend overdag en meestal tijdens hoogwater, maar soms ook tijdens laagwater.

Alle overige habitatkeuze grafieken zijn opgenomen in Bijlage C. Op basis daarvan is voor alle dieren voor elke maand het belangrijkste foerageerhabitat vastgesteld (Figuur 12). In september zijn de meeste dieren te vinden op de kokkelbanken. In oktober en november vooral op de *Ensis* banken. Van vier vogels hebben we geen gegevens meer in december, maar de overige dieren lijken hun voedsel niet meer

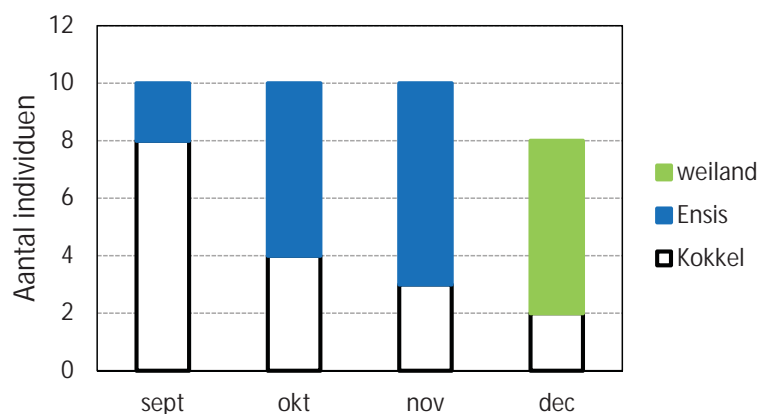


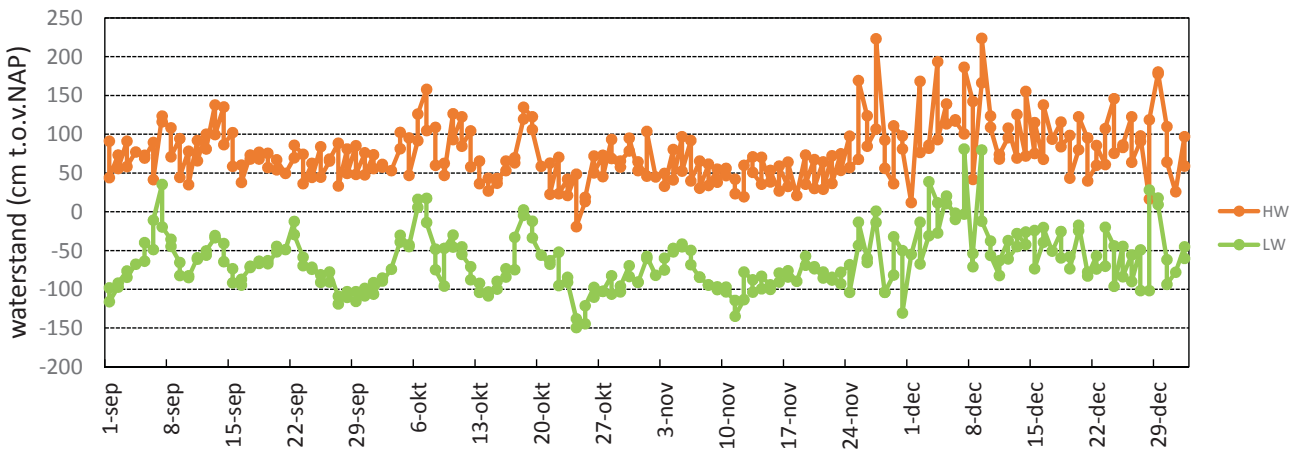
op het wad te zoeken, maar vooral in de omliggende weilanden. Dat maakt aannemelijk dat er voor deze dieren onvoldoende voedsel op het wad te vinden was om in hun voedselbehoefte te voorzien. Uit de literatuur is bekend dat Scholeksters pas in weilanden gaan foerageren als ze een verhoogd risico lopen te verhongeren (zie discussie). Opvallend is dat er onder de zendervogels slechts één Scholekster (met zender 430) is die bijna nooit in de weilanden is gezien. Onder de overige individuen waren er drie die alleen

met hoogwater overdag hun foerageertijd verlengden door in de weilanden te gaan foerageren in plaats van te gaan rusten op de hoogwatervluchtplaats. De overige zeven dieren foerageerden er ook wel met laagwater en er waren drie individuen die de weilanden ook 's nachts als voedselgebied gebruikten, zowel met hoogwater als met laagwater.

Door stormen kan het wad langdurig onder water blijven en ook tijdens laagwater niet droogvallen. In het najaar van 2011 was dat een aantal keren het

Figuur 12. Het belangrijkste voedselgebied voor de gezenderde Scholeksters als functie van de maand. Er is onderscheid gemaakt naar weiland, Ensis bank en kokkelbank. Voor de maand december waren er geen gegevens voor 2 van de 10 individuen.





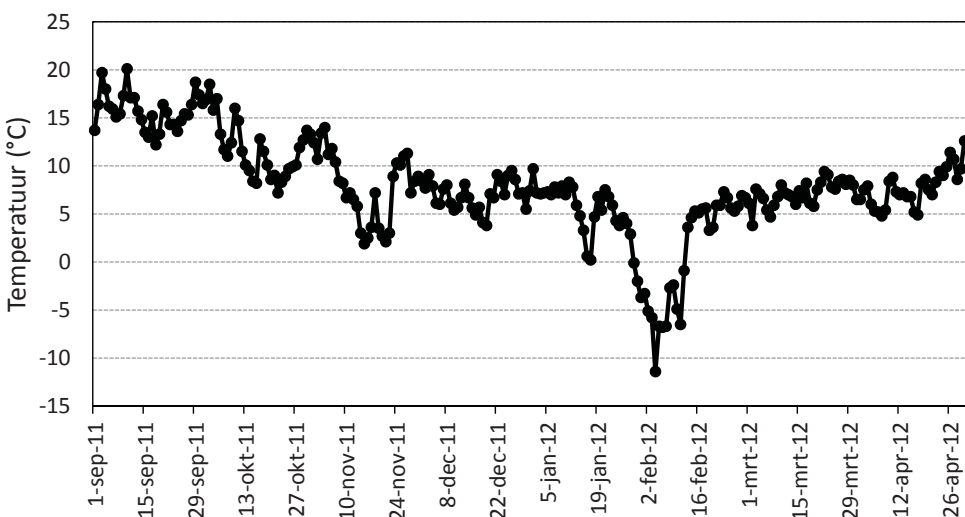
Figuur 13. Hoog- en laagwaterstanden in het najaar van 2011 zoals berekend voor een centraal punt op het Balgzand op basis van de metingen van nabij gelegen getijstations. Als de waterstand beneden 0 cm t.o.v. NAP is, is er wad drooggevallen waar de Scholeksters naar voedsel kunnen zoeken. Het omgekeerde geldt voor waterstanden boven 0 cm t.o.v. NAP.

geval: 7 september, 6 en 7 oktober, 18 oktober, 27 nov, en met name in de periode 3 t/m 9 december en 28 en 29 december (Figuur 13). Bestudering van de activiteiten patronen maakt duidelijk dat de kans op weiland foerageren duidelijk verhoogd is tijdens dit soort perioden van verhoogde waterstanden. Het duidelijkste is dit voor de periode 3 t/m 9 december als alle zes vogels waarvoor dit gescoord kan worden beduidend meer in de weilanden gaan foerageren.

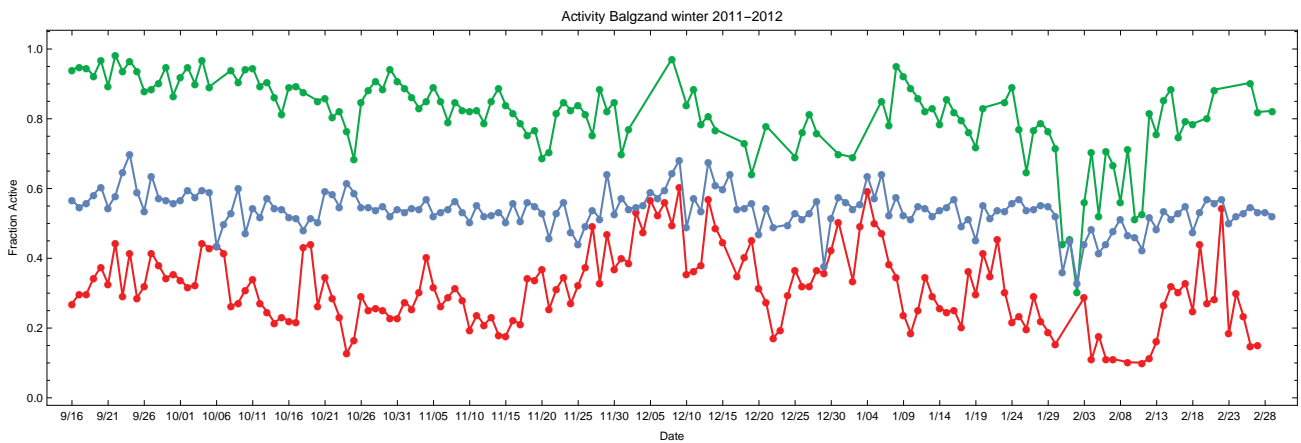
Dat de vogels het tijdens de stormperiode begin december de meeste moeite hebben gehad in hun voedselbehoefte te voorzien is aannemelijk omdat dit de langste periode was waarin het wad niet droogviel. Daarnaast is het de tijd van het jaar waarin de temperaturen lager zijn dan in de voorafgaande maanden (Figuur 14) en de schelpdieren al veel conditie hebben verloren (en in aantal zullen zijn afgenomen).

Is deze toenemende stress ook terug te zien in de

foerageeractiviteit van de vogels? Tijdens laagwater lijkt er sprake van een afname in de foerageeractiviteit in de loop van de winter. Echter, in de totale activiteit per etmaal is geen duidelijke trend te zien, als gevolg van variatie in de activiteit tijdens hoogwater. De activiteit tijdens hoogwater is duidelijk lager dan tijdens laagwater (Figuur 15), maar niet nagenoeg nul zoals we zouden verwachten als de vogels vooral zouden rusten. Dit klopt met de eerdere aanwijzingen dat een deel van de vogels met hoogwater naar voedsel zocht in de omliggende weilanden. Dit hoge foerageerpercentage suggereert dat de gezenderde Scholeksters al vanaf het begin van de waarnemingen moeite hadden in hun voedselbehoefte te voorzien. Tijdens de stormperiode begin december is er een duidelijk verhoogde foerageeractiviteit tijdens hoogwater, terwijl voor veel tijen geen goede schatting gemaakt kan worden van de foerageeractiviteit tijdens laagwater, omdat het wad niet droogviel en er dus per definitie geen laagwater periode was. Na december zijn de tijdsbudgetten op een veel kleinere



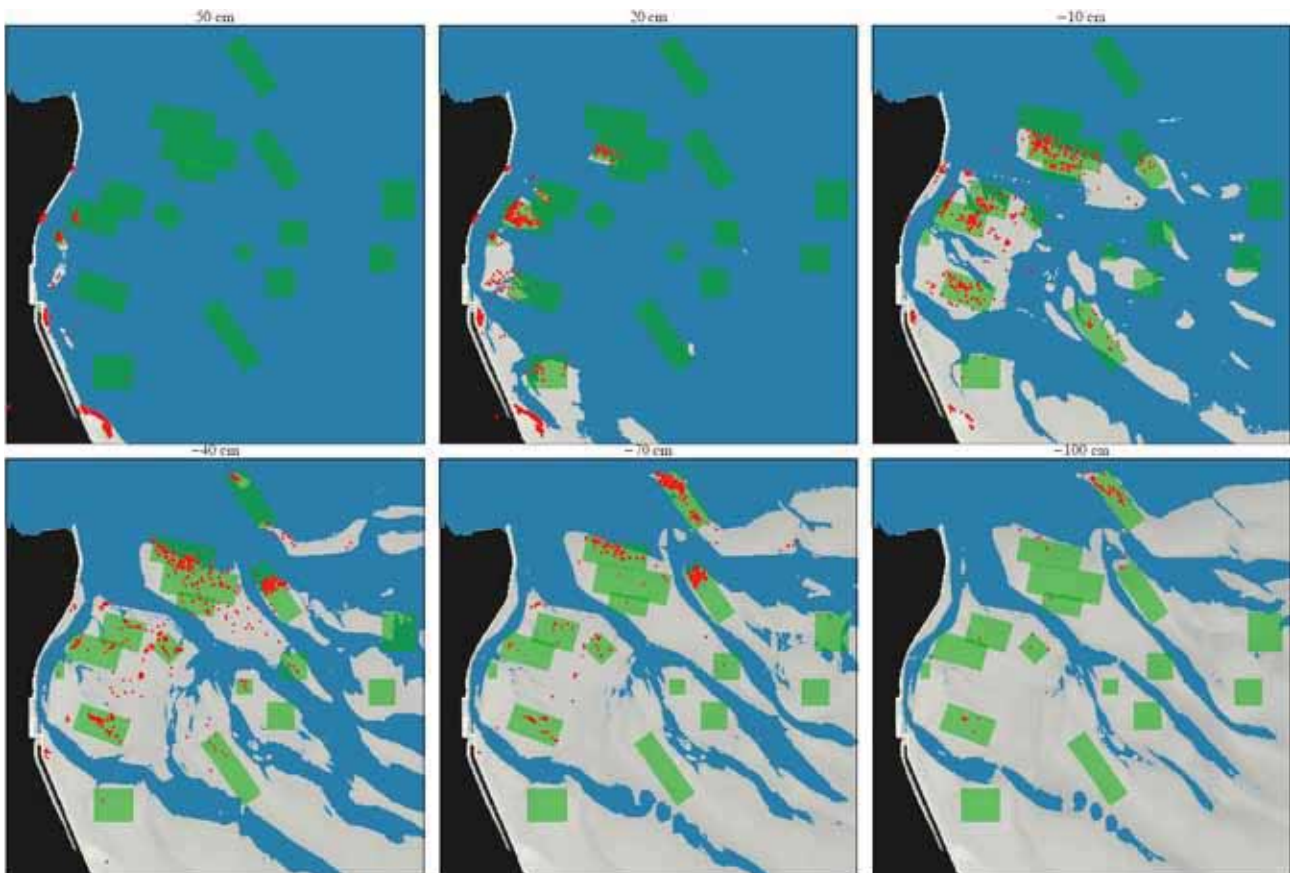
Figuur 14. Daggemiddelde temperatuur (°C) zoals gemeten op vliegveld De Kooy bij Den Helder. Bron: KNMI.



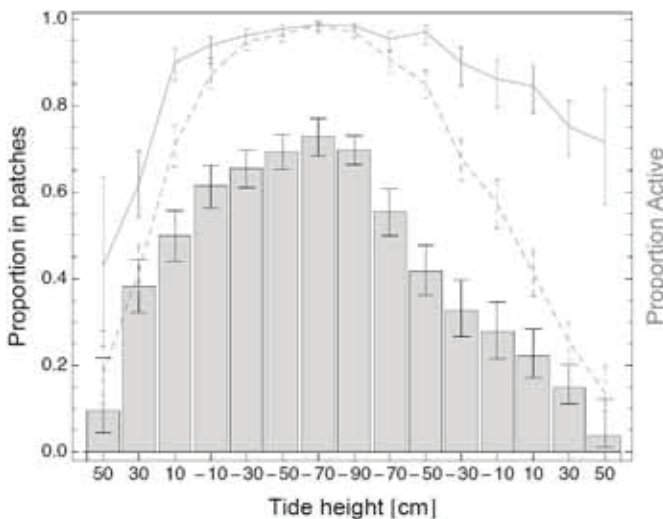
Figuur 15. Gemiddelde activiteit van de gezenderde Scholeksters op het Balgzand in de periode half september 2011 t/m eind februari 2012. De groene lijn is de activiteit tijdens laagwater, de rode lijn tijdens hoogwater en de blauwe lijn is het gemiddelde per etmaal.

steekproef gebaseerd dan daarvoor, waardoor een verandering in het gemiddelde tijdbudget te maken kan hebben met verschillen tussen individuen, i.p.v. verschillen binnen de individuen. Opvallend is ook het gedrag tijdens de zeer late vorstperiode in de eerste twee weken van februari.

In de bevroren weilanden kan dan niet meer naar voedsel worden gezocht en de activiteit daalt naar een zeer lage waarde tijdens hoogwater. Tijdens laagwater wisselen de vogels tussen inactief op de ijsschotsen wachten tot de vorsperiode over is, daarbij interend op hun reserves, en actief zoeken naar



Figuur 16. Posities van Scholeksters uitgerust met den UvA-BITS tracker (rode punten) in de periode 15 oktober 2011 tot 15 november 2011 samengenomen per waterstandsklasse gedurende afgaand water. De waterstand is gebaseerd op een reconstructie op het moment dat de GPS-positie werd vastgelegd. Blauw betekent dat het wad (aangegeven met grijs) nog onder water staat. De groene vakken zijn de intensief bemonsterde gedeeltes van het wad.



Figuur 17. De balken geven de proportie GPS fixes weer die binnen de intensief bemonsterde vakken vielen in de periode 15 oktober 2011 tot 15 nov 2011 (balken / linker as) als functie van de waterstand. De activiteit van de gezenderde Scholeksters op basis van de accelerometer gegevens is weergegeven voor het hele gebied (gestippelde lijn) en binnen de intensief bemonsterde vakken (doorgetrokken lijn). Er zijn binomiale 95% betrouwbaarheidsintervallen bepaald op basis van het Wilson score interval.

plekken waar het wad nog niet is dichtgevroren. Verschillende van de gezenderde vogels kwamen om tijdens deze vorstperiode (zie later).

Verspreiding Scholeksters

Verspreiding over het voedselaanbod

De verspreiding van de Scholeksters veranderde voortdurend in de loop van het getij en het is duidelijk dat de vogels de waterlijn volgden (Figuur 16). De opnamesnelheid die de vogels op de Kokkels konden halen was veel hoger dan de opnamesnelheid op de *Ensis*, maar toch foerageerden alle vogels op *Ensis* tijdens pal laagwater.

Omdat de Scholeksters de hvp verlaten als het water zakt en de wadplaten droogvallen en er weer

terugkeren als het water opkomt varieert het aantal Scholeksters op de platen in de loop van het tij. De aanwezigheid van de gezenderde Scholeksters in de intensief bemonsterde vakken is weergegeven in Figuur 17. Op de hvp wordt vooral gerust, maar op het wad in de intensief bemonsterde vakken zijn de vogels vooral actief (>80% van de tijd) blijkt uit de accelerometer gegevens. Dit betekent dat de vogels in de vakken vooral aan het voedselzoeken waren en dat we de fixes kunnen interpreteren als foerageerverspreiding.

Om te onderzoeken welke mechanismen ten grondslag liggen aan dit verspreidingspatroon hebben we verschillende verspreidingsmodellen met elkaar vergeleken op basis van de GPS gegevens (Tabel 2). Als eerste de ideaal vrije verdeling (IVV) waarin verondersteld wordt dat alle dieren gelijk zijn en streven naar een maximale opnamesnelheid van voedsel.

Tabel 2. Model vergelijking gebaseerd op GPS data uit de periode 15 oktober-15 november 2011 (steekproefgrootte $M = 2876$, dit is het aantal GPS fixes binnen de intensief bemonsterde vakken). D is de deviantie, dat wil zeggen $-2\Delta\ell$ waarbij $\Delta\ell$ het verschil in maximum joint log-likelihood met het beste model is (beste model $\ell = -22004$). n is het aantal vrije parameters in het model. V zijn de paarsgewijze significante verschillen in ℓ volgens Vuong's niet-gesente test bij een 95% betrouwbaarheids interval. Als bij een paarsgewijze vergelijking de modellen een verschillende letter hebben, dan is er sprake van een significant verschil. Het aantal vogels in het systeem is gesteld op $N=5000$, waarbij het percentage dat in de intensief bemonsterde vakken voorkomt afhangt van de getijcyclus, zoals vastgesteld in Figuur 17

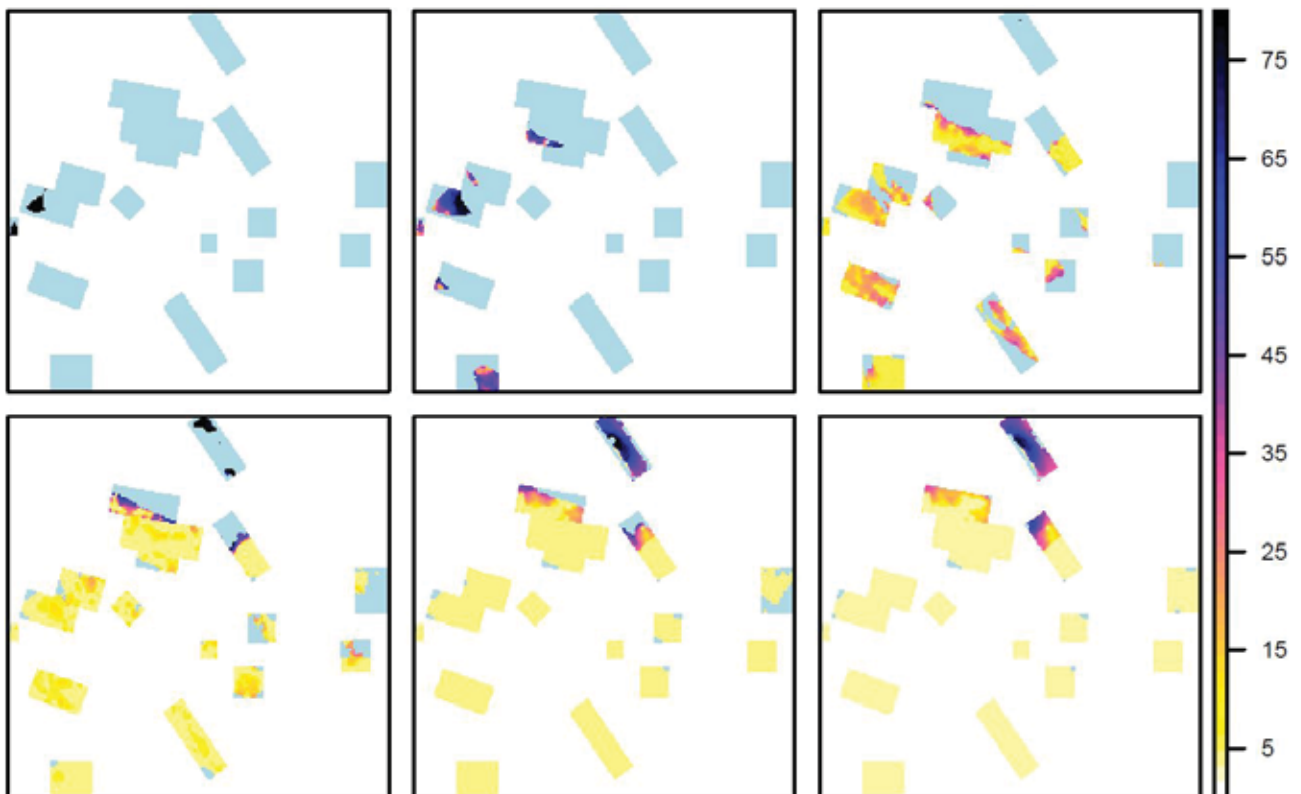
Model Beschrijving	D	n	V
1 Interferentie + prooibeschikbaarheid + (snavel)beschadigingskosten	0	5	a
2 Interferentie + (snavel)beschadigingskosten	86	3	b
3 Prooi-specifieke interferentie + prooibeschikbaarheid	226	5	c
4 Prooi-specifieke interferentie	412	3	d
5 Interferentie + prooibeschikbaarheid, prooi-specifiek	1834	5	e
6 Interferentie + prooibeschikbaarheid	2728	4	f
7 Interferentie	3419	2	g
8 Maximalisatie opname-snelheid (simpel IVV model)	3420	1	g
9 Toeval	3446	0	g

Tabel 3. Voor elk model de geoptimaliseerde model parameters voor de periode 15 oktober-15 november 2011 (steekproefgrootte $M = 2876$, dit is het aantal GPS fixes binnen de intensief bemonsterde vakken). Het totaal aantal vogels in het systeem $N = 5000$. †parameter gefixeerd (niet geoptimaliseerd).

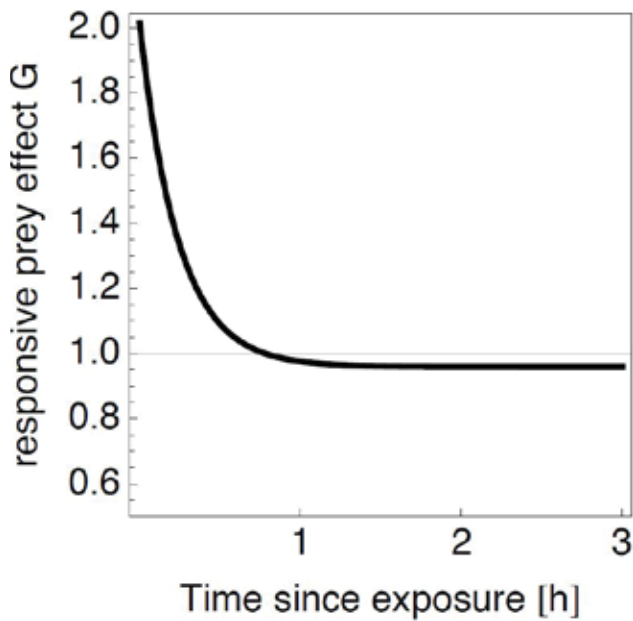
model	f_{random}	damage costs $K_{\text{cockle}} [10^{-2}]$	responsive prey effect			Interf. [10^2 m^2]	
			τ [h]	τ_{ensis} [h]	B	q	q_{ensis}
1	0.39 (0.01)	6.9 (0.7)	0.24 (0.03)	τ	1.1 (0.1)	2.37 (0.08)	q
2	0.41 (0.01)	4.7 (0.6)	-	-	-	2.34 (0.08)	q
3	0.16 (0.02)	-	0.69 (0.07)	τ	51 (11)	72 (3)	1.9 (0.1)
4	0.30 (0.02)	-	-	-	-	101 (8)	2.0 (0.2)
5	0.51 (0.02)	-	< 0.01	2.87 (0.08)	1.8 (0.3)	1.6 (0.1)	q
6	0.38 (0.01)	-	0.61 (0.02)	τ	> 50	15 (0.8)	q
7	1.00 (0.00)	-	-	-	-	0.04 (0.01)	q
8	0.99 (0.00)	-	-	-	-	0.05 [†]	q^{\dagger}
9	1 [†]	-	-	-	-	-	-

We hebben daarbij de interferentie constante q , die aangeeft hoe sterk de opnamesnelheid afneemt als gevolg van een toename in de dichtheid soortgenoten, vastgesteld op de waarde zoals gevonden voor Scholeksters die op Kokkels foerageren. De waarde voor q wordt geschat op 5-8 m^2 in een veldstudie (Triplet *et al.* 1999) en in individu-gebaseerde modellen (Stillman *et al.* 2002, Rappoldt *et al.* 2010).

Het IVV model op basis van maximalisatie van opnamesnelheid beschrijft de waargenomen (veranderende) verspreiding slecht (model 8), zelfs als voor de interferentie constante niet de empirische schattingen worden gebruikt, maar de best passende waarde wordt gekozen door de interferentie constante als een vrije parameter te optimaliseren (model 7). Ook dan nog is er geen verschil met een model waarin de vogels volgens toeval over de vakken wor-



Figuur 18. Voorspelde vogeldichtheid door model 1 op de volgende momenten in 29 oktober 2011: 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC. Deze waterstanden komen overeen met de volgende waterstand op het referentiepunt: 28, 15, -18, -46, -69, -99 cm t.o.v. MSL. De vogeldichtheid (vogels/ha) is weergegeven volgens de kleurschaal rechts van de figuur.



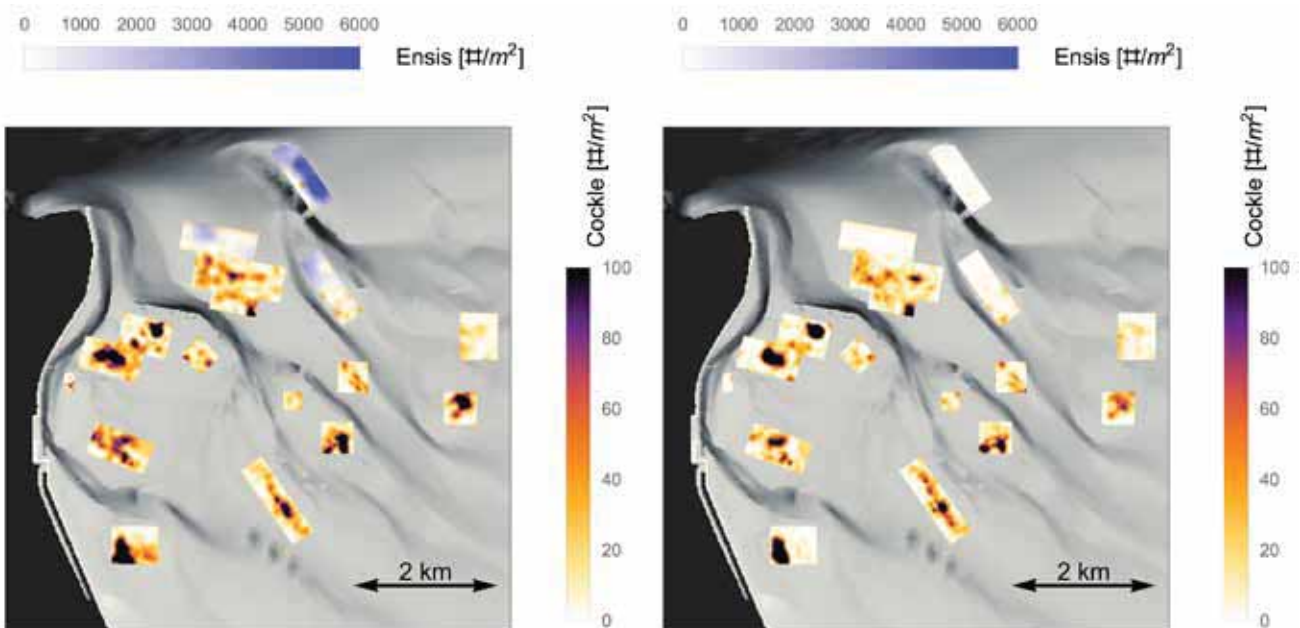
Figuur 19. Effect van prooibeschikbaarheid in het best passende model 1 ($\tau = 0.24$ h, $B=1,1$, doorgetrokken lijn). Het effect van prooibeschikbaarheid is als vermenigvuldigingsfactor verwerkt in de functionele respons en zorgt voor een verhoogde opname snelheid van voedsel in de waterlijn (een verdubbeling in dit geval). Het effect is een uur na het passeren van de waterlijn verdwenen.

den verdeeld (model 9); zie Tabel 2 voor de model fit en Tabel 3 voor de parameterschattingen van de verschillende modellen.

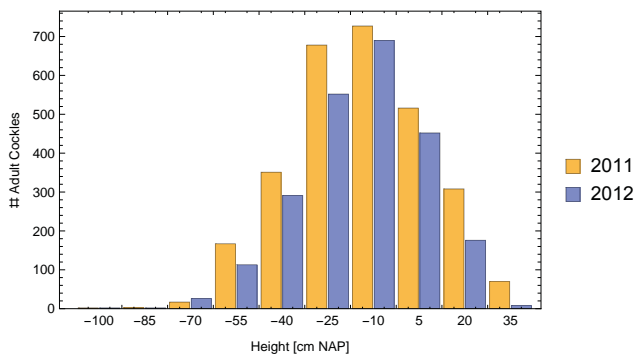
Een duidelijke verbetering wordt gebracht door in de functionele response een verandering in prooibeschikbaarheid in te bouwen (model 6). Doordat de prooibeschikbaarheid afneemt na het droogvallen worden de vogels gedwongen de waterlijn te volgen, waardoor uiteindelijk ook de laaggelegen vakken met hoge dichtheid *Ensis* worden bezocht. In het simpele IVV model worden deze vakken niet bezocht omdat de opnamesnelheid op Kokkels altijd veel hoger is dan op *Ensis*.

De model fit kan nog aanzienlijk verbeterd worden door aan te nemen dat sommige parameters afhangen van de prooi-soort. Daarmee bedoelen we dat twee vakken niet dezelfde aantallen vogels aantrekken, zelfs als de opnamesnelheid gelijk is. Inbouwen van prooispecifieke parameters is de enige manier om tot voorspellingen te komen waarbij grote aantallen vogels op *Ensis* gaan foerageren, zoals vastgesteld.

We hebben drie prooispecifieke mechanismen onderzocht. Allereerst de aanname dat de prooibeschikbaarheid afhangt van prooi-soort (model 5). In dat model nemen we aan dat beschikbaarheid van Kokkels en *Ensis* met verschillende snelheid afneemt na het droogvallen van de plaat. Dit leidt tot een kleine verbetering in de modelvoorspellingen. Een aanzienlijke verbetering wordt bereikt door aan te nemen dat interferentie afhangt van de prooi-soort



Figuur 20. Kaart van de dichtheid bodemdieren verkregen na kriging (zie methode). De dichtheden van de adulte Kokkels zijn weergegeven in geel-rood-paars, de dichtheden van de Amerikaanse Zwaardschede in blauw. De hoogte van de waplaten en geulen is aangegeven in grijs, waarbij geldt hoe donkerder, hoe lager gelegen. Links op basis van de bemonstering in de periode 26 okt - 11 nov 2011 en rechts op basis van de bemonstering in de periode 6 - 21 maart 2012.

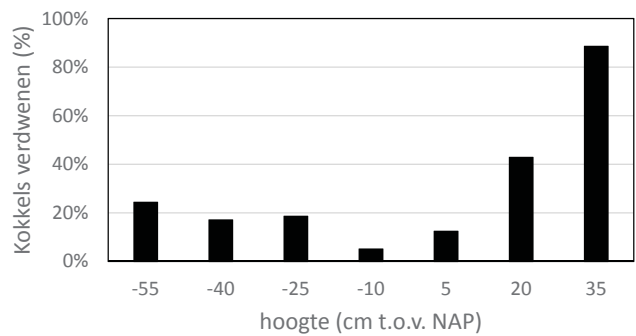


Figuur 21. Vergelijking van de aantallen in de vakken bemonsterde Kokkels voor de winter (2011) en na de winter (2012) in relatie tot de hoogteligging van het wad (in cm t.o.v. NAP).

(modellen 3 en 4). Deze modellen voorspellen sterkere interferentie bij Kokkels dan bij *Ensis*, zodat het op een gegeven moment ook profijtelijk wordt om de lage opnamesnelheid te accepteren die op *Ensis* wordt gerealiseerd. De beste voorspelling wordt verkregen door in de modellen aan te nemen dat het foerageren op Kokkels kans op snavelbreuk met zich meebrengt, terwijl het foerageren op *Ensis* zonder risico is (modellen 1 en 2). In beide gevallen wordt een aanzienlijke verbetering bereikt door aan te nemen dat ook de prooi beschikbaarheid getijafhankelijk is. De modellen met dat effect (resp. model 1 en 3) doen het beter dan de vergelijkbare modellen zonder dat effect (resp. model 2 en 4). De voorspelde verspreiding op basis van het beste model (model 1) is weergegeven in Figuur 18. Het bijbehorende effect van de veranderende prooi beschikbaarheid is afgebeeld in Figuur 19.

Afname van de schelpdierbestanden

Het belangrijkste dat opvalt bij vergelijking van de resultaten van de bemonsteringen voor en na de winter is dat na de winter de laaggelegen banken met *Ensis* volledig verdwenen zijn (Figuur 20). Op het eerste gezicht zijn er weinig veranderingen in de dichtheden en verspreiding van de Kokkels: binnen de vakken zijn de hoge concentraties nog steeds op dezelfde plekken te vinden. Toch zijn er ook Kokkels verdwenen: in totaal ongeveer 20% (Figuur 21). Van de hoogst op het wad liggende Kokkels is de fractie verdwenen het hoogst, maar beneden een hoogte van 15 cm t.o.v. NAP is het verband eerder omgekeerd (Figuur 22).



Figuur 22. Het aandeel meerjarige Kokkels (%) dat verdwenen is in de loop van de winter afhankelijk van de hoogte van het wad (cm t.o.v. NAP). Berekend op basis van Figuur 21.

Plaatstrouw, partiële migratie en vorstvluchten

Een belangrijke reden dat de eerste poging om WEBTICS te toetsen m.b.v. UvA-BITS *trackers* mislukte was dat niet alle Amelandse en Schierse Scholeksters in de buurt van hun broedgebied bleken te overwinteren, maar dat een niet onaanzienlijk aantal 's winters voor kortere of langere tijd vertrok naar wadgebieden elders in de Waddenzee (Ens *et al.* 2012). Twee markante voorbeelden zijn weergegeven in Figuur 23.

Het terreingebruik van de vogels die langdurig elders verbleven was in twee opeenvolgende winters zeer vergelijkbaar (Figuur 24), net als bij de vogels die in de buurt van het broedgebied overwinterden en als standvogel te boek gesteld kunnen worden (Figuur 25). Bij de standvogels is het overigens wel duidelijk dat de *home range*'s winters aanzienlijk groter is dan 's zomers. Tijdens de broedtijd proberen de vogels zoveel mogelijk in het territorium dicht onder de kust te blijven. Als daar niet voldoende voedsel gevonden kan worden maken de vogels korte uitstapjes naar verder uit de kust gelegen goede voedselgebieden.

De grote plaatstrouw van jaar op jaar aan het overwinteringsgebied is ook bekend van Scholeksters die over veel grotere afstanden trekken, zoals de overwinteraars in het estuarium van de Exe in Zuid-Engeland (Goss-Custard *et al.* 1982). Opvallend was dat de Schierse broedvogel #374 van 2 tot 9 september 2011 een kort bezoek bracht aan zijn overwinteringsgebied aan de Friese kust bij Harlingen, om vervolgens terug te keren naar Schiermonnikoog en pas op 2 november weer voor ruim vier maanden naar Harlingen te vertrekken. Het septemberbezoek doet denken aan een korte verkenningsstrip om de voedselsituatie in het overwinteringsgebied in te schatten voor aanvang van de winter.

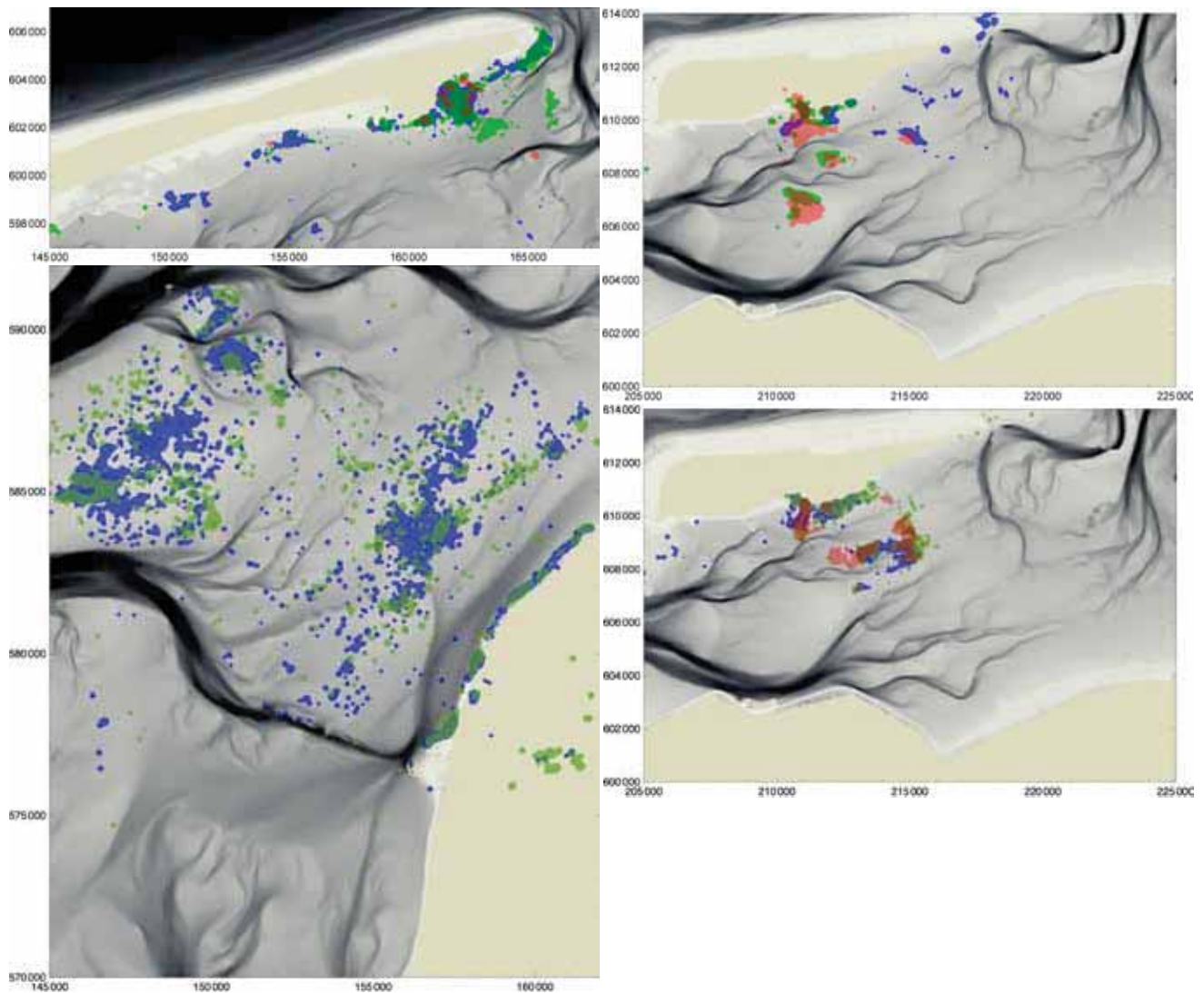


Figuur 23. Voorbeeld van het terreingebruik van twee Scholeksters die broedden op de kwelder van Schiermonnikoog, maar naar elders in de Waddenzee vertrokken om daar te overwinteren. Boven: #365 vertrok al op 31 augustus 2010 naar Terschelling en keerde 11 maart 2011 terug. Onder: #374 vertrok op 7 oktober 2010 naar Griend en keerde 9 maart 2011 terug. De vogels herhaalden dit gedrag in de winter van 2011/2012 (Figuur 24).

Sommige Scholeksters verbleven maar een deel van de winter elders. Vogel #370 vertrok op 16 november 2010 naar Griend, maar keerde al op 31 december 2010 terug naar Schiermonnikoog. In een aantal gevallen verbleven de Scholeksters maar zeer korte tijd elders. De Schierse broedvogel #377 vertrok op 1 december 2010 naar Ameland, maar keerde vijf dagen later alweer terug naar het wad onder Schiermonnikoog. Plaatsgenoot #393 vertrok op 2 december 2010 naar het wad bij Paesens, maar keerde vier dagen later alweer terug. Beide uitstapjes vielen samen met de eerste (korte) periode van strenge vorst in de winter van 2010/11 en ze lijken dus eer-

der op vorstvluchten dan op reguliere trektochten. Ook de winter van 2009/10 kende een aantal vorstperiodes, maar deze hadden geen merkbaar effect op het terreingebruik van de drie gezenderde hokkers (Scholeksters die in een territorium van hoge kwaliteit op de rand van de kwelder broeden (Ens 1994)) die de hele winter op het wad dicht onder Schier verbleven.

De winter van 2011/12 was opvallend zacht tot de eerste week van februari, toen een periode van extreem koud weer aanbrak (Figuur 14). Veel binnenscholeksters die al naar hun broedgebieden waren vertrokken keerden halsoverkop weer terug naar



Figuur 24. Terreingebruik (80% kernel home ranges, zie methoden) van Scholekster #365 (boven) en #374 (onder), beide broedend op Schiermonnikoog van 1 augustus 2010 t/m 1 maart 2012. Links het overwinteringsgebied en rechts het broedgebied. De zomerperiode is gedefinieerd van 1 maart tot 1 augustus (rood), en de winterperiode is gedefinieerd van 1 augustus tot 1 maart (blauw voor de winter 2010/2011 en groen voor de winter 2011/2012).

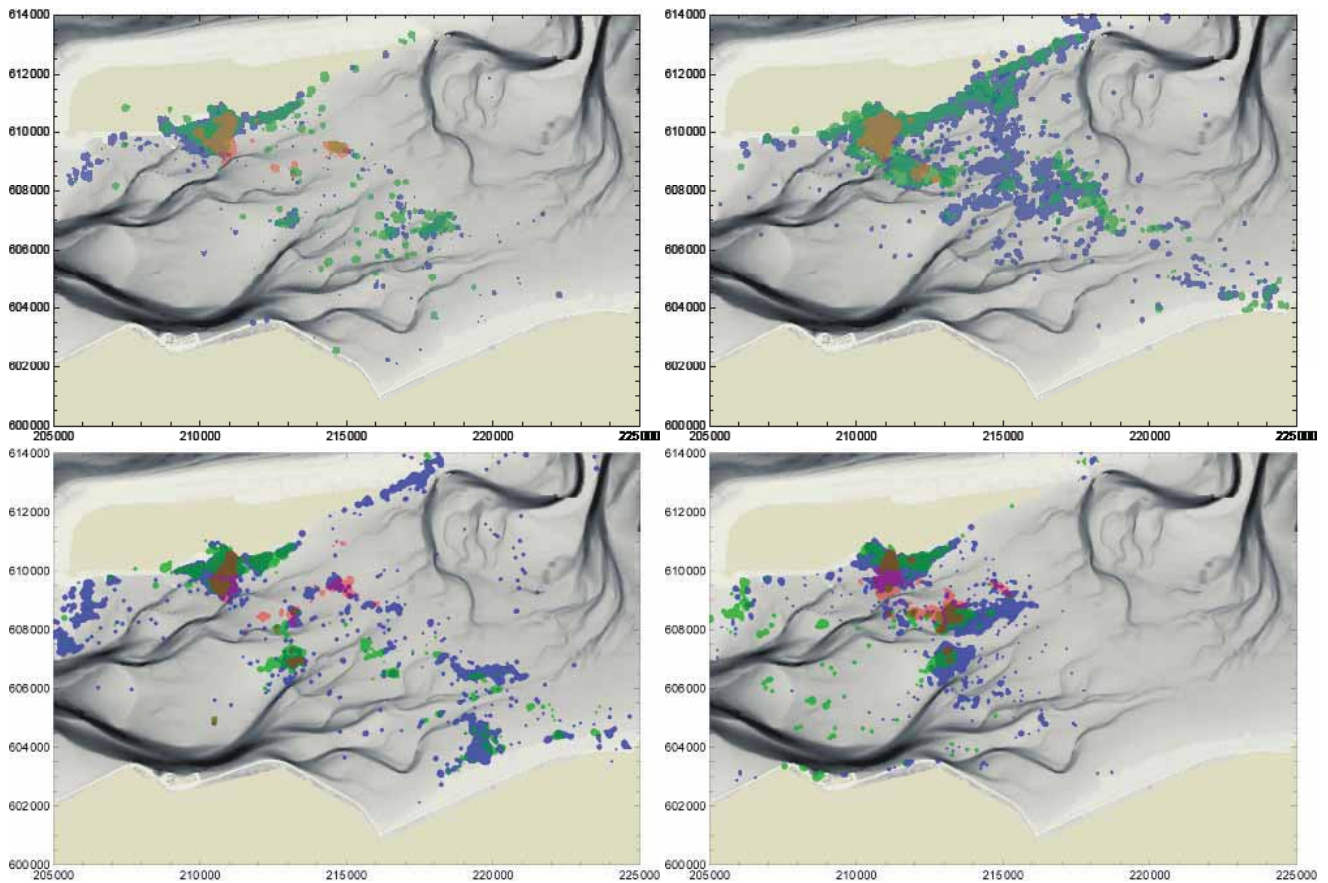
het wad, zoals de op het Balgzand overwinterende vogels #403 en #424, die zowel in december 2011 als januari 2012 hun broedgebieden bij respectievelijk Abbekerk en het Zwanenwater in Noord-Holland bezochten. Een enkeling die dit niet lukte vror ter plekke dood (mond. med. Michel Kleman). Ondanks de felle kou, die ook in Duitsland tot veel sterfte leidde (Schwemmer *et al.* 2014), werd geen melding gemaakt van massale vorstvluchten naar het zuiden, in tegenstelling tot eerdere jaren met plotselinge strenge vorst (Hulscher 1989, Camphuysen *et al.* 1996).

Minstens vier gezenderde Scholeksters vonden de dood in deze vorstperiode en slechts één daarvan ondernam een duidelijke vorstvlucht.

Scholekster #424 overwinterde op het Balgzand (Figuur 26). Op 29 januari 2012 zette de vorstperiode in en het Balgzand lag al na enkele dagen on-

der het ijs. Op 2 februari vertrok de vogel even na 13:20 van het Balgzand naar het Noordzeestrand bij Julianadorp NH. Vanaf 13:50 zette hij (of zij) over het strand koers naar het zuiden, maakte een aantal tussenstops en verbleef bijna twee uur op een strandhoofd tussen Camperduin en Bergen aan Zee NH. Om 20:00 bereikte de vogel de haven van Scheveningen ZH. Hier scharrelde hij nog een tijdje rond om uiteindelijk in de vroege ochtend van 4 februari tussen de havengebouwen de laatste adem uit te blazen.

Scholekster #414 overwinterde afwisselend op het Balgzand en in de Mok. Op 8 februari 2012 werd het dier dood gevonden in de Mok (Figuur 27), maar liet waarschijnlijk al op 2 februari (de vijfde dag van de vorstperiode) het leven. Dit kan worden afgelezen aan de scherpe daling in de temperatuur van de *tracker*.



Figuur 25. Terreingebruik (80% kernel home ranges, zie methoden) van vier Scholeksters die op Schiermonnikoog broeden en daar ook 's winters verblijven: #352 (linksboven), #353 (rechtsboven), #376 (linksonder) en #377 (rechtsonder). De zomerperiode is gedefinieerd van 1 maart tot 1 augustus (rood), en de winterperiode is gedefinieerd van 1 augustus tot 1 maart (blauw voor de winter 2010/2011 en groen voor de winter 2011/2012).

Scholekster #377 broedt en overwintert op Schiermonnikoog (Figuur 28). In december 2010 maakte het dier een kort uitstapje naar Ameland, maar in de winter van 2011/2012 bleef de vogel de hele winter op het wad onder Schiermonnikoog. Op 8 februari 2012 werd de vogel dood gevonden in de haven van Lauwersoog.

Scholekster #353 broedt op Schiermonnikoog en

overwintert op het wad onder Schiermonnikoog en langs de Groningse kust (Figuur 29). In november 2011 maakte het dier een uitstapje naar Ameland, maar tijdens de vorstperiode in februari bleef de vogel op het wad onder Schiermonnikoog. In mei 2012 werd de vogel gevonden op de kwelder aldaar, maar de vogel liet al begin februari het leven.



Figuur 27. Terreingebruik van zendervogel #414 in de periode 2 aug 2011 t/m 5 febr 2012, toen de vogel dood werd gevonden in de Mok.

Figuur 26. Terreingebruik (links) van zendervogel #424 van 2 aug 2011 t/m 4 febr 2012, toen de vogel zijn/haar laatste adem uitblies in de haven van Scheveningen.



Figuur 28. Terreingebruik van zendervogel #377 in de periode 8 juni 2010 t/m 8 febr 2012 toen de vogel dood werd gevonden in de haven van Lauwersoog.



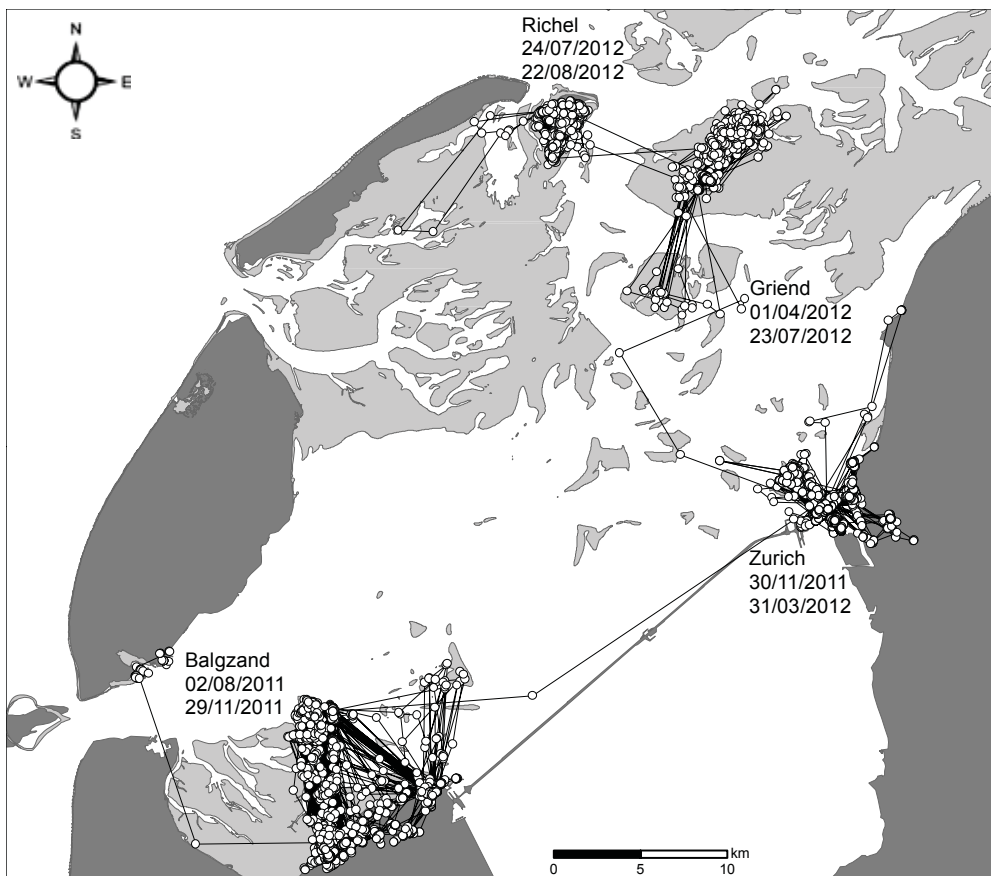
Figuur 29. Terreingebruik van zendervogel #353 in de periode 4 juni 2010 t/m begin februari 2012 toen de vogel zijn/haar laatste adem uitblies op de kwelder van Schiermonnikoog.

Relatie tussen hoogwatervluchtplaatsen en laagwaterfoerageergebieden

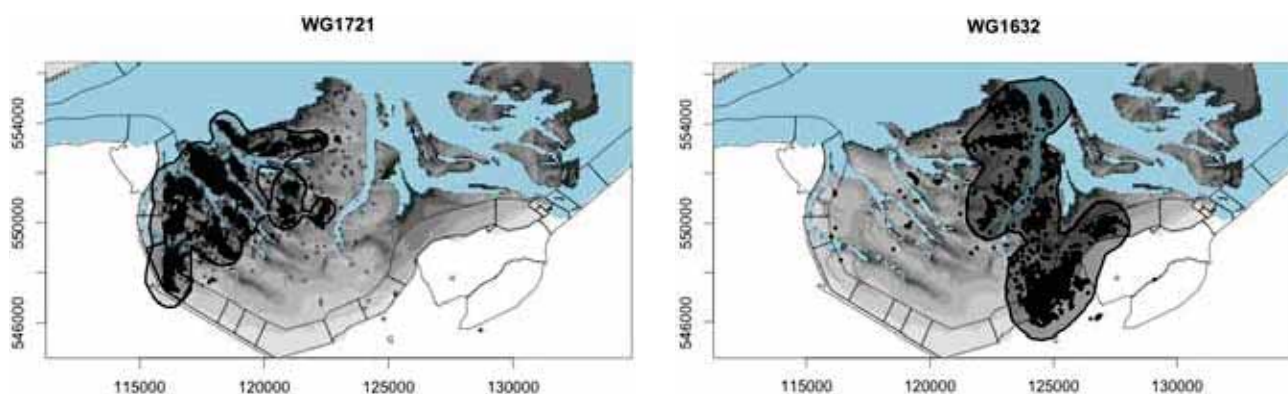
Er zijn op drie verschillende plaatsen in de Waddenzee Scholeksters uitgerust met UVA-BiTS trackers (Schiermonnikoog, Ameland en Balgzand) en verschillende van de gezenderde vogels overwinterden op een andere plek dan waar zij broedden. Daarnaast veranderden de dieren ook tijdens de winter wel van voedselgebied en als zij dat deden dan

veranderden ze ook van hoogwatervluchtplaats. Een duidelijk voorbeeld is de onvolwassen Scholekster LB-LAGC die ook 's zomers nog in het overwinteringsgebied verbleef, maar wel steeds van plaats veranderde (Figuur 30). Dit maakte het mogelijk om voor veel gebieden in de Waddenzee de relatie tussen foerageergebied en hoogwatervluchtplaats te onderzoeken.

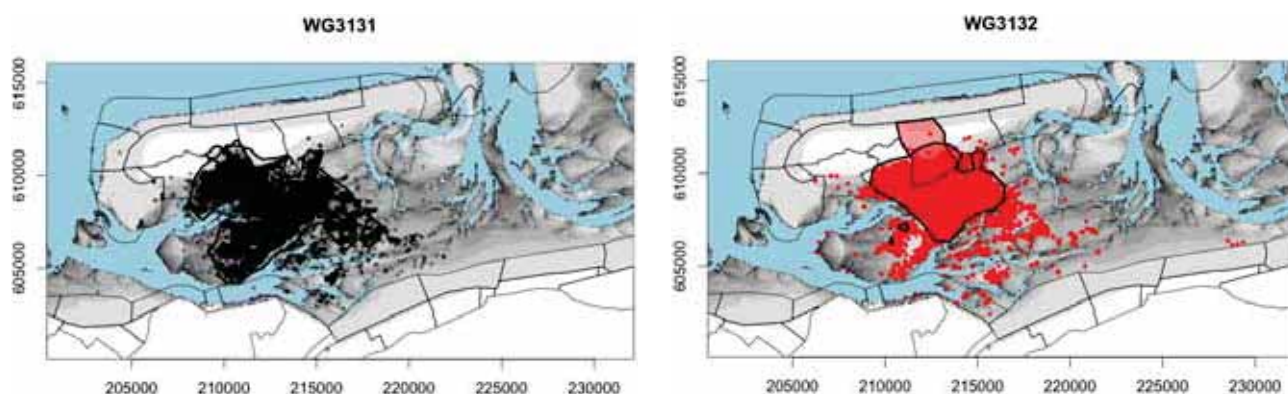
In Bijlage D zijn alle kaarten opgenomen over de re-



Figuur 30. Terreingebruik van onvolwassen Scholekster LB-LAGC van 2 augustus 2011 t/m 23 augustus 2012.



Figuur 31. Relatie tussen laagwaterfoerageergebieden en hoogwatervluchtplaatsen op het Balgzand. De punten geven de individuele GPS-fixes weer. De contour omvat 95% van de punten. Links de vogels die overtijen in Sovon telgebied WG1721 en rechts de vogels die overtijen in Sovon telgebied WG1632.

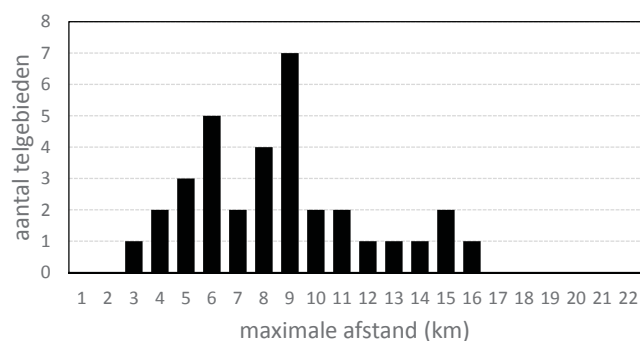


Figuur 32. Relatie tussen laagwaterfoerageergebieden en hoogwatervluchtplaatsen op Schiermonnikoog. De punten geven de individuele GPS-fixes weer. De contour omvat 95% van de punten. Links de vogels die overtijen in Sovon telgebied WG3131 en rechts de vogels die overtijen in Sovon telgebied WG3132.

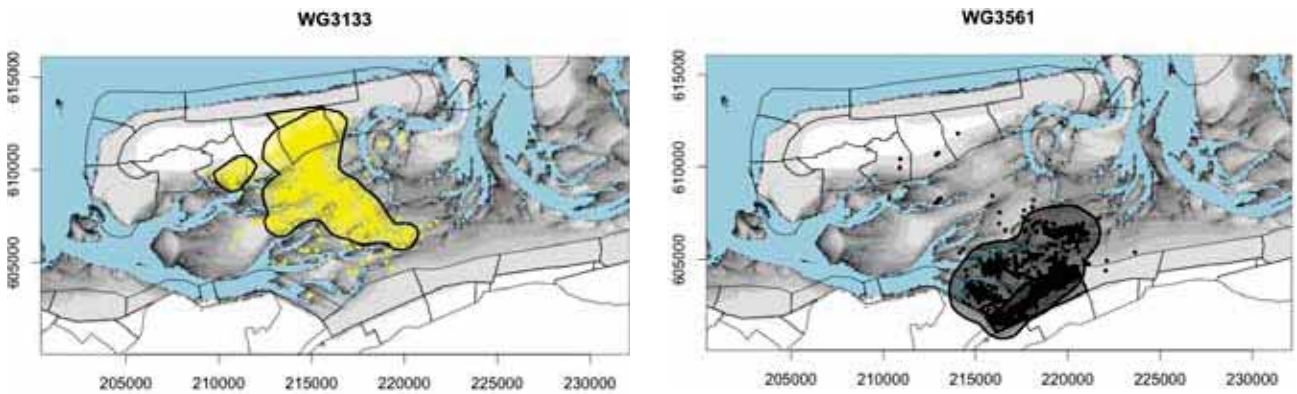
latie tussen de hoogwatervluchtplaats en het laagwaterfoerageergebied van telgebieden waar voldoende gegevens beschikbaar waren, d.w.z. dat er een 95% contour berekend kon worden voor het tijdens de laagwaterperiode bezochte gebied. Het is duidelijk dat er bij de verschillende hoogwatervluchtplaatsen tamelijk vast omschreven voedselgebieden horen. Dit is goed te zien aan de telgebieden op het Balgzand met de beste informatie, d.w.z. de meeste gegevens van overtijende vogels (Figuur 31). De vogels die overtijen in het westelijk gelegen Sovon telgebied WG1721 benutten het westelijke deel van het Balgzand en de vogels die overtijen in oostelijk gelegen Sovon telgebied WG1632 benutten het oostelijke deel van het Balgzand.

Soms is er veel overlap in het laagwaterfoerageergebied behorende bij een hoogwatertelgebied. Dit is bijvoorbeeld het geval op Schiermonnikoog (Figuur 32). Er is weinig verschil in het gebied dat benut wordt door de vogels die overtijen in WG2512 en WG3110. Deze telgebieden liggen naast elkaar en mogelijk ligt de hoogwatervluchtplaats soms in het ene telgebied en soms in het andere telgebied.

Voor alle telgebieden met voldoende informatie is de afstand bepaald tussen het centrum van het hoogwatertelgebied en de maximale afstand tot de contourlijn van het laagwaterfoerageergebied. Deze afstand varieerde tussen 3 en 16 km met een gemiddelde waarde van 8 km (Figuur 33).



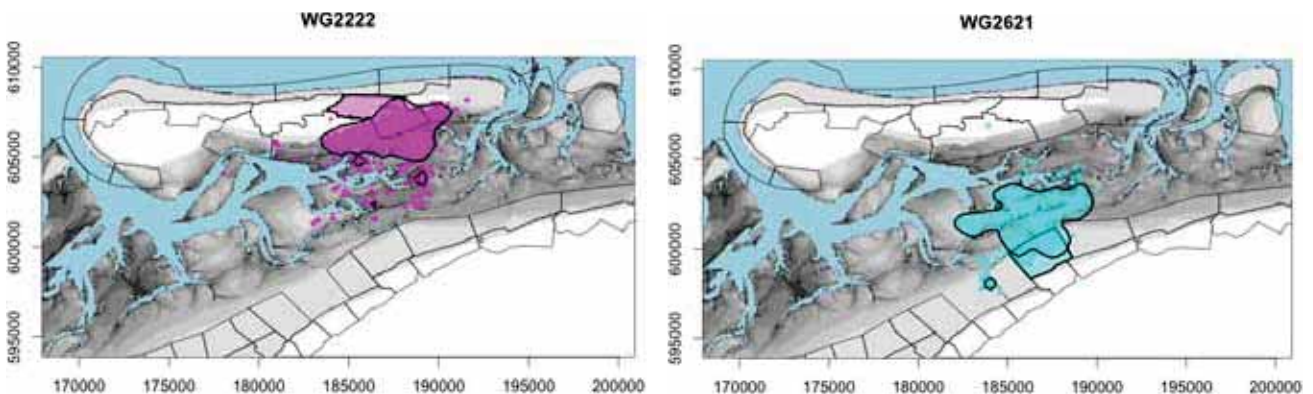
Figuur 33. Frequentieverdeling van de maximale afstand tussen het centrum van een Sovon hoogwatertelgebied en de 95% contour van het laagwaterfoerageergebied.



Figuur 34. Relatie tussen laagwaterfoerageergebieden en hoogwatervluchtplaatsen voor Scholeksters die op het wad tussen Schiermonnikoog en de Groningse kust naar voedsel zoeken. De punten geven de individuele GPS-fixes weer. De contour omvat 95% van de punten. Links de vogels die overtijen in Sovon telgebied WG3133 op Schiermonnikoog en rechts de vogels die overtijen in Sovon telgebied WG3561 langs de Groningse kust.

In de oostelijke Waddenzee varieert de afstand de vastelandkust en de eilanden tussen de 8 en 10 km. Dat betekent dat Scholeksters die dicht onder de vastelandkust naar voedsel zoeken toch op een eiland zouden kunnen overtijen, en omgekeerd. Dat gebeurt echter meestal niet. Op het wad tussen Schiermonnikoog en Groningen overtijen de vogels

die dicht onder de kust van Groningen naar voedsel zoeken op de Groninger kwelder en de vogels die dicht onder Schiermonnikoog naar voedsel zoeken op Schiermonnikoog blijkt uit Figuur 34 (zie ook Figuur 32). Hetzelfde geldt voor Ameland en de Friese kust (Figuur 35).



Figuur 35. Relatie tussen laagwaterfoerageergebieden en hoogwatervluchtplaatsen voor Scholeksters die op het wad tussen Ameland en de Friese kust naar voedsel zoeken. De punten geven de individuele GPS-fixes weer. De contour omvat 95% van de punten. Links de vogels die overtijen in Sovon telgebied WG2222 op Ameland en rechts de vogels die overtijen in Sovon telgebied WG2621 aan de Friese kust.

Discussie en conclusies

In deze discussie zullen we ons wat betreft de toetsing van WEBTICS beperken tot de metingen op het Balgzand in het seizoen 2011/2012.

Op basis van de zeer fijnschalige patronen in benutting van het wad door de gezenderde Scholeksters is er voor gekozen om delen van het Balgzand zeer intensief te bemonsteren in plaats van een veel grofschaliger bemonstering van het hele Balgzand uit te voeren. De tijdens deze intensieve bemonstering vastgestelde ruimtelijke autocorrelatie in dichtheid Kokkels bevestigde de juistheid van deze keuze: de ruimtelijke autocorrelatie in dichtheid was sterk tot een afstand van ongeveer 100 m. Het gevolg is wel dat er geen vergelijking mogelijk was tussen WEBTICS berekeningen voor het Balgzand als geheel en de waarnemingen aan de gezenderde vogels. De toetsing beperkte zich tot de verspreiding van de gezenderde vogels binnen de intensief bemonsterde onderzoeksvakken.

Foerageerintensiteit

Een vast gegeven in simulaties met WEBTICS is dat de berekende foerageerintensiteit in de loop van de winter toeneemt als gevolg van (1) afname in de dichtheid prooidieren, (2) afname in de conditie van de prooidieren, (3) toename in de voedselbehoefte van de Scholeksters als gevolg van de dalende temperaturen. Een dergelijke toename in foerageerintensiteit werd echter niet vastgesteld. Integendeel, er leek eerder sprake van een afname. Dit kan te maken hebben met het feit dat de gezenderde Scholeksters al aan het begin van de herfst moeite hadden in hun voedselbehoefte te voorzien. Zo is de foerageeractiviteit tijdens laagwater opvallend hoog in september

en begin oktober: boven de 90%. Dat betekent dat er zo goed als geen ruimte was voor een verdere verhoging van de foerageerintensiteit. Het is ook veel hoger dan wat in andere studies werd gevonden voor Scholeksters. Zo hadden de Scholeksters op de Banc d'Arguin in februari maar vijf uur foerageertijd per etmaal nodig om in hun voedselbehoefte te voorzien (Zwarts *et al.* 1990), wat overeenkomt met slechts 40% foerageertijd tijdens de laagwaterperiode. Nu zal de voedselbehoefte in Afrika door de hogere temperaturen waarschijnlijk lager hebben gelegen dan op het Balgzand. In de Wash, wat beter vergelijkbaar is met de Waddenzee, liep het foerageerpercentage overdag op van 60% in augustus tot 90% in december (Goss-Custard *et al.* 1977).

Het opvallend hoge foerageerpercentage aan het begin van de herfst suggereert dat de zendervogels vanaf het eerste begin moeite hadden in hun voedselbehoefte te voorzien. Een tweede aanwijzing daarvoor is dat veel zendervogels al vrij vroeg in het seizoen met enige regelmaat tijdens hoogwater niet gingen rusten op de hvp, maar in de omliggende weilanden gingen foerageren. Een veelheid aan studies bewijst dat weilandfoerageren tijdens hoogwater een minder geprefereerd alternatief is en pas wordt toegepast als de vogels tijdens laagwater onvoldoende voedsel op het wad kunnen vinden (Goss-Custard *et al.* 1996, Atkinson *et al.* 2003). Het zijn ook vooral de jonge vogels (die gemiddeld een lagere foerageer efficiëntie hebben, een lagere dominantie en een hogere sterftkans) die veel in de weilanden foerageren (Goss-Custard & Durell 1983). In december waren de weilanden zelfs het belangrijkste foerageergebied geworden, na een relatief lange periode met hoge waterstanden in de eerste week van december. Mogelijk waren tegen die tijd de *Ensis* bestanden al



Figuur 36. Foto's van een grote groep Scholeksters die tijdens hoogwater in de weilanden rond het Balgzand naar voedsel zoekt. Zodanig dat de boeren de dieren probeerden te verjagen. Foto's genomen door Wim Tijssen op 31 december 2011.

uitgeput – aan het einde van de winter was dat zeker het geval.

De moeilijkste tijd voor de Scholeksters was ongetwijfeld de late maar strenge vorstperiode begin februari 2012. WEBTICS voorspelt dan een zeer hoge foerageerintensiteit, maar het tegenovergestelde werd waargenomen: de foerageerintensiteit bereikte juist een dieptepunt. Dat is ook wel logisch. In de bevroren weilanden kan niet meer naar voedsel gezocht worden en het wad raakt in toenemende mate bedekt met ijs. In het begin zijn op de lagere delen van het wad nog wel onbedekte stukken, maar als ook die bevriezen kunnen de vogels alleen nog kiezen tussen (1) staan wachten tot vorstperiode voorbij is en daarbij interen op de aangelegde reserves, (2) op zoek gaan naar andere voedselgebieden. Drie gezenderde vogels (1 Balgzandvogel en 2 Schiervogels) kozen voor het eerste en overleefden dit niet. Een vierde zendervogel (van het Balgzand) koos voor het tweede en overleefde dit ook niet.

Een belangrijke vraag is of alle vogels die op het Balgzand overwinterden net zoveel moeite hadden in hun voedselbehoefte te voorzien als de zendervogels, of dat de zendervogels het meer dan gemiddeld moeilijk hadden. Harde gegevens om deze vraag te beantwoorden ontbreken. Een kleine aanwijzing dat veel Scholeksters het in de winter van 2011/2012 moeilijk hadden op het Balgzand is dat er in de herfst en winter extreem veel scholeksters tijdens hoogwater in de weilanden naar voedsel zochten (Figuur 36). Het weiland foerageren door de Scholeksters, waarvan wij hierboven beschreven dat het een duidelijke indicatie is voor voedseltekort, was zo massaal dat de boeren overgingen tot het plaatsen van linten om de vogels te verjagen van hun land (Wim Tijssen, pers. med.).

Verspreiding over het wad

Het is duidelijk dat de Scholeksters de waterlijn volgen, maar er zijn verschillende verklaringen denkbaar. Mogelijk komen steeds betere voedselgebieden beschikbaar als het water zakt. Schelpdieren kunnen langer filtreren naarmate ze langer onder water staan, dus voor filtrerende schelpdieren zoals Kokkels en Mossels zijn de voedselomstandigheden gunstiger laag in de getijzone en is hun conditie daar ook vaak beter (Wanink & Zwarts 1993). De andere mogelijkheid is dat de prooi beschikbaar afneemt na het droogvallen, doordat de prooidieren zich dieper ingraven of hun schelpen sluiten, waardoor de opnamesnelheid afneemt van de vogels die op die prooidieren jagen, en ze genoodzaakt worden andere voedselgebieden op te zoeken. Dat laatste lijkt het geval, maar dat is niet het enige dat speelt.

Scholeksters leken *Ensis* te prefereren ondanks het feit dat ze op die prooi een lage opnamesnelheid realiseerden in vergelijking tot Kokkels. Er zijn drie mogelijke verklaringen:

1. De getij-afhankelijke beschikbaarheid verschilt tussen *Ensis* en Kokkels, waarbij *Ensis* langer beschikbaar blijft na droogvallen. Dit model (model 5) levert echter geen goede fit, wat niet zo verwonderlijk is, want *Ensis* is een hele snelle prooi die zich na droogvallen snel dieper kan terugtrekken (Dekker & Beukema 2012).
2. Interferentie verschilt tussen *Ensis* en Kokkels en deze modellen leveren een veel betere fit (modellen 3 en 4). Geringe interferentie tussen op *Ensis* foeragerende Scholeksters is goed voorstelbaar, aangezien de *handling* tijd op deze prooi zeer kort is, zodat kleptoparasitisme (het stelen van prooien) niet loont (Stillman *et al.* 2002). Echter, de geschatte interferentie onder Kokkel etende Scholeksters is zo groot dat een bijna homogene verdeling onder Kokkel etende Scholeksters wordt voorspeld zolang alleen Kokkels zijn drooggevallen. Dat komt niet overeen met de waarnemingen.
3. Misschien bestaat het grote voordeel van het op *Ensis* foerageren vooral uit een beperkt of afwezig risico op snavelbreuk. Dit mechanisme ligt ten grondslag aan de modellen 1 en 2, die de beste fit geven.

De belangrijke vraag is wat dit nu voor WEBTICS betekent. Tot nu toe ontbrak het hier gevonden positieve effect van het volgen van de waterlijn: een verhoogde opnamesnelheid als het wad nog onder water staat en vlak daarna. Voor Kokkels en *Ensis* kunnen de in deze studie gevonden parameterwaarden worden gebruikt. Voor andere schelpdieren, met name de belangrijke prooidieren Mossel en Nonnetje, zijn er twee opties: geen waterlijn effect inbouwen en het model laten zoals het nu is, of een waterlijn effect inbouwen en daarbij de nu voor Kokkel en *Ensis* gevonden parameterwaarden gebruiken. Omdat het effect waarschijnlijk te maken heeft met het sluiten van de kleppen door de schelpdieren in reactie op het afgaande water, ligt het voor de hand dit ook te implementeren bij de andere schelpdieren. Bij de Zeeduizendpoot *Nereis diversicolor* neemt de vangbaarheid voor vogels juist toe naarmate het wad langer droogligt als gevolg van een toenemende neiging bij de wormen om geheel of gedeeltelijk het veilige hol te verlaten en aan het wadoppervlak te foerageren (Esselink & Zwarts 1989, de Vlas *et al.* 1996). In WEBTICS bestaan wel verschillen in interferentie tussen de verschillende prooisorten, die te maken hebben met prooigrootte, omdat de afstand waarover het loont een poging te wagen de prooi van een soortgenoot te stelen toeneemt met de grootte van

de prooi (Rappoldt *et al.* 2010). Echter, de in deze studie gevonden “interferentie-afstand” is veel groter dan je zou verwachten als het uitgespreid foerageren alleen met interferentie te maken had. Ook het risico van snavelbreuk speelt een belangrijke rol. Verder kunnen de dieren logischerwijs niet alleen maar bezig zijn met het zo efficiënt mogelijk exploiteren van de voedselbron. Ze moeten ook kennis vergaren over de veranderingen in het voedsellandschap (Bernstein *et al.* 1988). Binnen WEBTICS bestaat de mogelijkheid om de vogels wat meer “uit te smeren” over het voedsellandschap, binnen de randvoorwaarde dat de vogels wel in hun voedselbehoefte kunnen blijven voorzien. Op basis van deze studie kan de beste waarde voor de “uitsmeerparameter” worden geschat.

Uitputting van het voedselaanbod

De voorspelling dat de kortst droogliggende schelpdierbestanden het minste zouden worden uitgeput kwam niet uit. Integendeel. Het waren juist de kort droog liggende *Ensis* banken die aan het einde van de winter volledig verdwenen waren. Zeer waarschijnlijk als gevolg van predatie door de Scholeksters. Binnen de Kokkels was het wel zo dat de allerhoogste Kokkels het hoogste verdwijningspercentage hadden, maar beneden een hoogte van 15 cm t.o.v. NAP ging dit verband al niet meer op. Tijdens het onderzoek werden we ons ervan bewust dat de hoge predatie op lang droogliggende schelpdierbanken, die door eerdere versies van WEBTICS voorspeld werd, waarschijnlijk samenhang met de aanname dat de model Scholeksters gaan foerageren zodra het eerste wad droogviel. Dat is niet realistisch. De Scholeksters kunnen hun foerageeractiviteit beter concentreren in dat deel van de laagwaterperiode dat de voedselomstandigheden het gunstigste zijn en dat lijken ze ook te doen. Wanneer dit aspect van het foerageergedrag in WEBTICS wordt aangepast verandert de voorspelde predatiedruk en is er geen duidelijke relatie meer met de droogvalduur (Rappoldt & Ens 2013a). Het aangepaste model zal opnieuw gekalibreerd moeten worden.

Monitoring van de mogelijke gevolgen van bodemdaling

Wat betekenen de resultaten van dit onderzoek voor de monitoring van de mogelijke gevolgen van bodemdaling door gaswinning onder de Waddenzee voor de vogels die op de wadplaten naar voedsel zoeken? Voor wat betreft de monitoring van de winning uit de velden Moddergat, Lauwersoog en Vierhuizen is na de evaluatie van de eerste zes jaar (NAM 2014a), op advies van de auditcommissie een nieuwe weg ingeslagen (Auditcommissie 2014). Hierbij ligt de nadruk op het jaarlijks meten van de hoeveelheid voedsel die oogstbaar is voor de verschillende soorten wadvogels en nagaan of trendmatige ontwikkelingen samenhangen met veranderingen in wadplaathoogte (NAM 2014b).

De resultaten zijn op twee manieren relevant. Ten eerste is duidelijk uit de analyse van de relatie tussen hoogwatervluchtplaatsen en laagwaterfoerageergebieden, dat de afstand tussen droogvallende wadplaten en mogelijk gebieden om te overtijen voor Scholeksters nergens zo groot is dat de Scholeksters de betreffende wadplaten niet benutten als voedselgebied. Alle wadplaten zijn potentieel voedselgebied. Dat betekent niet dat die wadplaten en voedselbronnen ook allemaal even intensief benut zullen worden en in dezelfde mate zullen bijdragen aan de draagkracht. Een analyse van de relatie tussen aantallen geteld tijdens hoogwater en het voedselaanbod in de omliggende gebieden suggereert dat er regionale verschillen zijn in de benutting van het voedselaanbod door de Scholekster (van der Hut *et al.* 2014). Dit brengt ons op het tweede punt. Het voedselaanbod dat in potentie oogstbaar is kan niet één op één vertaald worden naar draagkracht, omdat de draagkracht ook afhangt van factoren die niet (of niet makkelijk) meegewogen kunnen worden in de berekening van het oogstbare voedselaanbod, zoals interferentie en afstand tot een hoogwatervluchtplaats zonder verstoring. Verbetering van het model WEBTICS, waar dit onderzoek aan bijdraagt, is van belang om de schatting van de relatie tussen het oogstbare voedselaanbod en de draagkracht te verbeteren.

Literatuur

- ATKINSON P.W., CLARK N.A., BELL M.C., DARE P.J., CLARK J.A. & IRELAND P.L. 2003. Changes in commercially fished shellfish stocks and shore-bird populations in the Wash, England. *Biological Conservation* 114: 127-141.
- AUDITCOMMISSIE 2014. 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.
- BERNSTEIN C., KACELNIK A. & KREBS J.R. 1988. Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. *Journal of Animal Ecology* 57: 1007-1026.
- BEUKEMA J.J., DEKKER R. & PHILIPPART C.J.M. 2010. Long-term variability in bivalve recruitment, mortality, and growth and their contribution to fluctuations in food stocks of shellfish-eating birds. *Marine Ecology-Progress Series* 414: 117-130.
- BOUTEN W., BAAIJ E.W., SHAMOUN-BARANES J. & CAMPHUYSEN C.J. 2013. A flexible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *Journal of Ornithology* 154: 571-580.
- BULT T.P., ENS B.J., BAARS J.M.D.D., KATS R.K.H. & LEOPOLD M.F. 2004. Eindrapport EVA II deelproject B3 (Evaluatie Schelpdiervisserij tweede fase): Evaluatie van de meting van het beschikbare voedselaanbod voor vogels die grote schelpdieren eten. RIVO rapport C018/04. RIVO, Yerseke.
- CAMPHUYSEN C.J., ENS B.J., HEG D., HULSCHER J.B., VAN DER MEER J. & SMIT C.J. 1996. Oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality in The Netherlands: the effect of severe weather and food supply. *Ardea* 84A: 469-492.
- COMPTON T.J., VAN DER MEER J., HOLTHUIJSEN S., KOOLHAAS A., DEKINGA A., TEN HORN J., KLUNDER L., MCSWEENEY N., BRUGGE M., VAN DER VEER H.W. & PIERSMA T. 2013. Synoptic intertidal benthic surveys across the Dutch Wadden Sea 2008-2011. NIOZ-rapport 2013-1. Royal Netherlands Institute for Sea Research, t' Horntje.
- DE VLAS S.J., BUNSKOEKE E.J., ENS B.J. & HULSCHER J.B. 1996. Tidal change in the choice of *Nereis diversicolor* or *Macoma balthica* as main prey species in the diet of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 105-116.
- DEKKER R. & BEUKEMA J. 2012. Long-term dynamics and productivity of a successful invader: The first three decades of the bivalve *Ensis directus* in the western Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 71: 31-40.
- ENS B.J. 1994. De carrière-beslissingen van de Scholekster *Haematopus ostralegus*. The career decisions of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Limosa* 67: 53-67.
- ENS B.J., BAIRLEIN F., CAMPHUYSEN C.J., DE BOER P., EXO K.M., GALLEGUO N., KLAASSEN R.H.G., OOSTERBEEK K. & SHAMOUN-BARANES J. 2009. Onderzoek aan meeuwen met satelliet-zenders. *Limosa* 82: 33-42.
- ENS B.J., BRIGGS K.B., SAFRIEL U.N. & SMIT C.J. 1996a. Life history decisions during the breeding season. In: J.D. Goss-Custard (red), *The Oystercatcher: From Individuals to Populations*, p. 186-218. Oxford University Press, Oxford.
- ENS B.J. & CAYFORD J.T. 1996. Feeding with other Oystercatchers. In: J.D. Goss-Custard (red), *The Oystercatcher: From Individuals to Populations*, p. 77-104. Oxford University Press, Oxford.
- ENS B.J. & GOSS-CUSTARD J.D. 1984. Interference among Oystercatchers *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe estuary. *Journal of Animal Ecology* 53: 127-231.
- ENS B.J., HORNMAN M., HUSTINGS F., KOFFIJBERG K., MARX L., VAN DEN BREMER L., VAN KLEUNEN A., VAN ROOMEN M. & VAN WINDEN E.A.J. 2014. Trendanalyses van vogels in de Waddenzee in het kader van de nieuwe gaswinningen over de periode 1990-2012. Sovon-rapport 2014/08. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- ENS B.J., MERCK T., SMIT C.J. & BUNSKOEKE E.J. 1996b. Functional and numerical response of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on shellfish populations. *Ardea* 84A: 441-452.
- ENS B.J., ROODBERGEN M., VAN WINDEN E., KOFFIJBERG K. & ZOETEBIER D. 2012. Voortgangsrapportage monitoring vogels in de Waddenzee in het kader van de nieuwe gaswinningen over de periode 1990-2010. SOVON-rapport 2012/09. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen.
- ESSELINK P. & ZWARTS L. 1989. Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series* 56: 243-254.
- FRETWELL S.D. & LUCAS H.L., JR. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* XIX: 16-36.
- GAUNT A.S., ORING L.W., ABLE K.P., ANDERSON D.W., BAPTISTA L.F., BARLOW J.C. & WINGFIELD J.C. 1999. Guidelines to the use of

- wild birds in research. Special Publication 1997; Second Edition. The Ornithological Council, Washington.
- GOSS-CUSTARD J.D. & DURELL S.E.A.L.V.D. 1983. Individual and age differences in the feeding ecology of oystercatchers *Haematopus ostralegus* wintering on the Exe estuary, Devon. *Ibis* 125: 155-171.
- GOSS-CUSTARD J.D., DURELL S.E.A.L.V.D. & ENS B.J. 1982. Individual differences in aggressiveness and food stealing among wintering Oystercatchers, *Haematopus ostralegus* L. *Animal Behaviour* 30: 917-928.
- GOSS-CUSTARD J.D., DURELL S.E.A.L.V.D., GOATER C.P., HULSCHER J.B., LAMBECK R.H.D., MEININGER P.L. & URFI J. 1996. How Oystercatchers survive the winter. In: J.D. Goss-Custard (red), *The Oystercatcher: From Individuals to Populations*, p. 155-185. Oxford University Press, Oxford.
- GOSS-CUSTARD J.D., JENYON R.A., JONES R.E., NEWBERY P.E. & WILLIAMS R.L.B. 1977. The ecology of the Wash. II. Seasonal variation in the feeding conditions of wading birds (Charadrii). *Journal of Applied Ecology* 14: 701-719.
- HIDDINK J.G. 2003. Modelling the adaptive value of intertidal migration and nursery use in the bivalve *Macoma balthica*. *Marine Ecology Progress Series* 252: 173-185.
- HOLLING C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- HULSCHER J.B. 1989. Sterfte en overleving van Scholeksters *Haematopus ostralegus* bij strenge vorst. *Limosa* 62: 177-181.
- JOHNSTONE I.G. & NORRIS K. 2000. Not all Oystercatchers *Haematopus ostralegus* select the most profitable Common Cockles *Cerastoderma edule*: a difference between feeding methods. *Ardea* 88: 137-153.
- KERSTEN M. & PIERSMA T. 1987. High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75: 175-187.
- KERSTEN M. & VISSER W. 1996. The rate of food processing in the Oystercatcher: food intake and energy expenditure constrained by a digestive bottleneck. *Functional Ecology* 10: 440-448.
- 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.
- PEBESMA E.J. 2010. R-Package 'gstat'. Geostatistical modelling, prediction and simulation. <http://cran.r-project.org/web/packages/gstat/gstat.pdf>.
- RAPPOLDT C. & ENS B.J. 2007. Scholeksters en de verruiming van de Westerschelde; Modelberekeningen voor de periode 1992-2015 aan het effect van de voorgenomen verruiming van de vaargeul op het aantal scholeksters. EcoCurves rapport 5/SOVON-onderzoeksrapport 2007/03. EcoCurves, Haren.
- RAPPOLDT C. & ENS B.J. 2011. Het effect van bodemdaling op het aantal scholeksters dat kan overwinteren in de Waddenzee; Exploratieve berekeningen met het model WEBTICS. EcoCurves rapport 12; SOVON-onderzoeksrapport 2011/05. EcoCurves, Haren.
- RAPPOLDT C. & ENS B.J. 2013a. 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. 2013b. Scholeksters en de toekomstige erosie van slikken in de Oosterschelde; Een modelstudie met WEBTICS. EcoCurves rapport 18; Sovon-rapport 2013/25. EcoCurves, Haren.
- RAPPOLDT C., ENS B.J. & BRINKMAN A.G. 2008. Het kokkelbestand 2001-2007 en het aantal scholeksters in de Waddenzee. Een beknopte modelstudie naar het effect van visserij. EcoCurves rapport 8 / SOVON-onderzoeksrapport 2008/09. EcoCurves / SOVON-Vogelonderzoek Nederland, Haren / Beek-Ubbergen.
- RAPPOLDT C., ENS B.J., DIJKMAN E. & BULT T. 2003a. Scholeksters en hun voedsel in de Waddenzee. Rapport voor deelproject B1 van EVA II, de tweede fase van het evaluatieonderzoek naar de effecten van schelpdiervisserij op natuurwaarden in de Waddenzee en Oosterschelde 1999-2003. Alterra rapport 882. Alterra, Wageningen.
- RAPPOLDT C., ENS B.J., DIJKMAN E., BULT T., BERREVOETS C.M. & GEURTS VAN KESSEL J. 2003b. Scholeksters en hun voedsel in de Oosterschelde. Rapport voor deelproject D2 thema 1 van EVA II, de tweede fase van het evaluatieonderzoek naar de effecten van schelpdiervisserij op natuurwaarden in Waddenzee en Oosterschelde 1999-2003. Alterra rapport 883. Alterra, Wageningen.
- 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., KERSTEN M. & ENS B.J. 2006. Scholeksters en de droogvalduur van kokkels in de Oosterschelde; Modelberekeningen voor de

- periode 1990-2045 aan het effect van zandhonger en zeespiegelstijging op het aantal scholeksters. Ecocurves rapport 2/SOVON-onderzoeksrapport 2006/12. EcoCurves/SOVON Vogelonderzoek Nederland, Haren/Beek-Ubbergen.
- RAPPOLDT C., STILLMAN R.A. & ENS B.J. 2010. A geometrical model for the effect of interference on food intake. *Ecological Modelling* 221: 147-151.
- RUTTEN A.L., OOSTERBEEK K., ENS B.J. & VERHULST S. 2006. Optimal foraging on perilous prey: risk of bill damage reduces optimal prey size in oystercatchers. *Behavioral Ecology* 17: 297-302.
- RUTTEN A.L., OOSTERBEEK K., VAN DER MEER J., VERHULST S. & ENS B.J. 2010a. Experimental evidence for interference competition in oystercatchers, *Haematopus ostralegus*. I. Captive birds. *Behavioral Ecology* 21: 1251-1260.
- RUTTEN A.L., OOSTERBEEK K., VERHULST S. & ENS B.J. 2010b. Experimental evidence for interference competition in oystercatchers, *Haematopus ostralegus*. II. Free-living birds. *Behavioral Ecology* 21: 1261-1270.
- SCHWEMMER P., HALTERLEIN B., GEITER O., GUNTHER K., CORMAN V.M. & GARTHE S. 2014. Weather-related Winter Mortality of Eurasian Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in the Northeastern Wadden Sea. *Waterbirds* 37: 319-330.
- SHAMOUN-BARANES J., BOM R., VAN LOON E.E., ENS B.J., OOSTERBEEK K. & BOUTEN W. 2012. From sensor data to animal behaviour: an oystercatcher example. *PLoS ONE* 7: e37997-
- STILLMAN R.A., CALDOW R.W.G., GOSS-CUSTARD J.D. & ALEXANDER M.J. 2000. Individual variation in intake rate: the relative importance of foraging efficiency and dominance. *Journal of Animal Ecology* 69: 484-493.
- STILLMAN R.A., GOSS-CUSTARD J.D. & CALDOW R.W.G. 1997. Modelling interference from basic foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology* 66: 692-703.
- STILLMAN R.A., POOLE A.E., GOSS-CUSTARD J.D., CALDOW R.W.G., YATES M.G. & TRIPLET P. 2002. Predicting the strength of interference more quickly using behaviour-based models. *Journal of Animal Ecology* 71: 532-541.
- SUTHERLAND W.J. 1983. Aggregation and the ideal free distribution. *Journal of Animal Ecology* 52: 821-828.
- SWENNEN C., LEOPOLD M.F. & STOCK M. 1985. Notes on growth and behaviour of the American razor clam *Ensis directus* in the Wadden Sea and the predation on it by birds. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 39: 255-261.
- TRIPLET P., STILLMAN R.A. & GOSS-CUSTARD J.D. 1999. Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology* 68: 254-265.
- VAN DE POL M., VINDENES Y., SÆTHER B.-E., ENGEN S., ENS B.J., OOSTERBEEK K. & TINBERGEN J.M. 2010. Effects of climate change and variability on population dynamics in a long-lived shorebird. *Ecology* 91: 1192-1204.
- VAN DER HUT R.M.G., FOLMER E.O., KOFFIJBERG K., VAN ROOMEN M., VAN DER ZEE E. & STAHL J. 2014. Vogels langs de randen van het Wad. Verkenning van knelpunten en kans op broedlocaties en hoogwatervluchtplaatsen. A&W-rapport 1982/Sovon rapport 2014/12. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek/Sovon Vogelonderzoek Nederland, Veenwouden/Nijmegen.
- VAN DER MEER J. & ENS B.J. 1997. Models of Interference and Their Consequences for the Spatial Distribution of Ideal and Free Predators. *Journal of Animal Ecology* 66: 846-858.
- VAN ZWEEDEN C., TROOST K., VAN DEN ENDE D. & VAN STRALEN M. 2012. Het areaal aan mosselbanken op de droogvallende platen in de Waddenzee in het voorjaar van 2011. Rapport C097/12. Wageningen IMARES, Yerseke.
- WANINK J.H. & ZWARTS L. 1993. Environmental effects on the growth rate of intertidal invertebrates and some implications for foraging waders. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 407-418.
- WIERSMA P., ROODBERGEN M., GOEDHART P.W. & ENS B.J. 2009. Ontwikkeling en toepassing van een poweranalyse voor de vogelmonitoringgegevens in het kader van de nieuwe gaswinning. SOVON-onderzoeksrapport 2009/11. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- WORTON B.J. 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology* 70: 164-168.
- ZWARTS L., BLOMERT A.-M. & HUPKES R. 1990. Increase of feeding time in waders preparing for spring migration from the Banc d'Arguin, Mauritania. *Ardea* 78: 237-256.
- ZWARTS L., CAYFORD J.T., HULSCHER J.B., KERSTEN M., MEIRE P.M. & TRIPLET P. 1996a. Prey size selection and intake rate. In: J.D. Goss-Custard (red), *The Oystercatcher: From Individuals to Populations*, p. 30-55. Oxford University Press, Oxford.
- ZWARTS L., ENS B.J., GOSS-CUSTARD J.D., HULSCHER J.B. & DURELL S.E.A.L.V.D. 1996b. Causes of variation in prey profitability and its consequences for the intake rate of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84A: 229-268.
- ZWARTS L., ENS B.J., GOSS-CUSTARD J.D., HULSCHER J.B. & KERSTEN M. 1996c. Why Oystercatchers *Haematopus ostralegus* cannot meet their daily energy requirements in a single

low water period. *Ardea* 84A: 269-290.
ZWARTS L., HULSCHER J.B., KOOPMAN K.,
PIERSMA T. & ZEGERS P.M. 1996d. Seasonal and
annual variation in body weight, nutrient stores
and mortality of Oystercatchers *Haematopus os-
tralegus*. *Ardea* 84A: 327-356.

ZWARTS L., WANINK J.H. & ENS B.J. 1996e.
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.

Bijlagen

Bijlage A

1 How shorebirds follow the tides: an analysis integrating
2 optimal foraging theory and resource selection modeling

3 Adriaan M. Dokter^{1,2}, E. Emiel van Loon¹, Cornelis Rappoldt⁵, Kees
4 Oosterbeek⁴, Martin J. Baptist³, Willem Bouten¹, and Bruno J. Ens⁴

5 ¹Computational Geo-Ecology, Institute for Biodiversity and Ecosystem
6 Dynamics, University of Amsterdam, Science Park 904, Amsterdam,
7 Netherlands

8 ²Centre for Avian Migration and Demography, Department of Animal
9 Ecology, Netherlands Institute of Ecology (NIOO-KNAW), Wageningen,
10 Netherlands

11 ³IMARES Wageningen UR, Landsdiep 4, 1797 SZ Den Hoorn, Texel,
12 Netherlands

13 ⁴Sovon Dutch Centre for Field Ornithology, Coastal Ecology Team, PO Box
14 59, 1790 AB Den Burg, Texel, Netherlands

15 ⁵Ecocurves, Haren, Netherlands

16 May 23, 2014

17 **Abstract**

18 Animal distribution data, as obtained at ever increasing detail through novel
19 tracking techniques, are often analysed using correlational resource selection models.

20 The conventional structure of these models can be inconsistent with fitness
21 maximisation behaviour, and does not accommodate density dependence through
22 competition, which limits the analysis of species with strongly interacting individuals.

23 In this study we investigated the foraging distribution of a shorebird notably prone to
24 interference competition, the Eurasian Oystercatcher. We tested and compared
25 different mechanisms of resource selection using behaviour-based models based on

26 optimal foraging theory, which do include density dependent regulation. Model
27 parameters were estimated on tracking data combined with information on available
28 food resources, thereby integrating mechanistic and correlational modelling
29 approaches. Shorebirds foraging in intertidal ecosystems need to respond to complex
30 environmental and ecological dynamics. Benthic prey in the intertidal zone are
31 available only at specific times, and may attempt to actively avoid avian predation.
32 We found that birds continuously adapted their foraging distribution to a changing
33 environment. Intake rates were inferred to decrease with the time since exposure of
34 patches, which we interpret as a result of predator avoidance by the benthic bivalve
35 prey. Oystercatchers did not behave as simple intake rate maximisers, but preferred
36 prey with a low risk of interference and a low risk of bill damage. The estimated
37 interference effects were much stronger than expected, probably as a result of
38 non-ideal searching behaviour. Our results underline the importance of considering
39 ecological interactions and interpretability of model parameters when defining
40 resource selection models, especially when disentangling behavioural mechanisms is
41 concerned.

42 Keywords: ideal free distribution, resource selection, interference, density
43 dependence, functional response, Oystercatcher

44 **Introduction**

45 The notion that animals are expected to distribute so as to maximise their fitness rewards
46 is at the heart of ecological theory on optimal habitat selection. Fretwell and Lucas (1969)
47 were the first to formalise this idea in their definition of the ideal free distribution (IFD).
48 In this model animals are "ideal" by being able to assess their full spatial landscape of

49 fitness rewards, as well as "free" to move between habitats without cost. In addition,
50 animals are assumed to be identical, which under a constraint of fitness maximisation
51 implies that all foragers achieve identical fitness rewards.

52 Because these fitness rewards are difficult to express in terms of future reproductive
53 success, many authors have assumed that foraging animals maximise instantaneous intake
54 rate as a short-term fitness proxy (Sutherland, 1983; Kacelnik et al., 1992). In case of a
55 standing stock of prey and in absence of mutual interference, the IFD predicts all foragers
56 to concentrate in the single patch where the highest intake rate can be realised (Lessells,
57 1995; Van der Meer and Ens, 1997). Such behaviour is rarely observed in real ecosystems,
58 because foraging processes are usually dependent on the density of conspecifics: to avoid
59 mutual interference, foragers will move to other patches, thereby increasing the overall
60 fitness rewards. The key ecological concepts of the IFD are thus fitness maximisation and
61 density dependent regulation.

62 Despite mixed findings on the empirical succes of the IFD (Kennedy and Gray, 1993;
63 Milinski, 1994; Tregenza et al., 1996), it has remained highly influential in contemporary
64 studies of animal distributions (van Gils et al., 2006; Quaintenne et al., 2011). Arguably
65 this is because of its potential ability to explain habitat selection as an emergent pattern of
66 behaviour. Through linking animal behaviour at the individual-level to spatial distributions
67 at the population-level, the IFD attempts to provide a mechanistic explanation for habitat
68 selection. Facilitated by increased availability of high computational power, more complex
69 behaviour-based models have emerged with the same objective, such as dynamic
70 programming models (DPMs, Mangel and Clark (1986); McNamara and Houston (1986))
71 and individual based models (IBMs, Grimm and Railsback (2005); Stillman (2008)).
72 Generally, the success of these models depends on the ability of researchers to hypothesise

73 and identify adequate behavioural rules, states and currencies that characterise foraging,
74 for which there are no straightforward recipes (Houston and McNamara, 2014).
75 Foraging distributions can nowadays be characterised at an ever increasing detail through
76 application of novel individual tracking techniques. While these data provide ample
77 opportunities for quantitative tests of presumed mechanisms of habitat selection,
78 behaviour-based models have been used relatively little to analyse and characterise
79 tracking data. More tailored to correlational analysis, a second family of models has been
80 developed by a largely independent research community. These models depart from the
81 notion that in most systems we have no a priori knowledge of the mechanisms by which
82 animals distribute themselves over different habitats. Therefore researchers rely on
83 statistical inference to characterise and predict how species use their habitat and resources,
84 a procedure which may provide important clues about the likely mechanisms driving
85 habitat selection (e.g. Fortin et al. (2005)). Numerous analysis techniques have been
86 developed, of which regression analysis based on a resource selection function (RSF) has
87 emerged as arguably the most popular one (McLoughlin et al., 2010). The choice of the
88 functional form of these correlational models has primarily followed considerations of
89 straightforward and feasible computation: the probability for selection of a patch is
90 typically written as an exponentiated linear term, which is easily solved by bi- or
91 multinomial logistic regression techniques (although inclusion of random effects can make
92 these models computationally expensive, see Gillies et al. (2006)).
93 RSF models have been highly successful in characterising animal distribution data, but
94 several concerns have been raised over the lack of ecological theory behind their application
95 (McLoughlin et al., 2010).
96 First, as with any correlational model, RSFs are conditional on the data they were

97 estimated on, for example on yearly fluctuations in prey types and abundances (Boyce
98 et al., 2002). Therefore the generality of inferences by RSFs and their predictions is usually
99 debatable. For this reason behavioural ecologists have stressed the importance of
100 developing behaviour-based models that have their foundation in the behavioural
101 mechanisms by which animals select their environment (e.g. Goss-Custard and Sutherland
102 (1997)), in the hope that such models can reliably be extrapolated to novel or future
103 environments.

104 Second, density dependence is rarely included in current RSF models, although it has a
105 profound effect on habitat selection (Morris, 2003). It has been suggested to include
106 density of the modelled species as an explanatory variable (McLoughlin et al., 2010), but
107 such an approach quickly leads to practical and conceptual problems as density is usually
108 unknown and often the response variable being modelled.

109 Third, RSFs may be inadequately structured to describe fitness maximizing behaviour.
110 One property of RSFs is that they satisfy the independence of irrelevant alternatives (IIA)
111 property, which states that the proportional density of foragers between two patches is only
112 a function of the properties of these two patches. Fitness maximising behaviour does not
113 need to satisfy this property. For example, the proportional density of two patches in an
114 IFD is dependent on the maximised intake rate, which is a function of all patches in the
115 system. Strikingly enough, both density dependence and fitness maximisation are at the
116 basis of arguably the simplest mechanistic null model for animal distributions, the IFD,
117 but exactly these concepts are no integral part of RSFs.

118 Behaviour-based models can provide the flexibility to account for maximisation strategies
119 and density dependence. However, even when structuring a model from behavioural
120 mechanisms, models tend to carry unknown or poorly specified parameters. For example,

121 Van der Meer and Ens (1997) showed that foraging distributions can be highly sensitive to
122 the precise nature of interference competition, but that experimental and field data are
123 often of insufficient quality to estimate these functional relationships. In order for these
124 models to produce realistic predictions, parameters need to be estimated on observational
125 data. In the case of spatially explicit resource selection models such data amounts to
126 location observations, which are increasingly available through application of novel tracking
127 techniques. In this study we make a case for integrating mechanistic knowledge into
128 correlational studies that investigate animal distributions, thereby combining the strengths
129 of process-based and correlational approaches.

130 Analysing habitat selection using behaviour-based models has several advantages, which we
131 will illustrate using the Eurasian Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) as a study species.
132 First, as one of the most intensively studied species of shorebirds, a large body of literature
133 has emerged on its foraging behaviour (Blomert et al., 1996; Goss-Custard, 1996). This
134 permits the development of a behaviour-based resource selection model that incorporates
135 established functional insights. Second, we may explore density dependent regulation using
136 behaviour-based models, for which the Oystercatcher system is an illustrative example, as
137 this species is known to be highly interference-prone (Ens and Goss-Custard, 1984; Triplet
138 et al., 1999). Several authors have brought forward the hypothesis that interference
139 competition is important in explaining the spatial distribution of shorebirds, of
140 Oystercatchers in particular (Goss-Custard et al., 1995; Folmer et al., 2010). Third,
141 behaviour-based models can express habitat selection in terms of hypothesised mechanistic
142 trade-offs, which aids the interpretability of the modelling results. We can test assumptions
143 of intake rate maximisation (Van der Meer and Ens, 1997), and assess to what extent other
144 considerations are important, in the case of Oystercatchers the avoidance of bill injury that

145 can be incurred when foraging on perilous prey (Rutten et al., 2005).
146 Finally, behaviour-based models provide the flexibility to analyse complex ecological
147 dynamics. We focus on Oystercatchers in an intertidal area, a highly dynamic system in
148 terms of ecology and environment. Under influence of the tides, foraging patches are
149 sequentially exposed and covered, which modulates the availability and characteristics of
150 the resource landscape. Prey in intertidal areas are to a large extent cryptic and can
151 actively avoid predators. We therefore hypothesise that predator distributions not only
152 depend on the spatial densities of prey, but also on the behaviour of the prey. For molluscs,
153 avoidance of avian predators involves shell closure or burying in the sediments after
154 exposure by the tides. Such avoidance behaviour may be a general adaptive strategy
155 adopted after exposure, but can also be triggered by the presence of predators (Charnov
156 et al., 1976; Stillman et al., 2000). To forage efficiently in a system with complex ecological
157 dynamics, we hypothesise that foragers need to continuously adjust their spatial
158 distribution.

159 The aims of this paper are as follows:

- 160 1. to present an approach for estimating behaviour-based animal distribution models
161 from high-resolution individual tracking data, and for making subsequent model
162 comparisons and inferences.
- 163 2. to develop a parsimonious behaviour-based distribution model for the Eurasian
164 Oystercatcher that incorporates established functional relationships of foraging
165 behaviour, as well as relevant ecological dynamics. This model will identify the most
166 important factors affecting the foraging distribution, considering mechanisms of
167 interference, density dependence, intake rate maximisation, foraging costs and prey

168 behaviour.

169 **Methods**

170 **Study site**

171 Our study was performed at a 50 km² tidal flat area called "Balgzand", in the westernmost
172 part of the Dutch Wadden Sea (at about 53° N and 5° E). Monthly counts of
173 Oystercatchers on Balgzand revealed that around 8000-15000 used this area in the winter
174 2011-2012 (see supplementary material).

175 **GPS tracking and accelerometer data**

176 Analyses were carried out on tracking data of 10 individual Oystercatchers (8 adults and
177 two 2y birds). These birds were tagged in the nights of 1-2 and 2-3 August 2011 on a
178 mudflat central in the study area (indicated by blue cross in Figure 1), and equipped with
179 UvA-BiTS GPS loggers (Bouten et al., 2013). The tags delivered a high resolution GPS fix
180 every hour up to every 30 minutes when the battery was full and charging (typically during
181 day-time). Following each GPS fix we took 1s of tri-axial accelerometer data at 20 Hz
182 (Shamoun-Baranes et al., 2012), from which we derived an activity status that indicated
183 whether the bird was actively moving or standing still. For distribution modelling we
184 confined the data to a four week period (15 October - 15 November 2011), which coincides
185 with the sampling period of the benthic prey. Details on the GPS system, measurement
186 schemes and accelerometer analysis can be found in the supplementary material.

187 **Tidal reconstruction**

188 Tides during the study period were spatially reconstructed at a 10 minute interval by
189 linearly interpolating between three permanent tidal stations and four tidal stations
190 calibrated on pressure logger data (indicated by blue and green crosses in Fig. 1, see online
191 supplementary material for further details). A bathymetric map of the area was provided
192 by Rijkswaterstaat, Ministry of Infrastructure and the Environment (cycle 5 map at 20 m
193 resolution, Elias and Wang (2013)). Areas were considered accessible by birds when the
194 tidal height was 15 cm above the seabed height or lower.

195 **Benthos surveys and their geospatial interpolation**

196 The Benthos survey took place in the period from 26 October 2011 to 11 November 2011.
197 The parallel long-term monitoring program of benthos at Balgzand identified Cockles
198 *Cerastoderma edule*, *Ensis directus* and Mussels *Mytilus edulis* as available bivalve prey for
199 Oystercatchers (see supplementary material). Mussels were not considered in our sampling
200 program because this species is found only in mussel beds of which the contours are known,
201 which none of our GPS-tracked individuals visited.
202 Spatial resolution of the surveys was chosen to match the spatial scale of the tracking data,
203 which required high resolution sampling on a 50 m grid (see supplementary material). Such
204 high resolution sampling is only feasible over a limited area, therefore we restricted our
205 sampling to 17 rectangular subgrids (see Figure 1). The survey included most of the
206 intensively used areas by the GPS-tracked individuals, taking care to include also little
207 used habitats around the intensively used areas. We found that 50.2% of the surveyed
208 stations contained no prey, therefore both high and low quality feeding habitats were

209 represented in the survey.

210 We made interpolated maps of prey density (in mg AFDM/m²) and prey size using
211 ordinary kriging (implemented in the R package gstat, Pebesma (2004)), based on a single
212 variogram per prey species for the entire study area (see supplementary material for further
213 details).

214 **Model formulation**

215 We formulated models of varying complexity, listed in Table 1, all based on a fitness
216 maximising principle analogous to the ideal free distribution model. All models included
217 functional responses describing the intake rate achieved on different prey items, in
218 combination with a form of interference competition. In addition, some models included a
219 responsive prey effect or damage costs as model components, as will be detailed below.

220 **Component 1. Functional responses**

221 Field data on prey capture rates as a function of prey density were described with a
222 Holling Type II equation (Holling, 1959), also known as the disc equation. The function
223 describing the capture rate of Cockles is based on a compilation of data from ten studies
224 (Zwarts et al., 1996), using a non-linear fit on the capture rates of Holling's disc equation
225 with size-dependent handling time. For *Ensis directus* spat no functional response was
226 available in the literature, therefore a functional response for Oystercatchers feeding on this
227 prey was determined by field observations. Detailed information on the prey-specific
228 functional responses, and on how to combine these when patches contain multiple prey
229 types, can be found in the supplementary material.

230 We refer to the functional form relating the density of prey type j to the number of prey

231 items consumed per unit of time, as the functional response $f_j(n, s)$, with n is the prey
 232 density and s is the prey size. These capture rates f can be converted to intake rates F by
 233 multiplying with $b_j(s)$, the prey-size dependent ash-free dry mass per prey item, i.e.
 234 $F = f_j(n, s)b_j(s)$. We refer to the interference free intake rate achieved in patch k as F_k .

235 **Component 2. Responsive prey**

236 Avoidance of avian predators by the prey is modelled as a relatively high intake rate just
 237 after mudflat exposure that decreases over time. This responsive prey effect G acts as a
 238 multiplicative factor on the intake rate F_k in patch k and is given by

$$G(t, t_k | \tau, B) = \frac{1}{\Gamma} (1 + B e^{-(t-t_k)/\tau}), \quad (1)$$

239 such that the functional response including prey behaviour equals

$$F_{kt} = G(t, t_k | \tau, B) \times F_k. \quad (2)$$

240 Here B is the relative increase of the functional response in the waterline and t_k the time
 241 at which patch k got exposed (which is different for each exposing tide). The time constant
 242 τ determines how quickly the effect disappears after exposure. The normalisation factor Γ
 243 follows from the boundary condition that the functional response including the prey effect
 244 F_{kt} averaged over an ordinary low tide period of duration \bar{L} (in which the functional
 245 response has been measured in the field) should be the same as the functional response
 246 without the prey effect F_k , that is

$$\int_0^{\bar{L}} G(t, \bar{L}) dt / \bar{L} = 1 \rightarrow \Gamma = 1 + \tau B \left(1 - e^{-\bar{L}/\tau}\right) / \bar{L} \quad (3)$$

247 We take $\bar{L} = 6.2\text{h}$. To model species-specific behaviour of the prey we may use different
 248 parameters τ for each prey species, i.e. τ for Cockles and τ_{ensis} for Ensis.

249 **Component 3. Damage costs**

250 The fitness gains achieved in a patch may not only depend on the energetic intake rate.
 251 Oystercatchers have been shown to avoid foraging on perilous prey that may cause bill
 252 damage (Rutten et al., 2005). To model such negative effects on fitness, we need a common
 253 currency by which we may titrate between costs of body damage and the benefits of food
 254 intake (McNamara and Houston, 1986; Brown and Kotler, 2004). Following Houston and
 255 McNamara (2014) we define $V(x, y)$ to be the expected future lifetime reproductive success
 256 of an animal with energy reserves x and condition y (of body or bill); that is, the function
 257 V describes what is known as the reproductive value of the animal. The rate at which the
 258 animal increases energy reserves x is given by F_{kt} . Let us further assume that condition y
 259 is lost at a rate $\kappa_j(s)$ when foraging on prey type j of size s as a result of damage. If we
 260 assume bill damage only occurs while handling prey, which takes a time $h_j(s)$ for a prey
 261 item of type j and size s , the energetic gain per prey item including the cost of damage \tilde{b}_j
 262 can be written as

$$\tilde{b}_j(s) = b_j(s)K_j(s), \quad K_j(s) = 1 - \kappa_j(s) \frac{h_j(s)}{b_j(s)} \frac{\partial V / \partial y}{\partial V / \partial x} \quad (4)$$

263 Here the term $(\partial V / \partial y) / (\partial V / \partial x)$ is the marginal rate of substitution of the value of
 264 condition to the value of energy (Houston and McNamara, 2014). We can safely assume

265 that the cost of damage for foraging on *Ensis directus* is negligible compared to the cost of
266 damage for foraging on Cockles. We therefore set $\kappa_{\text{ensis}} = 0$ and include $K_{\text{cockle}}(s) = K_{\text{cockle}}$
267 as a constant model parameter. Because the handling time $h_{\text{cockle}}(s)$ is approximately
268 proportional to s^2 (Zwarts et al., 1996) and the biomass $b_{\text{cockle}}(s)$ to s^3 , a constant
269 $K_{\text{cockle}}(s)$ amounts to the assumption that the damage rate $\kappa_{\text{cockle}}(s)$ is proportional to
270 cockle size s , such that larger Cockles inflict more damage.

271 **Component 4. Interference competition**

272 The numerical response of an IFD depends strongly on how competition effects are
273 incorporated in Holling's functional response model (Van der Meer and Ens, 1997). Here
274 we chose to model interference competition as a multiplicative exponential term to the
275 functional response, i.e. the intake rate F_{kt} is multiplied by $\exp(-q \times p_k)$ with p_k the
276 predator density and q the interference constant. We chose this interference model for two
277 reasons. First, an exponential interference effect is expected on geometrical grounds for any
278 interference mechanism that has a characteristic length scale, such as an attack range in the
279 case of kleptoparasitism or a disturbance distance in the case of prey depression (Rappoldt
280 et al., 2010). In the case of Oystercatchers, the interference effect in behaviour-based
281 model simulations of kleptoparasitic behaviour was shown to be exponential, which is a
282 major interference component in this species (Stillman and Poole, 2002; Rappoldt et al.,
283 2010). Second, solutions to the IFD for this interference model contain the interference
284 constant and the total number of birds N as multiplicative pairs (see Eq. 7 below). In
285 other words, the (normalised) foraging distribution will be invariant to the total number of
286 birds when the interference constant is optimised as a free model parameter: doubling the
287 number of model birds will simply produce an optimised interference constant that is twice

288 as low, resulting in a model with the same proportional distribution and likelihood. This is
 289 a very useful property when the total number of birds in a limited study area is difficult to
 290 assess. To make the interference dependent on prey type we may use different parameters q
 291 for each prey species, i.e. q for Cockles and q_{ensis} for Ensis.

292 Resultant numerical response

293 Our ideal-free models assume animals will distribute such that the gain rate achieved in
 294 the patches is maximised for all individuals. Assuming all individuals are identical foragers
 295 this implies that at time t all foragers in the system will have the same gain rate c_t .

$$F_{kt} \exp(-q \times p_k) = c_t \text{ for all occupied } k \quad (5)$$

296 Equation 5 may be rearranged to obtain the bird density at patch k at time t , known as
 297 the numerical response:

$$p_k(t|\boldsymbol{\beta}) = p_k(t|q, \tau, B) = \begin{cases} \log(F_{kt}/c_t)/q, & F_{kt} > c_t. \\ 0, & F_{kt} \leq c_t. \end{cases} \quad (6)$$

298 where we defined $\boldsymbol{\beta} = [q, \tau, B]$ the vector of parameters of the ideal-free model (in this
 299 example a model with 3 parameters, assuming the same parameters for interference and
 300 prey effect for all prey types). The maximised gain rate c_t is found by requiring that the
 301 sum over the available patches of bird density times patch area a_k equals the total number
 302 of birds N_t in the system, which by Eq. 6 amounts to the boundary condition

$$qN_t = \sum_{\substack{k \in \mathcal{S}_t \\ F_{kt} > c_t}} a_k \log(F_{kt}/c_t). \quad (7)$$

303 Here we have defined \mathcal{S}_t as the set of available patches available to the animal at time t ,
 304 which may be referred to as the foragers' choice set (Manly et al., 2002).
 305 We assume 5000 birds were foraging in the patches, which was estimated based on the
 306 surveyed area and the total number of birds wintering on Balgzand (8000-15000, see
 307 supplementary material). We assume that the total number of birds present in the patches
 308 follows the same tidal pattern as the presence of GPS birds in the patches, as shown in
 309 Figure 3 in relation to a reference tide, measured at the blue cross in Figure 1. The number
 310 of birds N_t released in the model at time step t therefore equals 5000 multiplied by the
 311 proportion in patches corresponding to the reference tide at that time.
 312 Solving the IFD given a parameter vector β involves finding the maximised gain rate c_t ,
 313 which was implemented in a C module callable from R using Brent's root finding method
 314 (Galassi et al., 2009).

315 Likelihood and parameter optimisation

316 An animal location such as a GPS fix can be characterised by a patch i and a time t_i , as
 317 well as the presence of N_{t_i} foragers in the system. Given a model predicting animal
 318 occurrence, the individual likelihood of a single (GPS) location will be proportional to the
 319 predicted density of animals in that patch, written as $p_i(t_i|\beta)$ for a model with parameter
 320 vector β . Given M independent location observations, the joint likelihood for the model
 321 can be written as a multiplication of the individual likelihoods. Taking the logarithm of
 322 this function gives us the joint log-likelihood function:

$$\ell(\boldsymbol{\beta}) = \sum_{i=1}^M \log \left[\frac{a_i}{N_{t_i}} (p_i(t_i|\boldsymbol{\beta}) + p_0) \right] \quad (8)$$

323 In this equation we included an offset bird density p_0 , which is required to prevent the
 324 model likelihood to become $-\infty$ as soon as one of the location observations is from a patch
 325 where the behaviour-based model predicts a density of zero. In the case of IFD models
 326 these are patches without resources, which in real systems may well contain animals not
 327 actively foraging. In our models we thus include as a model parameter the probability
 328 f_{random} for an animal to select a random patch, such that a proportion f_{random} of the N_t
 329 animals will be distributed evenly over the available area, and a proportion $1 - f_{\text{random}}$
 330 according to the behaviour-based model, i.e. $p_0 = f_{\text{random}} N_{t_i} / \sum_{k \in \mathcal{S}_t} a_k$.
 331 Unknown model parameters may be estimated by maximising the joint log-likelihood with
 332 respect to the parameter vector $\boldsymbol{\beta}$. We estimated these parameters numerically using
 333 Bayesian Monte-Carlo Markov Chain (MCMC) methods. We use a random walk
 334 Metropolis algorithm to sample from the joint log-likelihood function ℓ , using the function
 335 `MCMCmetrop1R` of the R-package `MCMCpack`. Proposal samples are drawn from a Gaussian
 336 jumping distribution without cross-correlation between the parameters. In order to achieve
 337 a well-mixed chain the jumping variances were manually adjusted to achieve a Metropolis
 338 acceptance rate of around 0.5, while keeping the degree of autocorrelation between
 339 subsequent samples similar for each parameter. Convergence is tested by applying Gelman
 340 and Rubin's convergence diagnostic on two parallel chains with different starting values
 341 (Gelman and Rubin, 1992), as available in the R-package `coda`. On the converged chain we
 342 took 2000 samples for estimating the variance-covariance matrix of the model parameters.

343 **Model comparison**

344 We compared 9 models of different structural complexity, as listed in Table 1. The
345 description column indicates which model components, as introduced in the model
346 formulation section, were included and parametrised on the tracking data. Associated free
347 model parameters are listed in Table 2.

348 To make pairwise comparisons of model performance we used Vuong's likelihood ratio test
349 for non-nested models (Vuong, 1989). This likelihood ratio test is specifically designed to
350 compare models of very different structure and complexity, as applies to our
351 behaviour-based models. Before applying the test, the likelihood ratio was adjusted by the
352 Schwarz correction, to bring into account differences in the number of free parameters
353 between models (identical to the penalty for parameter numbers in BIC).

354 **Results**

355 Since the spatial distribution of the sampled food is expected to critically determine the
356 distribution patterns of Oystercatchers, we will briefly introduce the characteristics of the
357 food stock. The staple food of Oystercatcher included adult cockles (Figure 1, indicated in
358 orange) and spat of the razor clam *Ensis directus*, the latter found only in the northern
359 deeper patches (Figure 1, indicated in blue) (Dekker and Beukema, 2012). The figure
360 reveals a prominent fine-scale structuring of the benthic resources, as further evidenced by a
361 short range of the spherical variogram for cockle density (150 m). The variogram range for
362 cockle size was much larger (420 m), suggesting that over larger areas cockles dated from
363 the same spat fall and were of similar age. The adult cockle size was 35 ± 4 mm (n=3014),
364 which is at the upper range of preferred size class by Oystercatchers (Sutherland, 1982;

365 Rutten et al., 2005). Despite this relatively large size, according to the functional responses
366 much higher interference-free intake rates could be realised on Cockles than on *Ensis* spat.
367 Figure 2 shows how 10 individually tracked Oystercatchers distributed over this resource
368 landscape, showing one month of location data during falling tide, split out in panels by
369 tidal stage. Several qualitative features are noteworthy. First, many Oystercatcher
370 positions occur relatively close to the tide line, suggesting the birds are continuously
371 adjusting their position in response to the retreating water. Second, in the later tidal
372 stages many birds were foraging on the *Ensis* spat, although birds cannot achieve very high
373 intake rates on this prey.

374 Because birds leave their high tide roosts to forage when tides expose the mudflats, and
375 return to their roosts during flooding, the number of Oystercatchers on the mudflats varies
376 with tide. Oystercatchers presence in the sampled patches is illustrated in the bar plot of
377 Figure 3. We find that on the roosts birds are mostly resting, but when present in the
378 foraging patches they are highly active ($> 80\%$ of the time), as evidenced by the
379 accelerometer measurements. We may therefore assume that the Oystercatchers GPS fixes
380 inside the sampled patches are primarily associated with actively foraging birds, and can
381 thus be modelled as foraging distributions.

382 To determine which mechanisms most likely explain these distribution patterns, several
383 behaviour-based models were tested on the GPS location data. We first tested the
384 hypothesis of intake rate maximisation, which may be called the IFD null model. To this
385 end, we assumed an IFD model for which the interference constant q has a value according
386 to the reduction in intake rate with conspecific density, as found for Oystercatchers
387 foraging on Cockles. According to field data describing the relationship between intake rate
388 and competitor density (Triplet et al., 1999), as well as according to an individual-based

389 competition model, this interference constant is approximately 5-8 m² (Stillman and Poole,
390 2002; Rappoldt et al., 2010). We find that such an IFD model of intake rate maximising
391 birds poorly describes the data (model 8), even when the interference constant, which is
392 notoriously difficult to measure both in field and experimental settings, is optimised as a
393 free parameter (model 7). The latter model does not perform better than a random model
394 in which birds are distributed randomly over the available patches (model 9).

395 Models perform better than a random model when assuming a functional response
396 dependent on exposure time, reflecting a responsive prey effect (model 6). The prey
397 response forces birds to closely associate with the tide line, which also attracts them to the
398 deeper late exposing patches rich in *Ensis*. These patches are not visited in the IFD null
399 model, because higher intake rates can be reached when foraging on Cockles.

400 Even better are models including a mechanism that makes resource selection prey type
401 dependent. By this we mean that two patches containing different prey types will not
402 attract the same number of predators, even when the interference-free intake rates achieved
403 in these patches is the same. We need to infer such resource selection to quantitatively
404 capture the observed strong preference for *Ensis* patches, which is not reproduced by the
405 models mentioned so far.

406 We tested three prey-type dependent mechanisms. First, a responsive prey effect
407 depending on prey type (model 5). In this model different prey types respond on different
408 time-scale to the retreating water and appearance of predators, which moderately improves
409 model performance. Much better are models for which interference is assumed to be
410 prey-type dependent (models 3 and 4). These models predict stronger interference on
411 Cockles than on *Ensis*, thereby increasing the preference for the low intake rate *Ensis* prey.
412 The best models realise *Ensis* for foraging by including damage costs for foraging on

413 Cockles (models 1 and 2). In each case including an additional responsive prey effect (cf.
414 model 1 and model 3) leads to a significant improvement of the models without a
415 responsive prey effect (cf. model 2 and model 4). Model predictions for the best model
416 (model 1) are shown in Figure 4 for various tidal heights. The prey response effect for this
417 model is also shown in Figure 5.

418 **Discussion**

419 Using the case of interference-prone Eurasian Oystercatchers foraging in a dynamic
420 intertidal area, we have shown how a behavioural resource selection model can be
421 formulated and parameterised on a combination of tracking data and prey surveys. Our
422 behaviour-based models formalise conceptual ideas on the mechanisms of animal
423 distribution, with full flexibility to incorporate environmental dynamics, ecological (prey)
424 dynamics, and interference competition. An important advantage of analysing tracking
425 data with behaviour-based models is that optimised model parameters may be interpreted
426 in light of the mechanism the model intends to represent, as we will now illustrate using
427 the Oystercatcher system.

428 Our tracking data provide evidence that foraging Oystercatchers are often found close to
429 the tide line. Several mechanisms can explain such behaviour. As the tide retreats, better
430 patches may become exposed, which attracts foragers to the deeper intertidal zones.

431 Alternatively, foraging patches may decrease in profitability the longer they are exposed.
432 Such a decrease in profitability may occur when prey actively avoids predation, either by
433 retreating in the sediment or by closing their protective shells. This prey behaviour will
434 reduce the capture rate of the predators, forcing them to forage elsewhere. Our analysis

435 indicates that patches indeed become less visited the longer they are exposed. Models
436 require a decreasing capture rate with exposure time, with a characteristic exponential
437 time constant of around 15 minutes (cf. model 1, see Figure 5). Apparently, Oystercatchers
438 adjust their foraging location not only to profit from other prey becoming exposed
439 elsewhere. By following the tide line they also compensate a decreasing profitability of
440 patches over time after exposure, likely caused by active predator avoidance by the prey.
441 In addition to this active prey effect, we also find evidence for prey preferences that cannot
442 be explained in terms of instantaneous intake rate. Birds were highly selective for *Ensis*
443 spat, although the intake rate on this prey was relatively low. This observation suggests
444 Oystercatchers were not strictly maximising intake rate, but a different currency. Models
445 essentially differ in how the observed preference for *Ensis* over Cockles is accounted for, i.e.
446 in three different ways.

447 First, a model explaining *Ensis* preference through a slower predator avoidance by *Ensis*
448 (model 5) performs relatively poorly, which is not surprising since *Ensis* is in fact a very
449 fast prey (Dekker and Beukema, 2012). Second, models assuming different interference for
450 foraging on Cockles and *Ensis* (models 3,4) perform much better. A lower interference
451 while foraging on *Ensis* is indeed highly conceivable, as this prey requires much shorter
452 handling times than foraging on Cockles, such that kleptoparasitism hardly plays a role
453 (Stillman and Poole, 2002). However, the estimated interference on Cockles in these
454 models is so large that birds effectively distribute uniformly when only Cockles are
455 exposed, which does not match observations. Finally, the preference for *Ensis* may also be
456 unrelated to conspecific interaction, but the result of higher fitness gains per prey item.
457 This is the mechanism underlying model 1 and 2, and gives the best model performance.
458 We therefore infer the *Ensis* preference should primarily be explained from higher

459 profitability of this prey, and not from a different conspecific interaction.

460 For Oystercatcher it has been shown that foraging on Cockles can be perilous if their size is

461 large (Rutten et al., 2005), as was the case during the study period. Our models indicate a

462 relatively high foraging cost on Cockles, as evidenced by the low value K_{cockle} (0.07). This

463 value is equivalent to an energetic damage rate of Cockles during handling

464 $\kappa_{\text{cockle}}(30) \frac{\partial V/\partial y}{\partial V/\partial x} = 10$ mg AFDM/s (assuming an average handling time of 36 s for a mean

465 size Cockle of 30 mm, Zwarts et al. (1996)). We should emphasise these foraging costs are

466 not absolute, but reflect a state dependent preference. The foraging cost on Cockles can

467 decrease when the energetic needs are higher, i.e. when $\partial V/\partial x$ increases, for example in

468 cold conditions when thermoregulatory costs are high, similar to the toleration of a higher

469 risk of predation when individuals are hungry (Brown and Kotler, 2004). The observed

470 resource selection may well reflect a satisficing strategy where the energetic needs are

471 fulfilled on low risk prey as much as possible, complemented with high risk prey to

472 complete the energetic requirements. More sophisticated models explicitly taking into

473 account such daily routines will be a promising refinement to the models presented here,

474 but will require more detailed behavioural measurements on the realised intake rate in

475 different patches, potentially through improved accelerometer-based behavioural

476 classifications (Shamoun-Baranes et al., 2012).

477 Since free-living foragers will avoid strong mutual interference, interference effects on intake

478 rate are difficult to quantify in the field (Rutten et al., 2010) and may be easily

479 underestimated (Gyimesi et al., 2010). In this context, a striking feature of all optimised

480 models is their strong conspecific interference, which is up to orders of magnitude higher

481 than the interference of the ideal free null model for intake rate maximising birds (model 8,

482 cf. Table 2). Such strong density dependence is required to prevent birds concentrating in

483 the very best patches only.

484 The magnitude of the optimised interference constants suggests that density dependent
485 regulation of bird distributions already plays a role at densities of a few birds/ha only.
486 Such densities are too low for a regulating mechanism of direct interactions between
487 predators alone (e.g. kleptoparasitism). Instead, the magnitude of the interference
488 parameter also reflects other processes that cause Oystercatchers to spread out over their
489 resource landscape. Indirect avoidance of interference can occur over much larger distances.
490 Furthermore, since benthic prey is partly cryptic, birds need to explore their environment
491 in search for food (van Gils, 2010), a process driven by interactions between individuals
492 and their environment instead of by interactions between conspecifics. Such a stochastic
493 search process tends to weaken the association between predators and their resources
494 (Matsumura et al., 2010), which may increase the apparent interference. The optimised
495 interference constants should therefore not necessarily be interpreted in terms of a
496 behavioural interaction length, nor as describing the quantitative reduction in intake rate
497 with conspecific density.

498 We need to realise that by estimating parameters of a behaviour-based model on tracking
499 data, to a certain extent the model becomes a correlational model, just like an RSF
500 regression. Whether behaviour-based resource selection models can prove more
501 generalisable and predictive than purely correlational models is an important open question
502 that needs further investigation. Nonetheless, we would like to argue that not only easy
503 computation should be guiding in defining model structure, as has been the practice in
504 RSF regression methods. Instead, model structures can be chosen as to permit an adequate
505 description of the presumed ecological mechanisms (e.g. a prominent role of density
506 dependence), as well as a structure that facilitates interpretation in terms of trade offs (e.g.

507 by departing from a fitness maximising principle). One may expect that models that are
508 predictive and generalisable to novel environments are those models that adequately
509 describe underlying ecological mechanisms, and we expect that incorporating established
510 functional relationships in resource selection models will improve such robustness.

511 **Acknowledgments**

512 This research was partly funded through the project Monitoring abundance, composition,
513 development and spatial variation in macrozoobenthos and birds of the national
514 programme for sea and coastal research (ZKO) of the Netherlands Organization for
515 Scientific Research (NWO). NAM funded the GPS-trackers and part of the data analysis.
516 Landschap Noord-Holland allowed us to use their monthly Oystercatcher counts. Rob
517 Dekker provided us with additional data on benthos of the Balgzand area. Our bird
518 behavioural studies are supported by the UvA-BiTS virtual lab on the Dutch national
519 e-infrastructure, built with support of LifeWatch, the Netherlands eScience Center,
520 SURFsara and SURFfoundation. AD thanks Bart Nolet and Callum Lawson for valuable
521 comments on a manuscript draft and Jan van Gils for useful discussions.

522 **References**

- 523 Blomert, A.-M., B. J. Ens, J. D. Goss-Custard, J. B. Hulscher, and L. Zwarts. 1996.
524 Oystercatchers and their estuarine food supplies. *Ardea* **84A**.
- 525 Bouten, W., E. W. Baaij, J. Shamoun-baranes, and K. C. J. Camphuysen. 2013. A flexible

- 526 GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *Journal für*
527 *Ornithologie* **154**:571–580.
- 528 Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen, and F. K. A. Schmiegelow. 2002. Evaluating
529 resource selection functions. *Ecological modelling* **157**.
- 530 Brown, J. S., and B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of
531 predation. *Ecology Letters* **7**:999–1014.
- 532 Charnov, E. L., G. H. Orians, and K. Hyatt. 1976. Ecological Implications of Resource
533 Depression. *American Naturalist* **110**:247–259.
- 534 Dekker, R., and J. J. Beukema. 2012. Long-term dynamics and productivity of a successful
535 invader: The first three decades of the bivalve *Ensis directus* in the western Wadden Sea.
536 *Journal of Sea Research* **71**:31–40.
- 537 Elias, E., and Z. B. Wang, 2013. Abiotische gegevens voor monitoring effect bodemdaling.
538 Technical report.
- 539 Ens, B. J., and J. D. Goss-Custard. 1984. Interference among oystercatchers, *Haematopus*
540 *ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe Estuary. *Journal of Animal*
541 *Ecology* **53**:217–231.
- 542 Folmer, E. O., H. Olf, and T. Piersma. 2010. How well do food distributions predict
543 spatial distributions of shorebirds with different degrees of self-organization? *Journal of*
544 *Animal Ecology* **79**:747–56.
- 545 Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, and D. W. Smith. 2005. Wolves influence elk

- 546 movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*
547 **86**:1320–1330.
- 548 Fretwell, S. D., and H. L. Lucas. 1969. On territorial behavior and other factors influencing
549 habitat distribution in birds. I. Theoretical Developments. *Acta biotheoretica* **19**:16–36.
- 550 Galassi, M., J. Davies, J. Theiler, B. Gough, G. Jungman, M. Booth, and F. Rossi, 2009.
551 GNU Scientific Library Reference Manual. Technical report. URL
552 <http://www.gnu.org/software/gsl/>.
- 553 Gelman, A., and D. B. Rubin. 1992. Inference from iterative simulation using multiple
554 sequences. *Statistical Science* **7**:457–511.
- 555 Gillies, C. S., M. Hebblewhite, S. E. Nielsen, M. A. Krawchuk, C. L. Aldridge, J. L. Frair,
556 D. J. Saher, C. E. Stevens, and C. L. Jerde. 2006. Application of random effects to the
557 study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology* **75**:887–898.
- 558 Goss-Custard, J. 1996. *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford
559 University Press.
- 560 Goss-Custard, J. D., R. W. G. Caldow, R. T. Clarke, S. E. A. L. V. D. Durell, and W. J.
561 Sutherland. 1995. Deriving population parameters from individual variations in foraging
562 behaviour. I: Empirical game theory distribution model of oystercatchers *Haematopus*
563 *ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*. *Journal of Animal Ecology* **64**:265–276.
- 564 Goss-Custard, J. D., and W. J. Sutherland, 1997. Individual behaviour, populations and
565 conservation. Pages 373–395 in J. R. Krebs and N. B. Davies, editors. *Behavioural*
566 *Ecology: An Evolutionary Approach*. John Wiley & Sons.

- 567 Grimm, V., and S. F. Railsback. 2005. Individual-based Modeling and Ecology.
- 568 Gyimesi, A., R. A. Stillman, and B. A. Nolet. 2010. Cryptic interference competition in
569 swans foraging on cryptic prey. *Animal Behaviour* **80**:791–797.
- 570 Holling, C. S. 1959. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism.
571 *The Canadian Entomologist* **91**:385–398.
- 572 Houston, A. I., and J. M. McNamara. 2014. Foraging currencies, metabolism and
573 behavioural routines. *The Journal of animal ecology* **83**:30–40.
- 574 Kacelnik, A., J. R. Krebs, and C. Bernstein. 1992. The ideal free distribution and
575 predator-prey populations. *Trends in ecology & evolution* **7**:50–55.
- 576 Kennedy, M., and R. D. Gray. 1993. Can ecological theory predict the distribution of
577 foraging animals? A critical analysis of experiments on the ideal free distribution. *Oikos*
578 **68**:158–166.
- 579 Lessells, C. M. 1995. Putting resource dynamics into continuous input ideal free
580 distribution models. *Animal Behaviour* **49**:487–494.
- 581 Mangel, M., and C. W. Clark. 1986. Towards a Unified Foraging Theory. *Ecology*
582 **67**:1127–1138.
- 583 Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, and W. P. Erickson.
584 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*.
- 585 Matsumura, S., R. Arlinghaus, and U. Dieckmann. 2010. Foraging on spatially distributed
586 resources with sub-optimal movement, imperfect information, and travelling costs:
587 departures from the ideal free distribution. *Oikos* **119**:1469–1483.

- 588 McLoughlin, P. D., D. W. Morris, D. Fortin, E. Vander Wal, and A. L. Contasti. 2010.
589 Considering ecological dynamics in resource selection functions. *Journal of Animal*
590 *Ecology* **79**:4–12.
- 591 McNamara, J. M., and A. I. Houston. 1986. The Common Currency for Behavioral
592 Decisions. *American Naturalist* **127**:358–378.
- 593 Milinski, M. 1994. Ideal free theory predicts more than only input matching: a critique of
594 Kennedy and Gray’s review. *Oikos* **71**:163–166.
- 595 Morris, D. W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*
596 **136**:1–13.
- 597 Pebesma, E. J. 2004. Multivariable geostatistics in S: The gstat package. *Computers and*
598 *Geosciences* **30**:683–691.
- 599 Quaintenne, G., J. A. van Gils, P. Bocher, A. Dekinga, and T. Piersma. 2011. Scaling up
600 ideals to freedom: are densities of red knots across western Europe consistent with ideal
601 free distribution? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**:2728–36.
- 602 Rappoldt, C., R. A. Stillman, and B. J. Ens. 2010. A geometrical model for the effect of
603 interference on food intake. *Ecological Modelling* **221**:147–151.
- 604 Rutten, A. L., K. Oosterbeek, B. J. Ens, and S. Verhulst. 2005. Optimal foraging on
605 perilous prey: risk of bill damage reduces optimal prey size in oystercatchers. *Behavioral*
606 *Ecology* **17**:297–302.
- 607 Rutten, A. L., K. Oosterbeek, J. van der Meer, S. Verhulst, and B. J. Ens. 2010.

- 608 Experimental evidence for interference competition in oystercatchers, *Haematopus*
609 *ostralegus*. I. Captive birds. *Behavioral Ecology* **21**:1251–1260.
- 610 Shamoun-Baranes, J., R. Bom, E. E. van Loon, B. J. Ens, K. Oosterbeek, and W. Bouten.
611 2012. From sensor data to animal behaviour: An oystercatcher example. *PLoS ONE* **7**.
- 612 Stillman, R. A. 2008. MORPH-An individual-based model to predict the effect of
613 environmental change on foraging animal populations. *Ecological Modelling*
614 **216**:265–276.
- 615 Stillman, R. A., J. D. Goss-Custard, and M. J. Alexander. 2000. Predator search pattern
616 and the strength of interference through prey depression. *Behavioral Ecology* **11**:597–605.
- 617 Stillman, R. A., and A. E. Poole. 2002. Predicting the strength of interference more
618 quickly using behaviourbased models. *Journal of Animal Ecology* **71**:532–541.
- 619 Sutherland, W. J. 1982. Do oystercatchers select the most profitable cockles? *Animal*
620 *Behaviour* **30**:857–861.
- 621 Sutherland, W. J. 1983. Aggregation and the ‘ideal free’ distribution. *Journal of Animal*
622 *Ecology* **52**:821–828.
- 623 Tregenza, T., G. A. Parker, and D. J. Thompson. 1996. Interference and the ideal free
624 distribution: models and tests. *Behavioral Ecology* **7**:379–386.
- 625 Triplet, P., R. A. Stillman, and J. D. Goss-Custard. 1999. Prey abundance and the
626 strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology* **68**:254–265.
- 627 Van der Meer, J., and B. J. Ens. 1997. Models of interference and their consequences for

- 628 the spatial distribution of ideal and free predators. *Journal of Animal Ecology*
629 **66**:846–858.
- 630 van Gils, J. A. 2010. State-dependent Bayesian foraging on spatially autocorrelated food
631 distributions. *Oikos* **119**:237–244.
- 632 van Gils, J. A., B. Spaans, A. Dekinga, and T. Piersma. 2006. Foraging in a Tidally
633 Structured Environment by Red Knots (*Calidris canutus*): Ideal, but Not Free. *Ecology*
634 **87**:1189–1202.
- 635 Vuong, Q. H. 1989. Likelihood Ratio Tests for Model Selection and Non-Nested
636 Hypotheses. *Econometrica* **57**:307–333.
- 637 Zwarts, L., B. J. Ens, J. D. Goss-Custard, J. B. Hulscher, and S. E. L. V. D. Durell. 1996.
638 Causes of variation in prey profitability and its consequences for the intake rate of the
639 Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* **84A**:229–268.

Tables

model	description	D	n	V
1	interference + responsive prey + damage costs	0	5	a
2	interference + damage costs	86	3	b
3	prey-specific interference + responsive prey	226	5	c
4	prey-specific interference	412	3	d
5	interference + responsive prey, prey-specific	1834	5	e
6	interference + responsive prey	2728	4	f
7	interference	3419	2	g
8	intake-rate maximisation	3420	1	g
9	random	3446	0	g

Table 1: Model comparison based on GPS data collected in the period 15 October-15 November (sample size $M=2876$, the number of gps observations in the sampled patches). D indicates the deviance, i.e. $-2\Delta\ell$ with $\Delta\ell$ the difference in maximum joint log-likelihood with the best model (best model $\ell = -22004$). n gives the number of free parameters in the model. V indicates pairwise significant differences in ℓ according to Vuong's non-nested test at 99% confidence level. Model pairs labeled by different letters refer to significant differences. The total number of birds in the system $N=5000$, with a proportion released in the foraging patches depending on the tidal cycle (see Figure 3).

model	f_{random}	damage costs	responsive prey effect			Interf. [10^2 m^2]	
		$K_{\text{cockle}} [10^{-2}]$	τ [h]	τ_{ensis} [h]	B	q	q_{ensis}
1	0.39 (0.01)	6.9 (0.7)	0.24 (0.03)	τ	1.1 (0.1)	2.37 (0.08)	q
2	0.41 (0.01)	4.7 (0.6)	-	-	-	2.34 (0.08)	q
3	0.16 (0.02)	-	0.69 (0.07)	τ	51 (11)	72 (3)	1.9 (0.1)
4	0.30 (0.02)	-	-	-	-	101 (8)	2.0 (0.2)
5	0.51 (0.02)	-	< 0.01	2.87 (0.08)	1.8 (0.3)	1.6 (0.1)	q
6	0.38 (0.01)	-	0.61 (0.02)	τ	> 50	15 (0.8)	q
7	1.00 (0.00)	-	-	-	-	0.04 (0.01)	q
8	0.99 (0.00)	-	-	-	-	0.05 [†]	q^{\dagger}
9	1 [†]	-	-	-	-	-	-

Table 2: Ideal-free model parameters optimised for the mid-october sampling period (M=2876, number of gps observations in the sampled patches). The total number of birds in the system N=5000. [†]fixed, not an optimised parameter

641 Figure legends

642 **Figure 1** Benthos resources late October / early November 2011. The green and blue
643 crosses indicate measurement stations for tidal height. Birds were captured at the
644 blue cross. Bathymetric relief is indicated in greyscale.

645 **Figure 2** Oystercatcher GPS positions (red dots) in the period 2011-10-15 to 2011-11-15
646 gathered by tidal height (as reconstructed at the time and position of each GPS fix)
647 during falling tide. Blue indicates areas where the bathymetric height is below the
648 indicated tidal height at each panel. Birds associate with the tide line and have a
649 preference for the northerly deeper tidal zone, rich in *Ensis directus* prey.

650 **Figure 3** Bars indicate the proportion of GPS fixes occurring in the sampled patches for
651 the period 2011-10-15 to 2011-11-15 (bars / left axis), as a function of tide height
652 measured at a reference location (blue cross in Figure 1). The overall activity of
653 Oystercatchers (dotted line) and inside sampled patches (solid line) has been
654 determined from accelerometer data. We calculated binomial proportion confidence
655 intervals using the Wilson score interval, at a confidence level of 95%.

656 **Figure 4** Predicted bird densities by model 1 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50,
657 13:40, 15:10 UTC, corresponding to tidal heights at the reference point of 28, 15, -18,
658 -46, -69, -99 cm MSL. The color scale indicates bird density (birds/ha).

659 **Figure 5** Responsive prey effect G of the best model 1 ($\tau = 0.24$ h, $B=1.1$, solid line).
660 The responsive prey effect acts as a multiplicative factor on the functional response,
661 causing a higher intake rate at the tide line (by a factor 2.0 for this model). The
662 effect has disappeared after an hour.

663 **Figures**

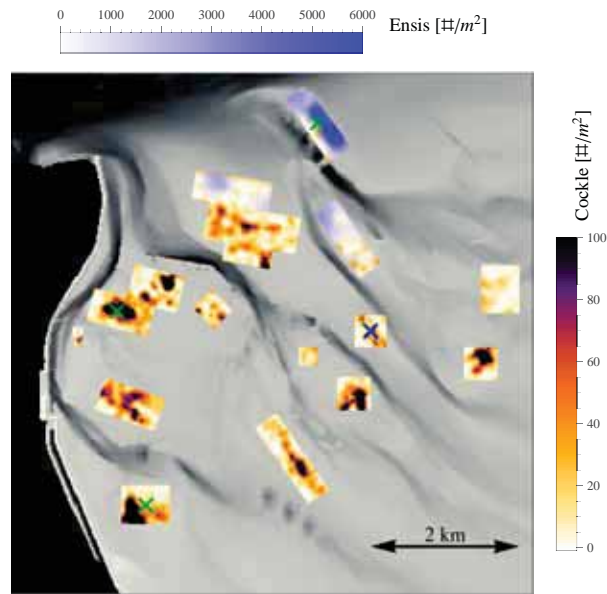


Figure 1: Benthos resources late October / early November 2011. The green and blue crosses indicate measurement stations for tidal height. Birds were captured at the blue cross. Bathymetric relief is indicated in greyscale.

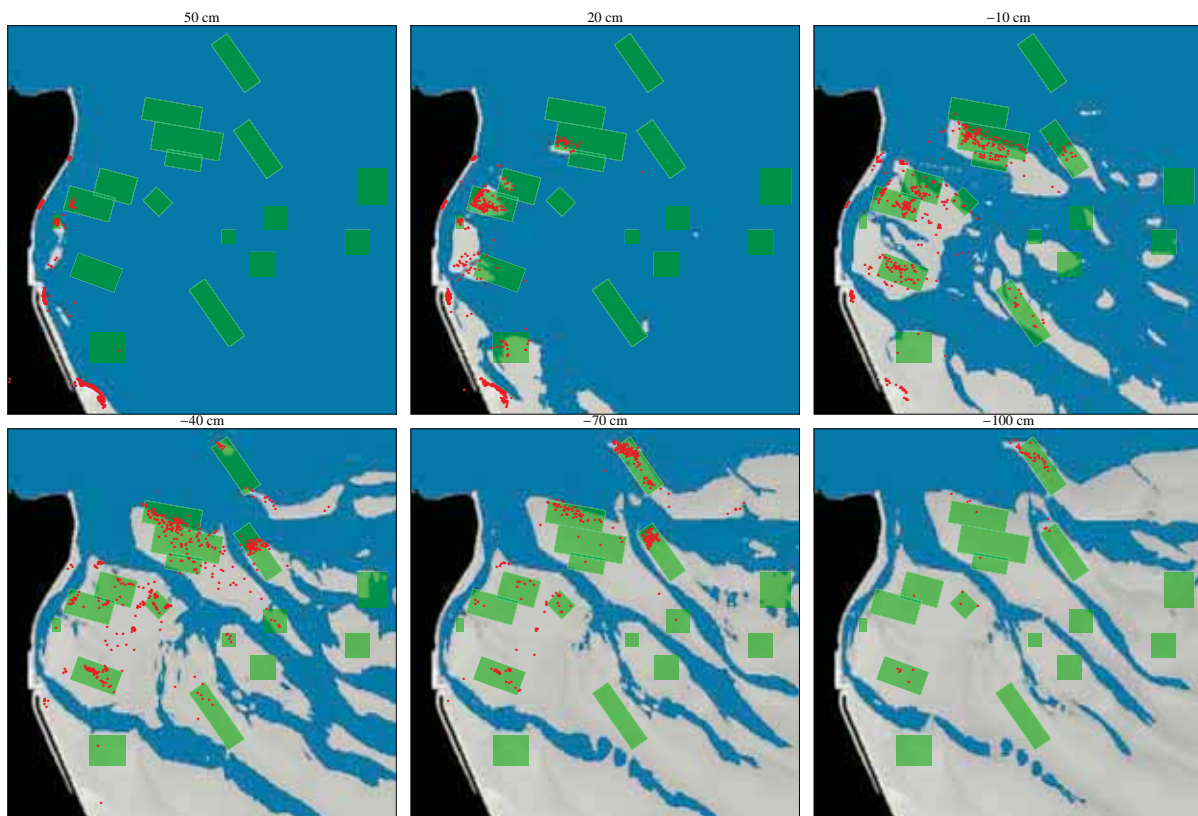


Figure 2: Oystercatcher GPS positions (red dots) in the period 2011-10-15 to 2011-11-15 gathered by tidal height (as reconstructed at the time and position of each GPS fix) during falling tide. Blue indicates areas where the bathymetric height is below the indicated tidal height at each panel. Birds associate with the tide line and have a preference for the northerly deeper tidal zone, rich in *Ensis directus* prey.

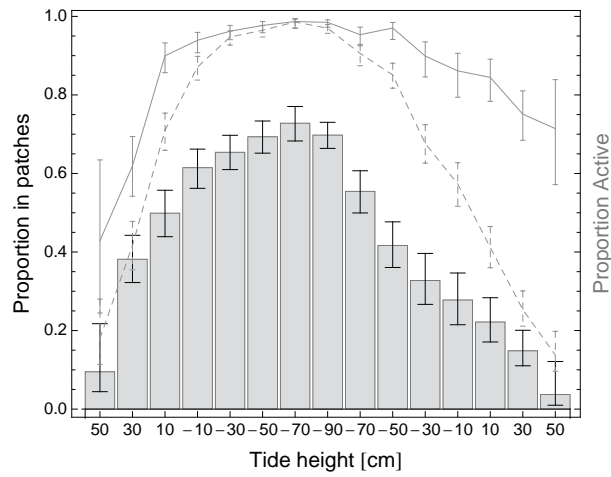


Figure 3: Bars indicate the proportion of GPS fixes occurring in the sampled patches for the period 2011-10-15 to 2011-11-15 (bars / left axis), as a function of tide height measured at a reference location (blue cross in Figure 1). The overall activity of Oystercatchers (dotted line) and inside sampled patches (solid line) has been determined from accelerometer data. We calculated binomial proportion confidence intervals using the Wilson score interval, at a confidence level of 95%.

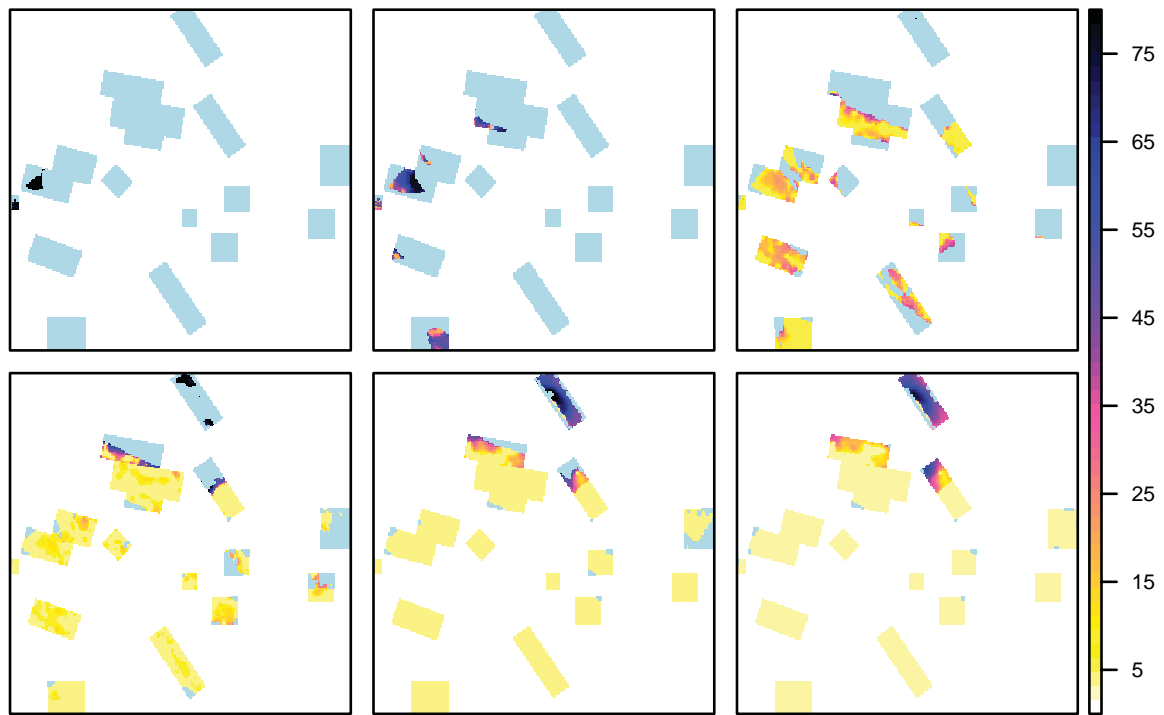


Figure 4: Predicted bird densities by model 1 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC, corresponding to tidal heights at the reference point of 28, 15, -18, -46, -69, -99 cm MSL. The color scale indicates bird density (birds/ha).

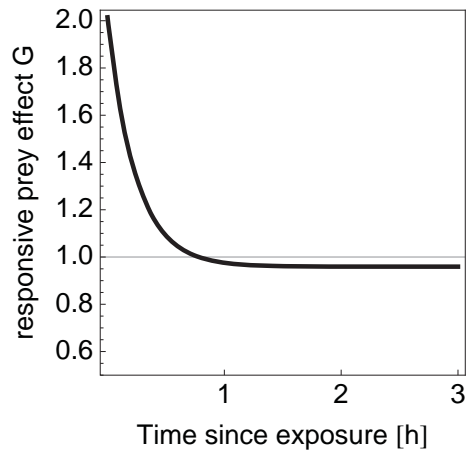


Figure 5: Responsive prey effect G of the best model 1 ($\tau = 0.24$ h, $B=1.1$, solid line). The responsive prey effect acts as a multiplicative factor on the functional response, causing a higher intake rate at the tide line (by a factor 2.0 for this model). The effect has disappeared after an hour.

Bijlage B

How shorebirds follow the tides: an analysis integrating optimal foraging theory and resource selection modeling Supplementary Material

Adriaan M. Dokter^{1,2}, E. Emiel van Loon¹, Cornelis Rappoldt⁵, Kees Oosterbeek⁴, Martin J. Baptist³, Willem Bouten¹, and Bruno J. Ens⁴

¹Computational Geo-Ecology, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam, Science Park 904, Amsterdam, Netherlands

²Centre for Avian Migration and Demography, Department of Animal Ecology, Netherlands Institute of Ecology (NIOO-KNAW), Wageningen, Netherlands

³IMARES Wageningen UR, Landsdiep 4, 1797 SZ Den Hoorn, Texel, Netherlands

⁴Sovon Dutch Centre for Field Ornithology, Coastal Ecology Team, PO Box 59, 1790 AB Den Burg, Texel, Netherlands

⁵Ecocurves, Haren, Netherlands

May 23, 2014

Contents

1	GPS tracking data	3
1.1	Accelerometer analysis	3
2	Functional responses	4
2.1	Cockle <i>Cerastoderma edule</i>	6
2.2	<i>Ensis directus</i> spat	6
3	High tide roost counts	7
4	Benthos surveys	9
4.1	Prey stock 2011 compared to long-term trends	9
4.2	Sampling grid	9
4.3	Sampled prey	10
4.3.1	Cockle <i>Cerastoderma edule</i>	10
4.3.2	<i>Ensis directus</i>	11
4.4	Geostatistical interpolation	14
5	Tidal reconstruction	16
5.1	Tidal stations	16
5.2	Interpolation of tidal station data	16
5.2.1	Interpolation within triangles	17
5.2.2	Interpolation along an edge segment	19
5.3	Bathymetry and mudflat accessibility for Oystercatchers	21
6	Figures model predictions	22
7	Source code	30

1 GPS tracking data

In total 15 Oystercatchers were tagged in the nights of 1-2 and 2-3 August 2011 on a mudflat central in the study area (indicated by blue cross in Figure S6), and equipped with UvA-BiTS GPS loggers (Bouten et al., 2013). A ZigBee communication network for automatic data download was installed by positioning relay antennas near two main high tide roosts and on a measurement pole near the catching site. One bird was found dead shortly after tagging, 2 birds quickly left the study area (one settling on the island Terschelling) and 2 birds were never contacted. Analyses were carried out on the remaining 10 individuals (8 adults and two 2y birds). The measurement interval was set to once every hour, up to once every half hour when the battery was full and charging (typically during daytime). Following each GPS fix we took 1s of tri-axial accelerometer data at 20 Hz (Shamoun-Baranes et al., 2012).

1.1 Accelerometer analysis

As a one dimensional measure of activity we define the scalar γ , the accelerometer tri-axial acceleration standard deviation, as the root of the sum of the three acceleration variances for each axis:

$$\gamma = \sqrt{\sigma_x^2 + \sigma_y^2 + \sigma_z^2}, \quad (1)$$

with $\sigma_x, \sigma_y, \sigma_z$ the standard deviation of acceleration in the surge, sway and heave directions (Shamoun-Baranes et al., 2012) in units of g_0 , the earth's standard gravity, and using a 20 Hz signal over 1 second. The probability density histogram for γ is shown in Figure S1, where the inset shows a zoom in of the range of low acceleration standard deviations. The

21 peak at $\gamma = 0.015 g_0$ corresponds to cases where the bird is standing still, whereas the peak
 22 at $\gamma = 0.25 g_0$ corresponds to cases where the bird is active. We categorise a GPS fix as
 23 inactive when $\gamma < 0.05 g_0$ or active when $\gamma \geq 0.05 g_0$. The $0.05 g_0$ threshold is indicated by
 the red vertical line in Figure S1.

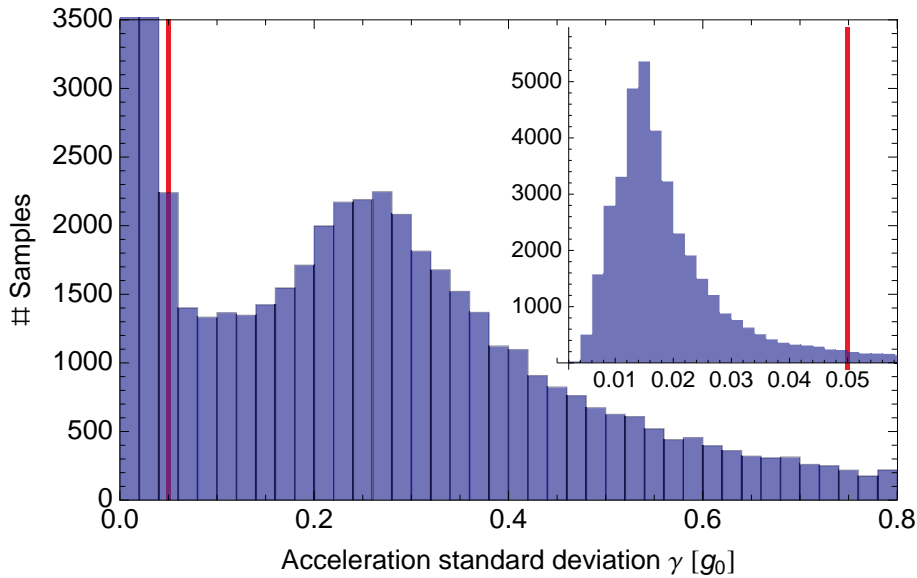


Figure S1: Frequency histogram for the tri-axial acceleration standard deviation γ . The inset shows a zoom in of the range of low acceleration standard deviations (note the different bin sizes of the histograms as well as different scales on the y-axes). The red line indicates the threshold separating active and inactive GPS fixes).

24

25 **2 Functional responses**

26 We refer to the functional form relating prey density to intake rate as the functional response
 27 f . Note that in foraging ecology a more restrictive definition of functional response is used
 28 than in many correlational habitat use studies, where it denotes a change in preference with
 29 availability of one or more habitat types (Mysterud and Ims, 1998; Moreau et al., 2012). Field
 30 data on capture rates have often been described with a Holling Type II equation (Holling,
 31 1959), also known as the disc equation, i.e. for a certain prey type j in patch k we have:

$$f_j(n_{jk}, s_{jk}) = \frac{A_j n_{jk}}{1 + A_j n_{jk} h_j} \quad (2)$$

32 with n_{jk} the prey density, s_{jk} the prey size, $A_j n_{jk}$ the apparent encounter rate of the
 33 prey, and h_j the apparent handling time of the prey. To arrive at a functional response as
 34 an intake rate we need to multiply with $b_j(s_{jk})$, the prey-size dependent ash-free dry mass
 35 per prey item.

$$F_{jk} = f_j(n_{jk}, s_{jk}) b_j(s_{jk}) \quad (3)$$

36 The ash-free dry mass can typically be written as a multiplication of a body mass index
 37 (BMI) of the prey times the cube of its size:

$$b_j(s) = BMI_j s^3 \quad (4)$$

38 The body condition of bivalve prey is seasonally dependent and decreases during winter
 39 (Zwarts and Wanink, 1993). See Section 4.3 for body mass indices measured for the different
 40 prey species in the winter 2011-2012.

41 In case a patch contains several different prey items, a combined functional response can
 42 be constructed as follows, including only prey that is part of the optimal diet (Charnov,
 43 1976):

$$F_k = \frac{\sum_j A_j n_{jk} b_j(s_{jk})}{1 + \sum_j A_j n_{jk} h_j} \quad (5)$$

44 Prey surveys and field observations identified adult Cockles and *Ensis directus* spat, a
 45 successful invasive bivalve (Dekker and Beukema, 2012), as the important resources in our

46 study area, therefore $j \in \{\text{cockle}, \text{ensis}\}$.

47 **2.1 Cockle *Cerastoderma edule***

48 The functional response for Cockles is based on a compilation of data of ten studies reviewed
 49 by Zwarts et al. (1996b). This review gives functional responses as intake rates (in mg
 50 AFDM/s). In our study we use functional responses as capture rates (number of prey items
 51 consumed / unit of time). Therefore we refitted the capture rate data of this same review
 52 (as listed in its Appendix). Assuming a handling time of the form

$$h_{\text{cockle}}(s) = \beta_1 s^{\beta_2}, \quad (6)$$

53 a non-linear fit on the capture rate data yields $A_{\text{cockle}} = 0.000860$, $\beta_1 = 0.2205$, $\beta_2 =$
 54 1.7921 , which implies for the functional response

$$f_{\text{cockle}}(n, s) = \frac{0.000860 n}{1 + 0.0001897 n s^{1.792}} \quad (7)$$

55 The fit explains 83% of the variance in the data, which is somewhat more than the 67%
 56 for the polynomial fit on intake rates, given in Zwarts et al. (1996, Figure 16). This is likely
 57 because the body condition of the bivalves is seasonally dependent, which directly affects
 58 the intake rates, but less so the capture rates.

59 **2.2 *Ensis directus* spat**

60 Since *Ensis directus* spat occurred at high densities at our study site we assumed Oyster-
 61 catchers to feed here at the high-density asymptotic value of the functional response. We
 62 determined capture rates in the field (see Table S1). We find a mean capture rate of 13.4 s^{-1} ,

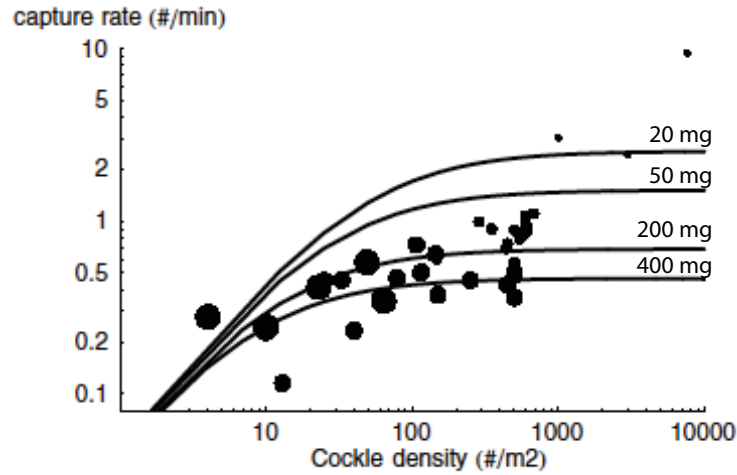


Figure S2: Functional response data from Zwarts et al. (1996b) with regression lines calculated with Equation 3 and 6 for Cockle sizes corresponding to Cockle weights of 20, 50, 200 and 400 mg (AFDM) (the same values used in Zwarts et al. (1996, Figure 16)). The dot size indicates prey AFDM, divided into four categories (<20, 50-200, 200-400, >400 mg).

63 which we take as the apparent handling time parameter h_{ensis} of Equation 2. The second
 64 parameter A_{ensis} was taken from Hiddink (2003) for Oystercatchers feeding on *Macoma balth-*
 65 *ica*, which is a prey of similar size residing at similar depth ($A_{\text{ensis}}=0.000625$). The capture
 66 rate for *Ensis* spat is thus given by

$$f_{\text{ensis}}(n, s) = \frac{0.000625 n}{1 + 0.0084 n} \quad (8)$$

67 3 High tide roost counts

68 Integral counts of Oystercatchers in the Wadden Sea are performed monthly within the long-
 69 term monitoring program of water birds coordinated by Sovon, coordinated by Sovon Vo-
 70 gelonderzoek Nederland (Wiersma and van Dijk, 2009). Count totals for the Balgzand study
 71 area are presented in Table S2. Balgzand-W includes all count areas east of longitude
 72 4.905 °E, which is the area used most intensively by our GPS tracked Oystercatchers. The

bird	time/n (s)	time	n	bird	time/n (s)	time	n
1	12.2	207	17	15	23.1	185	8
2	7.6	160	21	16	12.9	180	14
3	11.1	210	19	17	12.3	184	15
4	7.5	180	24	18	16.4	148	9
5	12.6	113	9	19	33.8	135	4
6	14.4	201	14	20	22.5	180	8
7	11.5	184	16	21	20.2	182	9
8	10.2	184	18	22	11.2	180	16
9	23.3	70	3	23	8.4	76	9
10	12.5	187	15	24	7.5	179	24
11	17.7	195	11	25	16.1	161	10
12	23.3	186	8	26	26.4	185	7
13	14.2	185	13	27	13.3	40	3
14	19.7	197	10	28	21.5	43	2

Table S1: Capture rate of Ensis spat as recorded on 28 Nov 2011 at Balgzand. Time gives the observation time, n gives the number of prey items consumed in the observation time. Only actively foraging birds were monitored.

73 Sovon count areas (and their Sovon coding in brackets) comprising Balgzand-W are: Marine-
74 haven (WG1711), Kuitje (WG1712), Kooihoekschor (WG1721), Tussenschor (WG1722), Van
75 Ewijcksluisschor nieuw (WG1731), Van Ewijcksluisschor (WG1732), Slikhoek (WG1740),
76 and Kanaaloever (WG1750). Balgzand-E includes all count areas west of longitude 4.905 °E:
77 Amsteldijk-Vatrop (WG1631), Normerven (WG1632), Vatrop (WG1633), Den Oever bui-
tendijks (WG1634), Wieringen West (WG1641), and Wieringen Oost (WG1642).

date	Balgzand-E	Balgzand-W	total
2011-10-15	3968	3926	7894
2011-11-12	6270	7769	14039
2011-12-17	3329	6169	9498
2012-01-14	5021	4539	9560
2012-02-25	6354	4394	10748
2012-03-10	1758	3228	4986

Table S2: High tide roost counts winter 2011-2012.

4 Benthos surveys

4.1 Prey stock 2011 compared to long-term trends

Yearly trends in the benthic prey stock at Balgzand were obtained from the long-term monitoring program of the Netherlands Institute of Sea Research (NIOZ). Since the 1970s the macrozoobenthos community has been monitored at 15 fixed sampling sites at the Balgzand study area. Details on sampling sites and methods can be found in earlier publications (e.g. Beukema and Cadée (1997)). Average biomass densities are shown in Figure S3 (data provided by R. Dekker, NIOZ) for the preferred size classes by Oystercatchers. Figure S3 shows that the winter 2011-2012 can be characterised as a year with relatively low numbers of Cockles *Cerastoderma edule* and high numbers of *Ensis directus*, a successful invasive bivalve (Dekker and Beukema, 2012). The density of Mussels *Mytilus edulis* was average; this prey is concentrated in a few long-established mussel beds of which the contours are known. Densities of other prey (*Scrobicularia plana*, *Mya arenaria*, *Macoma balthica*) were very low. These prey surveys indicate that adult Cockles and *Ensis directus* spat were important resources in our study area with unknown spatial distribution, and our sampling effort focused on these species.

4.2 Sampling grid

Spatial resolution of the surveys was chosen to match the spatial scale of the tracking data, which can be derived from the characteristic length scale at which GPS fixes cluster into low tide foraging areas. To assess the spatial scale of the low tide foraging areas, GPS fixes acquired in the period 1 October 2011 - 1 Dec 2011 during low tide (reference tide < 0) were aggregated on a 50 m regular grid, producing a map of GPS fix density (in units # fixes/ha).

101 For this density map we calculated the semivariogram and modelled it with an exponential
102 function, as shown in Figure S5(a). As a measure of autocorrelation we take the lag at
103 which the exponential variogram has decreased to a value $1/e$, which equalled $1.1 \cdot 10^2$ m.
104 Sampling resolution should preferentially be smaller than this autocorrelation length, to be
105 able to resolve the scale of the spatial patterns in the tracking data. Such high resolution
106 sampling is only feasible over a limited area. Therefore we restricted our sampling to 17
107 rectangular subgrids (indicated in red in Figure S6). We took care to include in the survey
108 most of the intensively used areas by the GPS-tracked individuals, as assessed from maps of
109 GPS fixes acquired the month preceding the study period. In defining the subgrids we took
110 care to also include little used habitats around the home ranges of the Oystercatchers, such
111 that both preferred and not preferred habitat was included in the survey.

112 **4.3 Sampled prey**

113 The Benthos survey took place in the period from 26 October 2011 to 11 November 2011 and
114 was restricted to Cockles *Cerastoderma edule* and *Ensis directus*, as discussed in section 4.1.

115 **4.3.1 Cockle *Cerastoderma edule***

116 For the Cockles, only adults were considered, which were sampled at a 50 by 50 m grid.
117 An additional 10% of grid points was randomly distributed over each patch to optimise the
118 estimation of autocorrelation parameters (Bijleveld et al., 2012), resulting in a total of 2613
119 Cockle sampling stations. We took two samples per station with a 25x25 cm sampling frame
120 of 5 cm depth. The length and weight of live individual adult cockles was measured within
121 several hours after collection. Cockle length was converted to ash-free dry mass (AFDM)
122 using a suitable body mass index following Equation 4. From the August 2011 sampling

123 of the long term monitoring program on Balgzand we obtained $BMI_{\text{cockle}}=10 \pm 3 \text{ mg/cm}^3$
124 ($n=84$), and for the Februari 2012 sampling we obtained $BMI_{\text{cockle}}=7 \pm 2 \text{ mg/cm}^3$ ($n=57$),
125 based on measurements of AFDM of adult Cockles larger than 15 mm. For our study
126 period around 1 November 2011 we use the average of the BMI of autumn and spring, i.e.
127 $BMI_{\text{cockle}}=9 \pm 3 \text{ mg/cm}^3$ ($n=141$).

128 The size distribution of Cockles as determined by our sampling effort is shown in Fig-
129 ure S4. The cockle stock consisted primarily of large older cockles in the size class 30-40
130 mm, as well as some smaller individuals in the size class 20-30 mm.

131 **4.3.2** *Ensis directus*

132 *Ensis directus* is known to occur only in deeper tidal zones (Dekker and Beukema, 2012),
133 and was sampled in the 3 most northerly subgrids only. We sampled on a 150 m grid at
134 in total 62 stations, using a standard sampling core of 10 cm diameter and depth of 20-25
135 cm. *Ensis directus* spat in the sampled patches was about 30 mm in length, as shown in
136 Figure S4. Cockle length was converted to AFDM using a suitable body mass index following
137 Equation 4. For *Ensis* collected on Balgzand on 11 and 15 November 2011 the AFDM was
138 determined. We find $BMI_{\text{ensis}} = 0.48 \pm 0.06 \text{ mg/cm}^3$ ($n=21$).

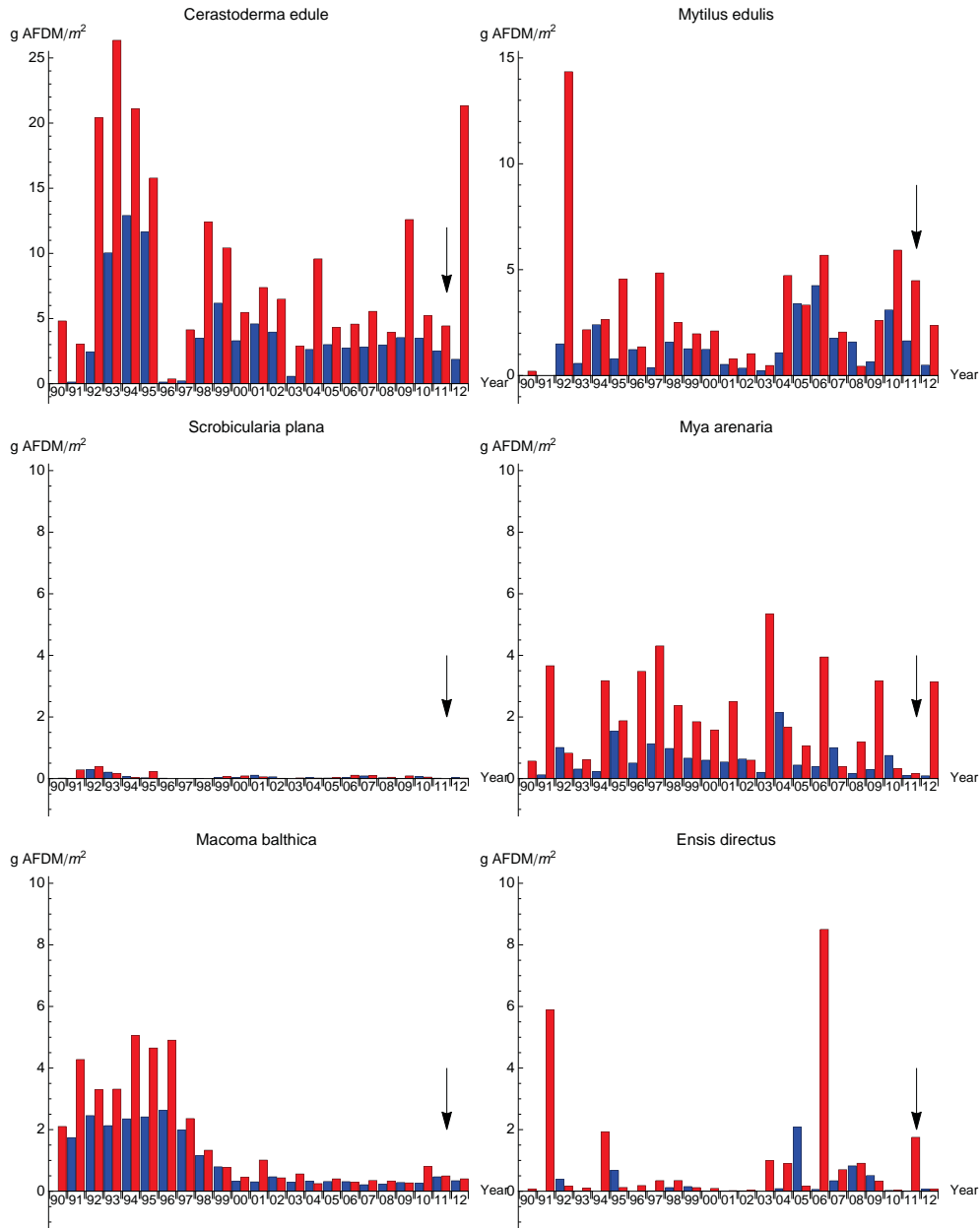


Figure S3: Yearly trends in biomass densities at Balgzand in the preferred size classes by Oystercatchers. Spring sampling (March-April) is indicated in blue, autumn sampling (August) in red. The black arrow indicates autumn 2011, the sampling event preceding our study. We took as preferred size classes for Cockles *Cerastoderma edule* 15-40 mm, Mussels *Mytilus edulis* 25-60 mm, *Scrobicularia plana* 20-30 mm, *Mya arenaria* 15-40 mm, *Macoma balthica* 15-25 mm and *Ensis directus* 10-100 mm, based on reviews in Zwarts et al. (1996b,a); Johnstone and Norris (2000) and own unpublished observations.

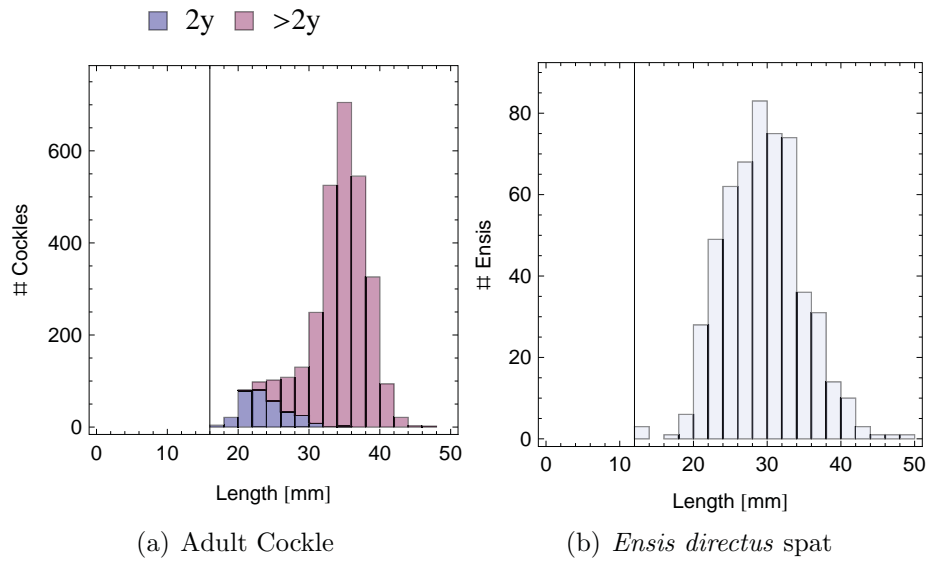


Figure S4: Size distribution of adult Cockerles and *Ensis directus* prey sampled in the study area in the period 26 October 2011 to 11 November 2011. The Cockerle size distribution is split out by age category (2y and >2y).

139 4.4 Geostatistical interpolation

140 We made interpolated maps of prey density (in mg AFDM/m²) and prey size using ordinary
 141 kriging (implemented in the R package gstat, Pebesma (2004)). For each variable we fitted
 142 a single variogram model per prey species for the entire study area. We fitted a spherical
 143 variogram model to data of Cockle density, Cockle length, Ensis density, and Ensis length,
 144 given by the following functional form:

$$\text{variogram}(d) = \text{nugget} + (\text{partial sill}) \left[\frac{3d}{2 \text{range}} - \frac{1}{2} \left(\frac{d}{\text{range}} \right)^3 \right], \quad (9)$$

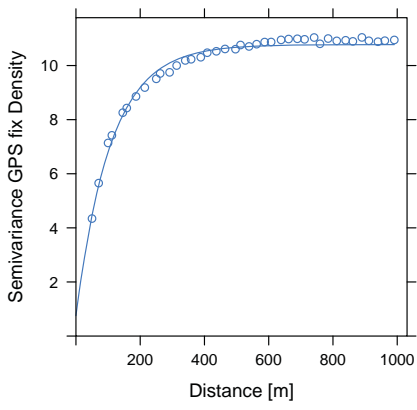
145 where d is the spatial lag.

146 The variogram fit parameters are given in Table S3. The variograms are given in Figure S5.

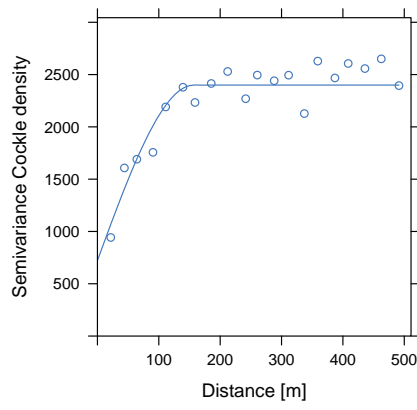
variable	nugget	partial sill	range [m]
Cockle density (m ⁻²)	722	1678	157
Cockle length (mm)	4.98	7.65	425
Ensis density (m ⁻²)	0 [‡]	1.74 · 10 ⁶	354
Ensis length (mm)	0 [‡]	12	461
GPS fix density (ha ⁻¹)	0.75	10.02	325 [†]

Table S3: Variogram parameters as defined in Equation 9. [†]Fitted with an exponential variogram, range defined as the lag where the exponent has decreased to a proportion exp(-3). [‡]Fixed, not a fit parameter.

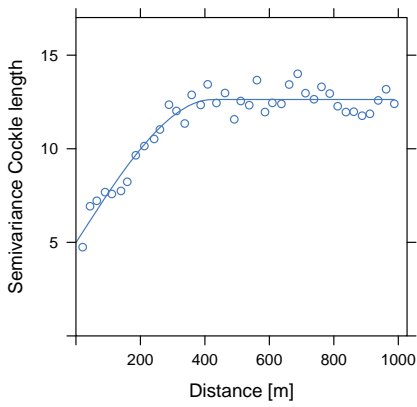
147



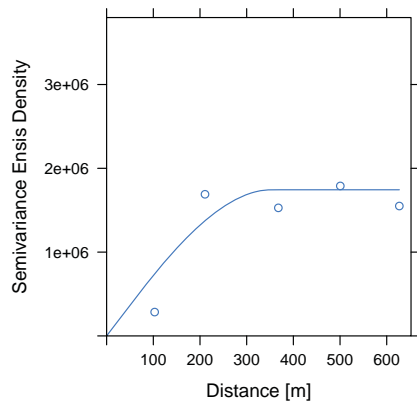
(a) GPS fix density (#/ha)



(b) Cockle density (#/m²)



(c) Cockle length (mm)



(d) *Ensis directus* density (#/m²)

Figure S5: Variogram fits

148 5 Tidal reconstruction

149 5.1 Tidal stations

150 We used 4 Sensus Ultra Loggers (Reefnet Inc.) to measure water height above the seabed
 151 at four locations simultaneously (indicated by blue and green crosses in Fig. S6) from 1-29
 152 June 2012. The obtained tidal time-series were modelled in terms of independent tidal data
 153 for three permanent tidal stations operated by Rijkswaterstaat at Den Helder (52.964 °N,
 154 4.745 °E), Den Oever (52.931 °N, 5.046 °E) and Oudeschild (53.039 °N, 4.850 °E). The logger
 155 data $H_j(t)$ were modeled as a sum of the permanent tidal stations $h_i(t)$ according to the
 156 following equation

$$H_j(t) = \sum_{i=1}^3 \alpha_{i,j} h_i(t - \phi_{i,j}), \quad (10)$$

157 optimising the constants $\alpha_{i,j}$ and phases $\phi_{i,j}$ in a linear least squares fit under the bound-
 158 ary condition that $\sum_i \alpha_{i,j} = 1$. As the model is fitted only on tidal height measurements
 159 higher than the respective seabed height of the loggers, the latter condition was required to
 160 make sure realistic predictions are obtained also at lower tidal heights. Model parameters
 161 can be found in tabel S4B. We obtained a bias and standard deviation between modelled and
 162 measured tidal height of 0 ± 7 , -1 ± 7 , -2 ± 7 and 5 ± 9 cm, which we considered sufficiently
 163 accurate for our purposes.

164 5.2 Interpolation of tidal station data

165 Tides were spatially reconstructed by linearly interpolating between the four pressure logger
 166 tidal stations and the three permanent tidal stations using the triangulation indicated by

A operational stations $h_i(t)$			
i	station	lat (°N)	lon (°E)
1	Den Helder	52.9644	4.7450
2	Den Oever	52.9315	5.0456
3	Oudeschild	53.0699	5.3366

B pressure logger stations $H_j(t)$								
j	lat (°N)	lon (°E)	$\alpha_{1,j}$	$\alpha_{2,j}$	$\alpha_{3,j}$	$\phi_{1,j}$ [s]	$\phi_{2,j}$ [s]	$\phi_{3,j}$ [s]
1	52.9434	4.8564	0.287	0.191	0.522	3060	-2220	60
2	52.9456	4.8058	0.000	0.952	0.048	2640	-2880	-780
3	52.9222	4.8118	0.000	1.000	0.000	4020	-1620	480
4	52.9684	4.8456	0.364	0.506	0.130	1560	-3520	-1080

Table S4: Tidal stations.

167 green lines in Fig. S6. The interpolation is carried out in a purely geometrical manner, as a
 168 weighted mean of measured water levels. Hence, the hydrodynamics of the tidal basin is not
 169 taken into account, assuming that the distances between the gauge stations is sufficiently
 170 small.

171 5.2.1 Interpolation within triangles

172 Most of the study area is covered by triangles formed by 7 tidal gauge stations. Inside these
 173 triangles water levels are found as a weighted mean of three measured levels.

174 Figure S7a shows a point \vec{x} inside a triangle formed by three tidal stations. The tidal
 175 stations have positions given by two dimensional vectors \vec{S}_1 , \vec{S}_2 en \vec{S}_3 . By shifting the origin
 176 to \vec{S}_1 we get Figure S7b, in which the vectors $\vec{v}_2 = \vec{S}_2 - \vec{S}_1$ en $\vec{v}_3 = \vec{S}_3 - \vec{S}_1$ represent the
 177 triangle and point P is given by $\vec{p} = \vec{x} - \vec{S}_1$.

178 Now, the interpolation formula is found by describing \vec{p} as a linear combination of \vec{v}_2 en
 179 \vec{v}_3 . Hence,

$$\vec{p} = w_2 \vec{v}_2 + w_3 \vec{v}_3 . \tag{11}$$

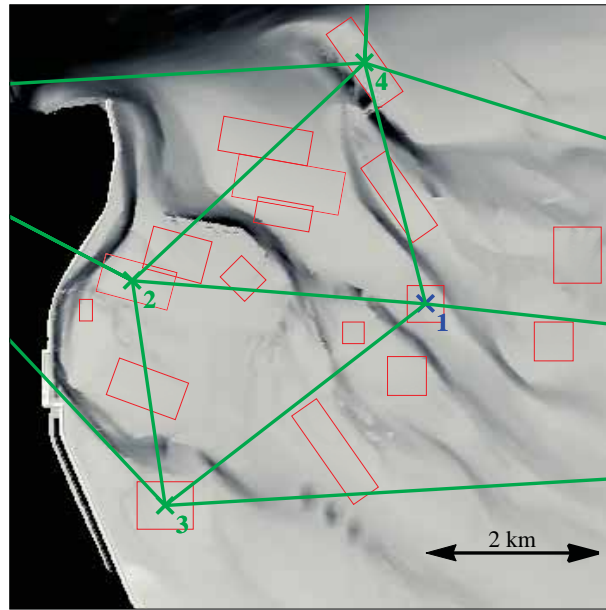


Figure S6: The green and blue crosses indicated by a number j indicate the pressure logger tidal stations $H_j(t)$. Birds were captured at the blue cross. Green lines indicate the triangulation used for the tidal interpolations. The red boxes indicate the areas surveyed for prey.

180 For $\vec{x} = \vec{S}_1 + \vec{p}$ this means

$$\vec{x} = w_2 \vec{S}_2 + w_3 \vec{S}_3 + (1 - w_2 - w_3) \vec{S}_1.$$

181 Using $w_1 = 1 - w_2 - w_3$ this is equivalent to

$$\vec{x} = w_1 \vec{S}_1 + w_2 \vec{S}_2 + w_3 \vec{S}_3.$$

182 With these three weights the water level L_P in point P is then found as

$$L_P = w_1 L_1 + w_2 L_2 + w_3 L_3, \quad (12)$$

183 in which L_1 , L_2 en L_3 are the three measured levels.

184 For finding the three weights Equation (11) is written as

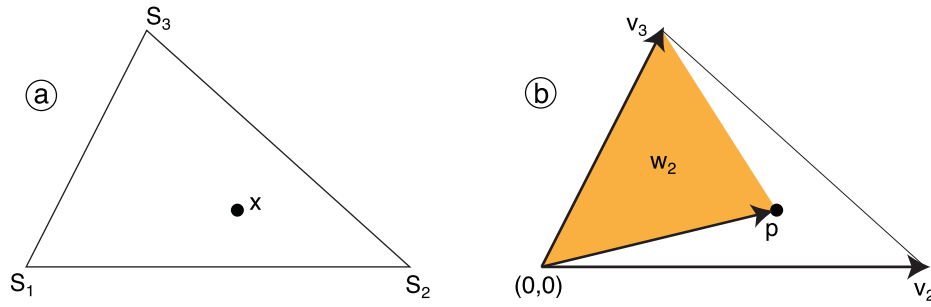


Figure S7: For a point within the triangle the tidal height is calculated as a weighted average of the tidal heights measured at the three tidal stations. The shaded area is the weight w_2 belonging to station S_2 .

$$\begin{cases} p_x = w_2 v_{2x} + w_3 v_{3x} \\ p_y = w_2 v_{2y} + w_3 v_{3y} \end{cases}$$

185 with solution

$$\begin{cases} w_2 = \frac{(p_x v_{3y} - p_y v_{3x})}{(v_{2x} v_{3y} - v_{2y} v_{3x})} \\ w_3 = \frac{(v_{2x} p_y - v_{2y} p_x)}{(v_{2x} v_{3y} - v_{2y} v_{3x})} \end{cases}$$

186 De numerator of the expression for w_2 is twice the surface area spanned by the vectors
 187 \vec{p} en \vec{v}_3 . The denominator is twice the surface area of the triangle. Hence, the weight w_2 is
 188 equal to the fraction of the triangle surface area covered by the coloured part of Figuur S7b.
 189 The third weight w_1 is found from $w_1 = 1 - w_2 - w_3$. If all three weights are positive, point P
 190 lies inside the triangle.

191 5.2.2 Interpolation along an edge segment

192 Around the triangles an edge defined. For a point P (vector \vec{x}) not inside one of the triangles
 193 in Figure S6, the water level is estimated by interpolating between two measured levels, along

194 the nearest line segment of the edge. Only the southern part of study area is not fully covered
 195 by triangles, i.e. this type of interpolation applies to the southern most subgrid only.

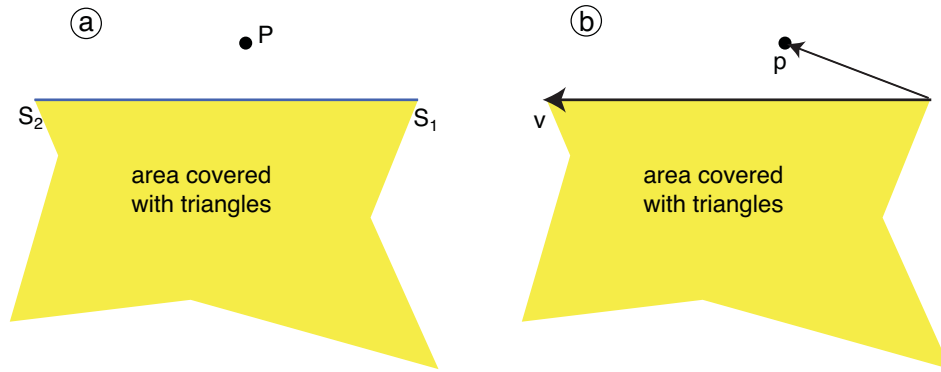


Figure S8: An edge segment between two tidal stations S_1 and S_2 . If the two weights in Equation (13) are positive, point P lies next to this edge segment and the water levels at S_1 and S_2 are interpolated.

196 The line segments of the edge enclose the area covered by triangles. Their orientation is
 197 chosen in such a way that the triangles are kept at the lefthand side of the edge (Figure S8).
 198 This simplifies the vector calculations.

199 Moving again the origin to S_1 we define $\vec{v} = \vec{S}_2 - \vec{S}_1$ and $\vec{p} = \vec{x} - \vec{S}_1$. The two weights are
 200 then given by

$$\begin{cases} w_2 = \frac{p_x v_x + p_y v_y}{v_x^2 + v_y^2} \\ w_1 = 1 - w_2 \end{cases} \quad (13)$$

201 If the two weights in Equation (13) are positive, point P lies next to the edge segment (S_1, S_2)
 202 and the water levels at S_1 and S_2 can be interpolated. There are additional conditions,
 203 however. Obviously P should not be inside any triangle and should lie at the *righthand side*
 204 of the selected edge segment. If these conditions cannot be met, there is no suitable edge
 205 segment. In that case the nearest tidal station is used, without any interpolation.

206 **5.3 Bathymetry and mudflat accessibility for Oystercatchers**

207 Mudflat areas were considered accessible by birds when the reconstructed tidal height was
208 15 cm above the seabed height or lower. A bathymetric map of the area was provided
209 by Rijkswaterstaat, Ministry of Infrastructure and the Environment (cycle 5 map at 20 m
210 resolution, Elias and Wang (2013)). The bathymetry of the Dutch Wadden Sea is recorded
211 every 6 years by single beam echo sounders. The bathymetric data covering the study area
212 was collected in 2009. The heights of all corners and central points of the 17 subgrids
213 were measured with a Nomad differential GPS (DGPS, ca 20 cm altitudinal accuracy), to
214 verify the quality of the bathymetric data. For the most northerly subgrid, which lies in the
215 deepest most turbulent tidal zone, we found deviations over 30 cm between the bathymetric
216 map and the DGPS measurements. The bathymetry of this subgrid was reconstructed by
217 taking 20 DGPS measurements on a 200 m grid, which were interpolated using inverse
218 distance weighting. For the other subgrids the bathymetric map was used without further
219 adjustments.

220 6 Figures model predictions

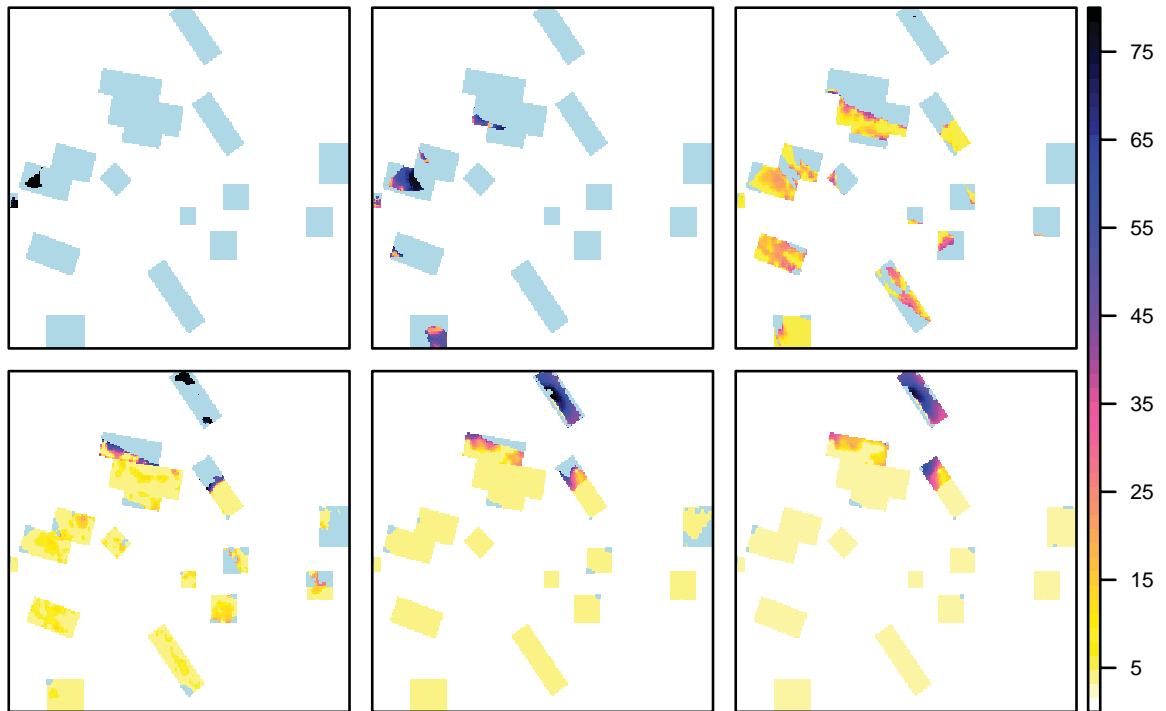


Figure S9: Predicted bird densities by IFD model 1 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC. Color scale in birds/ha.

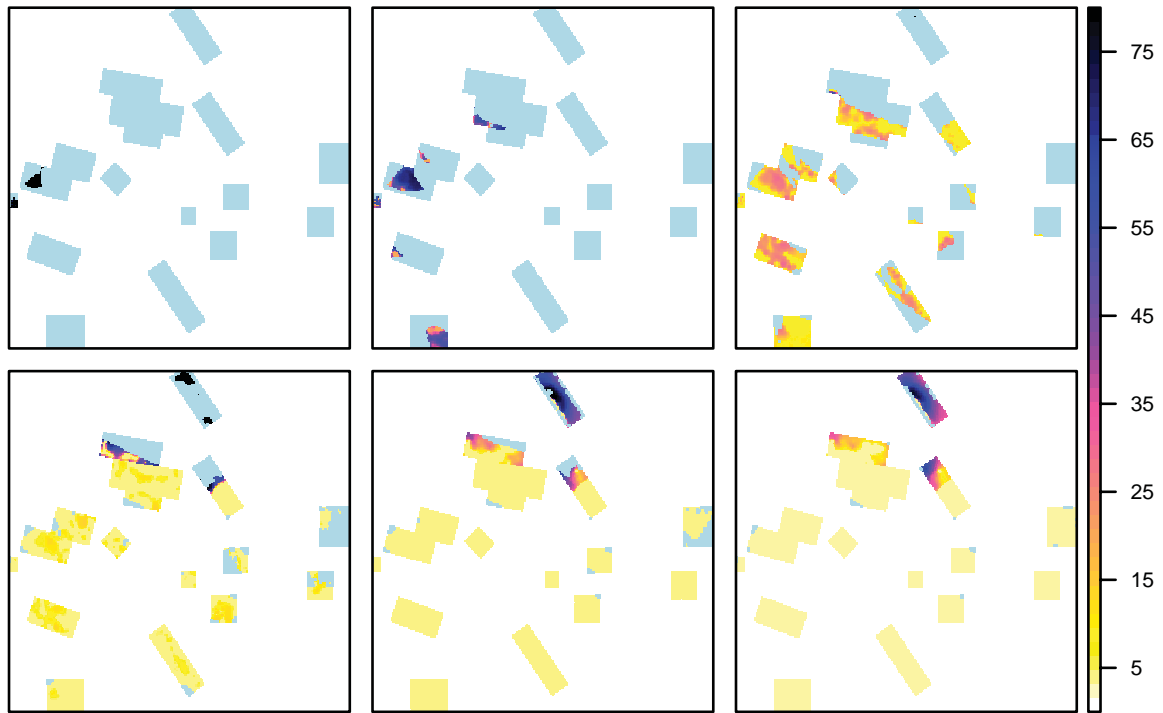


Figure S10: Predicted bird densities by IFD model 2 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC.

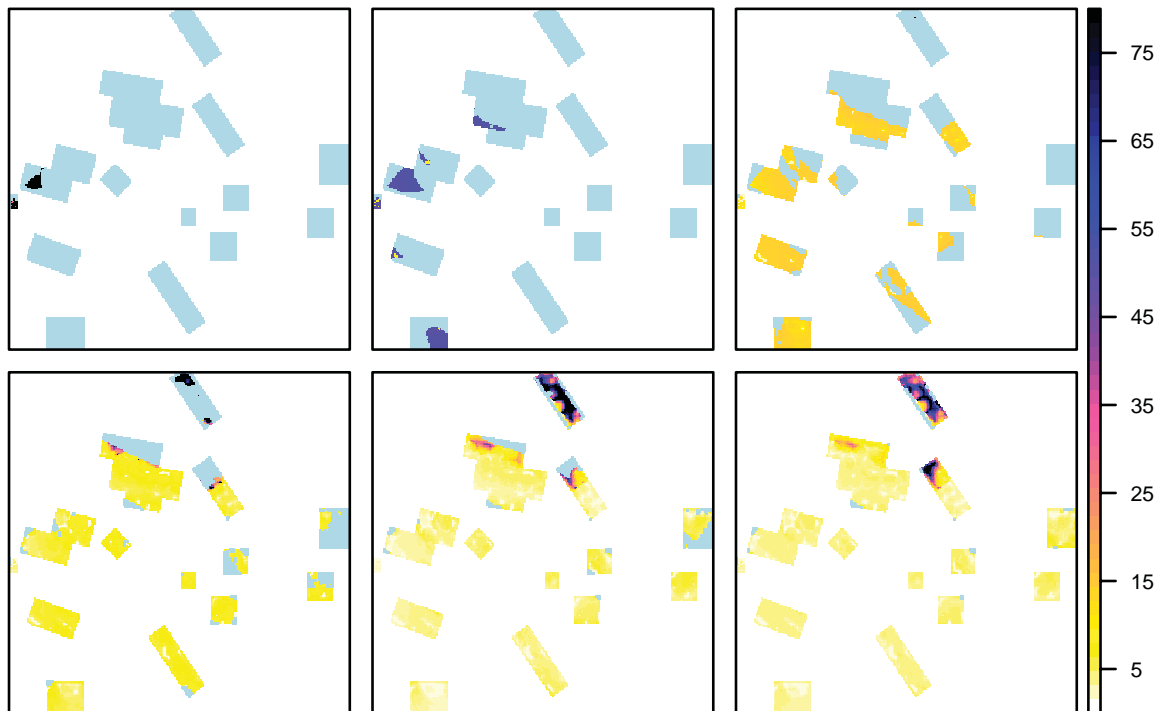


Figure S11: Predicted bird densities by IFD model 3 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC.

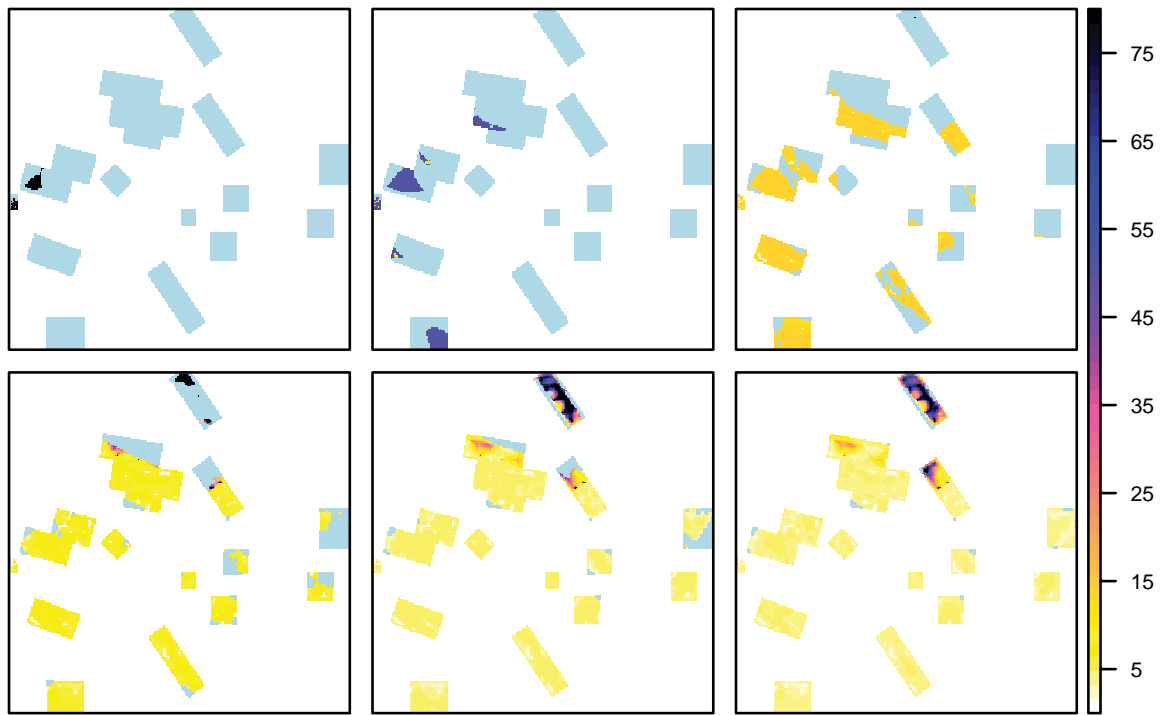


Figure S12: Predicted bird densities by IFD model 4 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC.

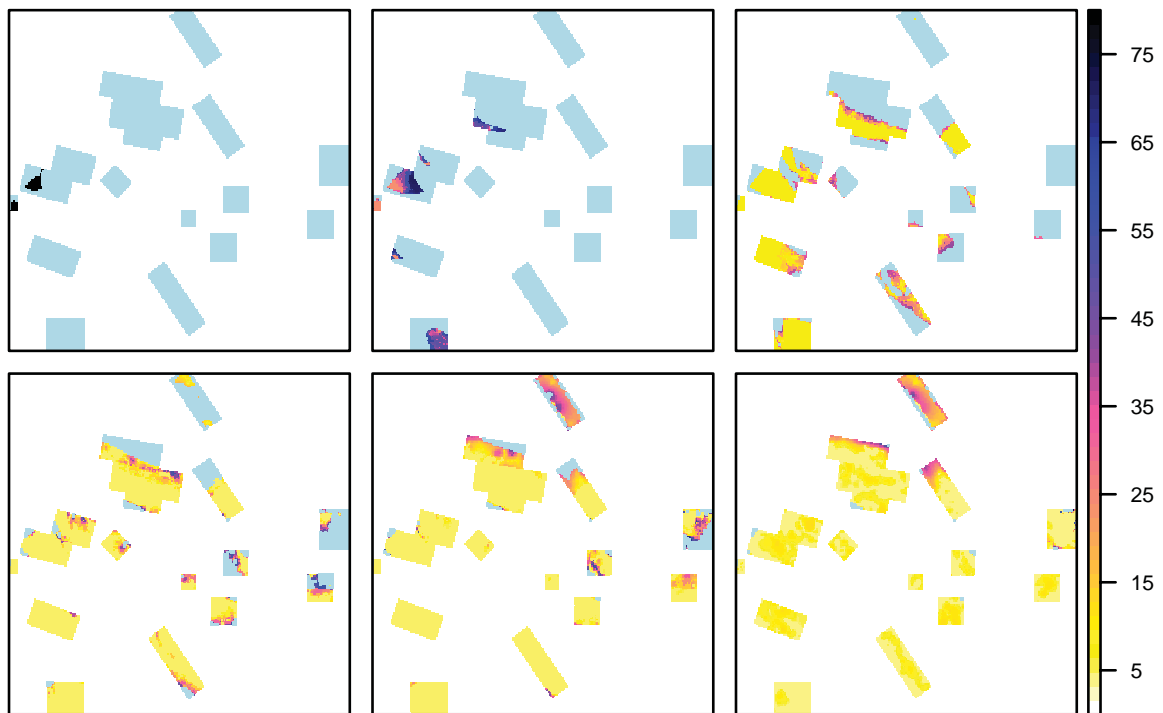


Figure S13: Predicted bird densities by IFD model 5 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC.

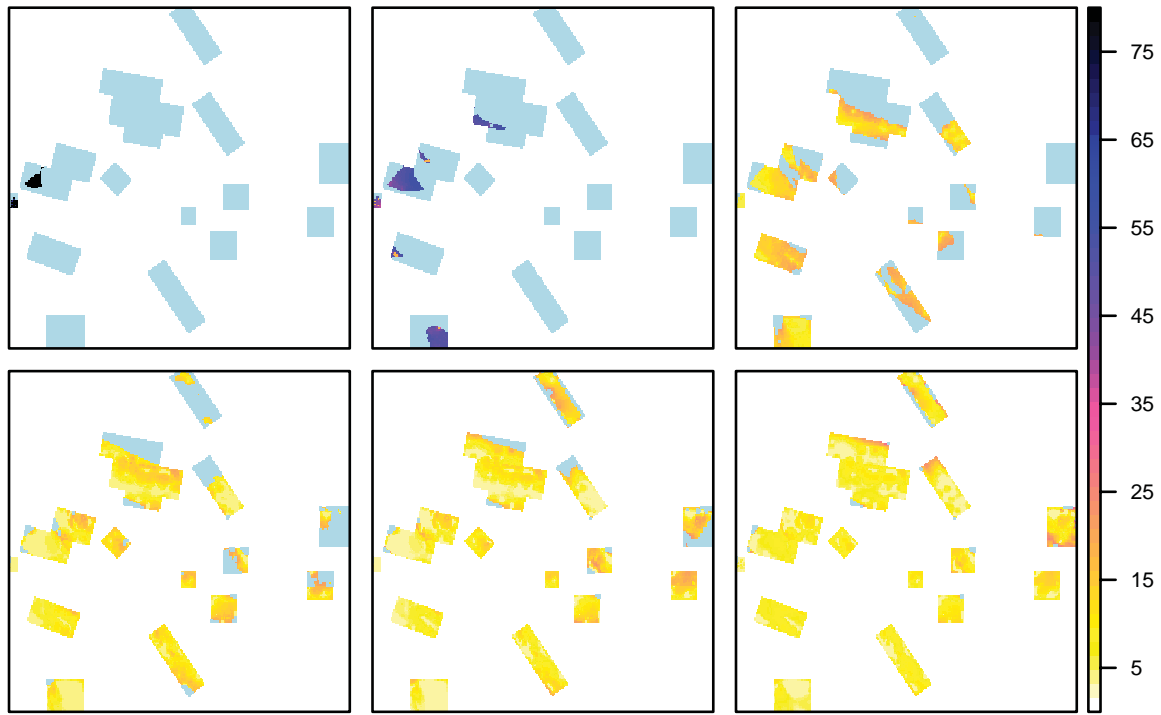


Figure S14: Predicted bird densities by IFD model 6 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC.

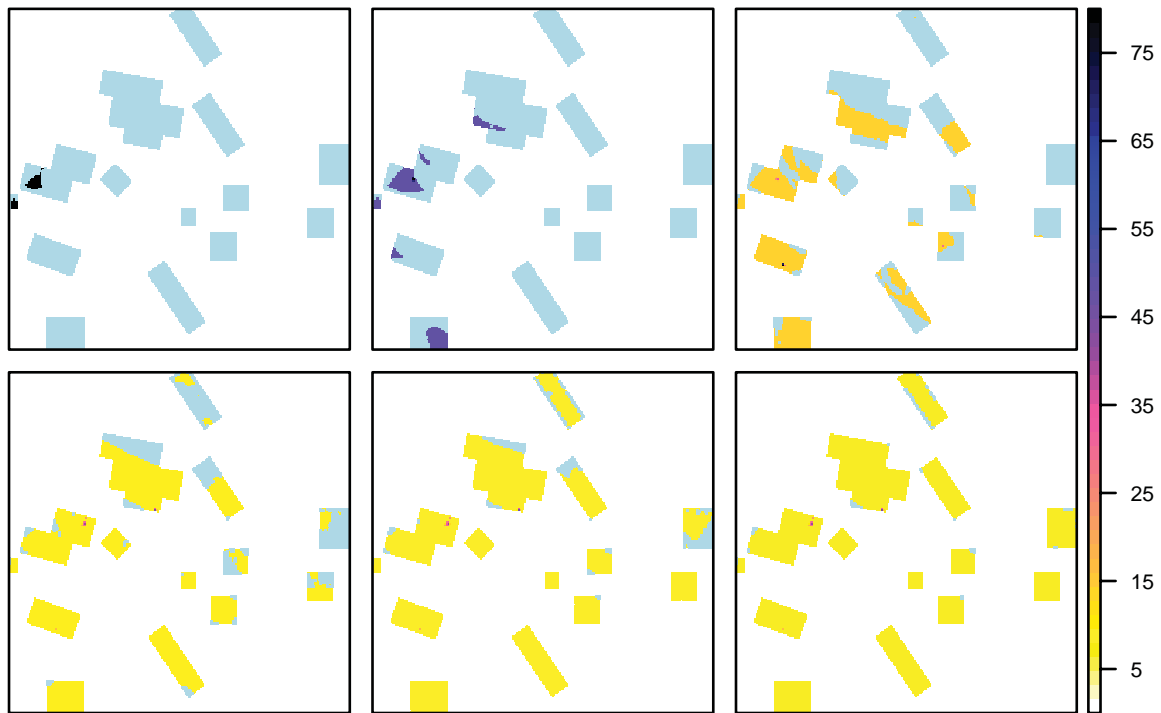


Figure S15: Predicted bird densities by IFD model 7 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC.

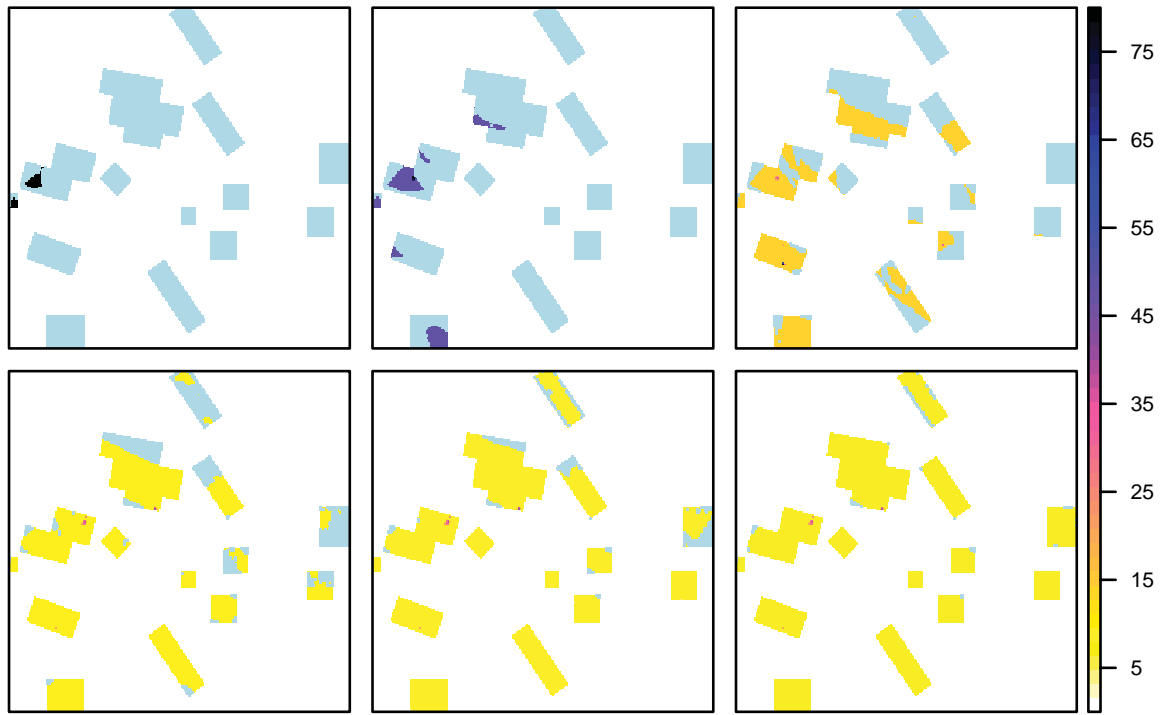


Figure S16: Predicted bird densities by IFD model 8 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC.

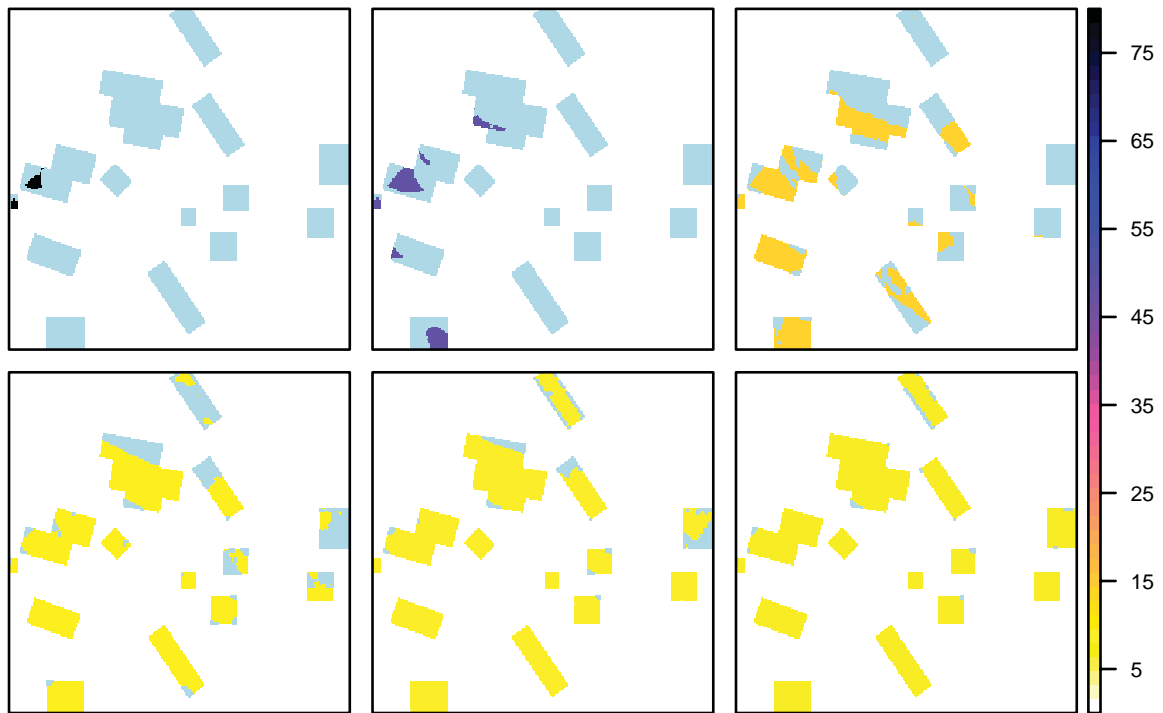


Figure S17: Predicted bird densities by IFD model 9 on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC.

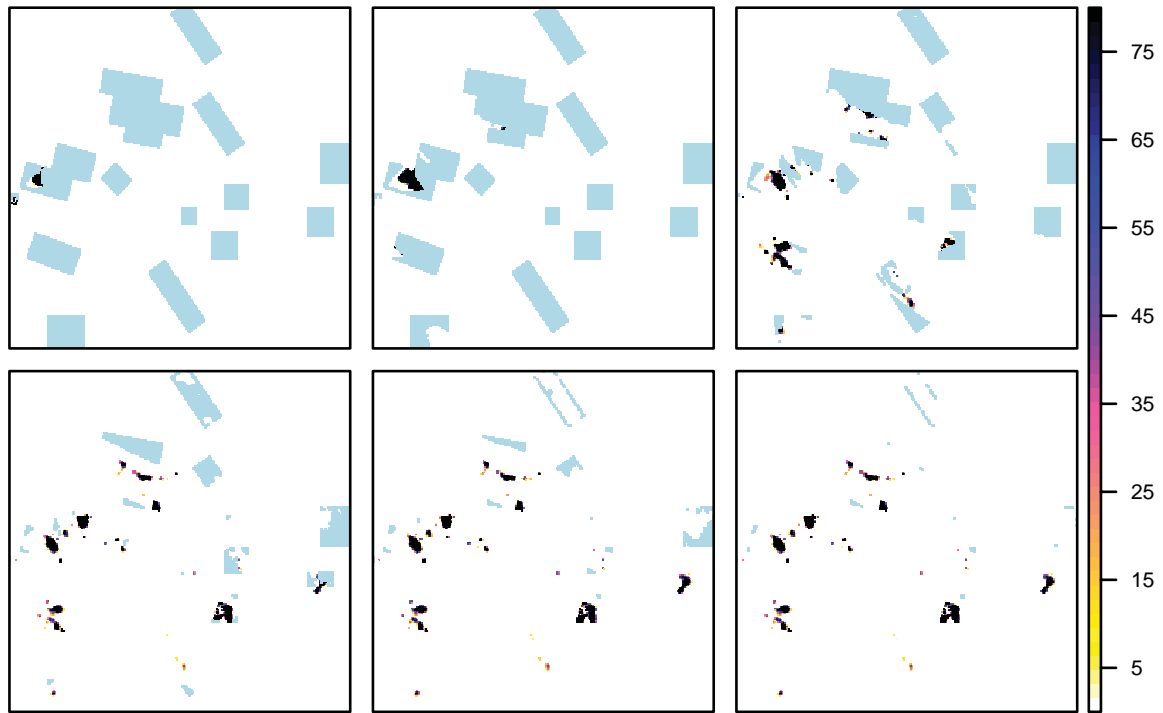


Figure S18: Predicted bird densities by an IFD model of intake rate maximising birds on 2011-10-29 10:50, 11:10, 12:00, 12:50, 13:40, 15:10 UTC. Identical to model 8, except for parameter $f_{\text{random}} = 0$. This model predicts no birds to occur in patches without resources. Since these patches do contain GPS relocations, the model likelihood for this model becomes $-\infty$. Birds concentrate in a small number of high intake-rate patches only.

221 References

- 222 Beukema, J. J., and G. C. Cadée. 1997. Local differences in macrozoobenthic response to
223 enhanced food supply caused by mild eutrophication in a Wadden Sea area: Food is only
224 locally a limiting factor **42**:1424–1435.
- 225 Bijleveld, A., J. van Gils, J. van der Meer, A. Dekinga, C. Kraan, H. W. van der Veer, and
226 T. Piersma. 2012. Designing a benthic monitoring programme with multiple conflicting
227 objectives. *Methods in Ecology and Evolution* **3**:526–536.
- 228 Bouten, W., E. W. Baaij, J. Shamoun-baranes, and K. C. J. Camphuysen. 2013. A flex-
229 ible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *Journal für*
230 *Ornithologie* **154**:571–580.
- 231 Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population*
232 *biology* **9**:129–36.
- 233 Dekker, R., and J. J. Beukema. 2012. Long-term dynamics and productivity of a successful
234 invader: The first three decades of the bivalve *Ensis directus* in the western Wadden Sea.
235 *Journal of Sea Research* **71**:31–40.
- 236 Elias, E., and Z. B. Wang, 2013. Abiotische gegevens voor monitoring effect bodemdaling.
237 Technical report.
- 238 Hiddink, J. G. 2003. Modelling the adaptive value of intertidal migration and nursery use
239 in the bivalve *Macoma balthica*. *Marine Ecology Progress Series* **252**:173–185.
- 240 Holling, C. S. 1959. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The*
241 *Canadian Entomologist* **91**:385–398.

- 242 Johnstone, I., and K. Norris. 2000. Not all Oystercatchers *Haematopus ostralegus* select
243 the most profitable Common Cockles *Cerastoderma edule*: A difference between feeding
244 methods. *Ardea* **88**:137–153.
- 245 Moreau, G., D. Fortin, S. Couturier, and T. Duchesne. 2012. Multi-level functional responses
246 for wildlife conservation: the case of threatened caribou in managed boreal forests. *Journal*
247 *of Applied Ecology* **49**:611–620.
- 248 Mysterud, A., and R. A. Ims. 1998. Functional Responses in Habitat Use: Availability
249 Influences Relative Use in Trade-Off Situations. *Ecology* **79**:1435–1441.
- 250 Pebesma, E. J. 2004. Multivariable geostatistics in S: The gstat package. *Computers and*
251 *Geosciences* **30**:683–691.
- 252 Shamoun-Baranes, J., R. Bom, E. E. van Loon, B. J. Ens, K. Oosterbeek, and W. Bouten.
253 2012. From sensor data to animal behaviour: An oystercatcher example. *PLoS ONE* **7**.
- 254 Wiersma, P., and K. van Dijk, 2009. Hoogwatervluchtplaatsen op de kaart van het waddenge-
255 bied (deel 1): kleine eilanden, platen en vastelandkust van Noord-Holland en Friesland.
256 SOVON-informatierapport 2009/19. Technical Report deel 1, SOVON Vogelonderzoek
257 Nederland, Beek-Ubbergen.
- 258 Zwarts, L., J. T. Cayford, J. B. Hulscher, M. Kersten, P. M. Meire, and P. Triplet, 1996*a*.
259 Prey size selection and intake rate. Pages 30–55 *in* J. Goss-Custard, editor. *The Oyster-*
260 *catcher: From Individuals to Populations*. Oxford University Press, Oxford.
- 261 Zwarts, L., B. J. Ens, J. D. Goss-Custard, J. B. Hulscher, and S. E. L. V. D. Durell. 1996*b*.
262 Causes of variation in prey profitability and its consequences for the intake rate of the
263 Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* **84A**:229–268.

264 Zwarts, L., and J. H. Wanink, 1993. How the food supply harvestable by waders in the
265 Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying
266 depth and behaviour of tidal-flat invertebrates.

267 **7 Source code**

268 R source code is provided for MCMC sampling of the parameters of the ideal-free distribution
269 models discussed in the original article. C source code is provided for solving the ideal-free
270 distribution for a generalised functional response with exponential interference function.

271 From a practical perspective it is important to realise that parameter estimation of
272 behaviour-based models is computationally expensive. In our case, for each sample of the
273 MCMC chain used to estimate parameter values, an ideal free distribution needs to be solved
274 numerically for each of the GPS locations ($M=2876$). Since the chain needs to contain at
275 least a few thousand samples, for each model optimisation millions of ideal free distributions
276 need to be calculated, which takes several hours of CPU time.

```

1 # set work directory:
2 HOME=~/.Dropbox/ZKO/OystDistribution"
3 setwd(HOME)
4 # set directory for output of mcmc sampling
5 MCMCDIR=paste(HOME, "/mcmc/", sep="")
6
7 # Conversion of date to integer (seconds since 1900/1/1)
8 AbsoluteTime <- function(date) as.numeric(difftime(date, as.POSIXct("1900-1-1", tz='UTC'),
9     units="secs"))
10 POSIXctTime<-function(abstime) as.POSIXct("1900-1-1", tz='UTC')+abstime
11
12 # prey body mass indices (BMI)
13 BMIENSIS=0.48 # Body mass index Ensis
14 BMICOCKLE=9 # Body mass index Cockle
15
16 # load libraries
17 library(MCMCpack) # for MCMC sampling and visualisation
18 library(parallel) # to enable parallel computation
19 library(spatcounts) # for using Vuong's likelihood ratio test
20 library(sp)
21
22 # load C library for calculating ideal free distributions
23 #
24 # Compiling this shared library requires a local install of the GNU C compiler (GCC)
25 # and the GNU scientific library (GSL). To compile run
26 # gcc -c IFD-R.c -I/INCLUDEDIR
27 # gcc -shared -o IFD-R.so IFD-R.o -lgsl -lgslcblas -L/LIBDIR
28 # here /INCLUDEDIR is the local path to the header files of the GSL (e.g. /opt/local/include
29 # )
30 # and /LIBDIR is the local path to the GSL shared libraries (e.g. /opt/local/lib)
31 #
32 dyn.load("c/IFD-R.so")
33
34 # load GPS relocation data, resource landscape, and tidal information
35 # TidalCycles: date-time of low tides (116 in total)
36 # SpotData: information characterising the 8058 patches in the system (bathymetry and
37 # resources)
38 # ReferenceTide: tide at a central location of Balgzand (52.943385N, 4.856369E)
39 # expmatrix: for the 116 low tide periods during the study period for each patch XX
40 # the time of exposure (XX.1) and the time of flooding XX.2 in that low tide
41 # period,
42 # as calculated according to the full tidal reconstruction for the study
43 # period.
44 # GPSData: Oystercatcher GPS relocation data. TideIndex gives the low tide period (one
45 # of 1-116)
46 # SpotIndex gives the patch (one of 1-8058)
47 load(file="PublicData.RData")
48
49 # extract submatrices for exposure and flooding
50 MatrixExpose=expmatrix[,seq(1,ncol(expmatrix),2)]
51 MatrixFlood=expmatrix[,seq(2,ncol(expmatrix),2)]
52
53 ## Set number of parallel cores to use (# available cores - 1):
54 numWorkers <- detectCores()-1
55
56 # inverse logistic function
57 invlogit=function(x) 1/(1+exp(-x))
58
59 # function BirdFraction(reftide,tidefalling) describing presence in patches
60 # reftide: the reference tidal height. tidefalling=TRUE indicates falling tide, tidefalling=
61 # FALSE indicates rising tide.
62 BirdFractionPointTable=data.frame(Tide=c(-90, -70, -50, -30, -10, 10, 30, 50,-90, -70, -50,
63     -30, -10, 10, 30, 50),FractionInPatch=c(0.756827, 0.79096, 0.712418, 0.650118, 0.621302,
64     0.52349, 0.366848, 0.114943, 0.756827, 0.659091, 0.488127, 0.384892, 0.324484,
65     0.234252, 0.163991, 0.0230179),FallingTide=c(T,T,T,T,T,T,T,F,F,F,F,F,F))
66 BirdFractionFalling<-approxfun(BirdFractionPointTable[BirdFractionPointTable$FallingTide,]$
67     Tide, BirdFractionPointTable[BirdFractionPointTable$FallingTide,]$FractionInPatch,

```

```

    method="linear", BirdFractionPointTable[BirdFractionPointTable$FallingTide,]$
    FractionInPatch[1], yright=0.001)
57 BirdFractionRising<-approxfun(BirdFractionPointTable[!BirdFractionPointTable$FallingTide,]$
    Tide, BirdFractionPointTable[!BirdFractionPointTable$FallingTide,]$FractionInPatch,
    method="linear", BirdFractionPointTable[!BirdFractionPointTable$FallingTide,]$
    FractionInPatch[1], yright=0.001)
58 BirdFraction<-function(reftide,tidefalling) if(tidefalling) BirdFractionFalling(reftide)
    else BirdFractionRising(reftide)
59
60 # a small number
61 eps=0.0000001
62
63 # conversion of length [mm] to AFDM [mg] given a BMI value
64 Length2AFDM <- function(BMI, length) BMI*(length^3)/(10^3)
65 # Cockle functional response (mg AFDM/s), density in 1/m^2, length in mm
66 fCockle <- function(DensityCockle,LengthCockle,KCockle) (0.000860*DensityCockle*KCockle*
    Length2AFDM(BMICOCKLE,LengthCockle))/(1+0.0001897*DensityCockle*LengthCockle^1.792)
67 # Ensis functional response (mg AFDM/s), density in 1/m^2, length in mm
68 fEnsis <- function(DensityEnsis,LengthEnsis) (0.000625*DensityEnsis*Length2AFDM(BMIENSIS,
    LengthEnsis))/(1+0.0084*DensityEnsis)
69 # Combined Ensis/Cockle functional response (mg AFDM/s), density in 1/m^2, length in mm
70 fCockleEnsis <- function(DensityCockle,LengthCockle,KCockle,DensityEnsis,LengthEnsis)
    (0.000860*DensityCockle*KCockle*Length2AFDM(BMICOCKLE,LengthCockle) + 0.000625*
    DensityEnsis*Length2AFDM(BMIENSIS,LengthEnsis))/(1+0.0001897*DensityCockle*LengthCockle
    ^1.792+0.0084*DensityEnsis)
71
72 ## weighted average of BetaCockle and BetaEnsis according to the proportion of Cockle and
    Ensis in the interference-free diet
73 ## if all densities zero, return the BetaCockle
74 WeighByIFIR <- function(DensityCockle,LengthCockle,KCockle,BetaCockle,DensityEnsis,
    LengthEnsis,BetaEnsis){
75 ((eps+0.000860*DensityCockle*KCockle*Length2AFDM(BMICOCKLE,LengthCockle))*BetaCockle +
    0.000625*DensityEnsis*Length2AFDM(BMIENSIS,LengthEnsis)*BetaEnsis)/(eps+0.000860*
    DensityCockle*KCockle*Length2AFDM(BMICOCKLE,LengthCockle) + 0.000625*DensityEnsis*
    Length2AFDM(BMIENSIS,LengthEnsis))
76 }
77 ## pick BetaCockle if Cockle is the major component of the diet and BetaEnsis if Ensis is
    the major component of the diet
78 PickByIFIR <- function(DensityCockle,LengthCockle,KCockle,BetaCockle,DensityEnsis,
    LengthEnsis,BetaEnsis){
79 ifelse(0.000860*DensityCockle*KCockle*Length2AFDM(BMICOCKLE,LengthCockle)>=0.000625*
    DensityEnsis*Length2AFDM(BMIENSIS,LengthEnsis),BetaCockle,BetaEnsis)
80 }
81
82 # Function IFD calculates an ideal free distribution over k patches for a generalised
    functional response
83 # with an exponential interference function.
84 # FRs: array of size k of interference-free intake rates
85 # areas: array of size k of patch areas
86 # Nbirds: number of birds to be distributed
87 # k: array of size k of interference-constants
88 # frandom: fraction of birds distributed randomly over patches
89 # logival: exp(logival) gives the interval of intake rates to search for
90 # maxiter: the maximum number of iterations of Brent's root finding algorithm
91 # type: randomly distributed birds do (type=1) or do not (type=0, default) contribute to
    interference
92 IFD <- function(FRs,areas,Nbirds,q,frandom,logival=c(-5000,10),maxiter=1000,type=0) {
93   distrib=0
94   maxw=-1
95   out <- .C("IFDgsl",
96     FRs=as.single(FRs),
97     areas=as.single(areas),
98     Nbirds=as.integer(Nbirds),
99     kk=as.single(q),
100    frandom=as.single(frandom),
101    Ndata=as.integer(length(FRs)),
102    distrib=as.single(rep(0,length(FRs))),maxw=as.single(maxw),logival=logival,
    maxiter=as.integer(maxiter),type=as.integer(type))

```

```

103 return(out$distrib) # returns the bird density per patch
104 }
105
106 # partial likelihood of a single GPS observation
107 PartialLik<-function(idxGPS,params,Nbirds=5000,GetDate=F,StandardLowtidePeriod = 6.2105){
108 # 1) define the choicset by determining which patches are exposed
109 TimeSinceWaterGone=GPSData[idxGPS,"DateTime"]-MatrixExpose[GPSData[idxGPS,"TideIndex"],]
110 TimeToWaterUp=MatrixFlood[GPSData[idxGPS,"TideIndex"],]-GPSData[idxGPS,"DateTime"]
111 choicset=((TimeSinceWaterGone>0) & (TimeToWaterUp>0))
112 choicset[GPSData[idxGPS,"SpotIndex"]]=T
113 choicset=which(choicset)
114 SpotDataSelect=SpotData[choicset,]
115 # 2) reduce the number of birds according to the tidal variation in presence in the
      patches
116 ReducedNbirds=BirdFraction(GPSData[idxGPS,"RefTidalHeight"],GPSData[idxGPS,"FallingTide"])
      *Nbirds
117 # 3) calculate the effective prey response time NB PUT ENSIS SIZE IN SPOTDATA
118 Tau=WeighByIFIR(SpotDataSelect$CockleNDensity.pred,SpotDataSelect$CockleLength.pred,params
      $K_Cockle,params$Tau,SpotDataSelect$EnsisNDensity.pred,SpotDataSelect$EnsisLength.pred,
      params$TauEnsis)
119 # 4) calculate the prey response effect (WLineFactor) in each patch
120 RelEffectTime = abs(TimeSinceWaterGone[choicset]/(3600*Tau))
121 Beta = (StandardLowtidePeriod) / Tau
122 Gamma = 1.0 + (params$B / Beta) * (1.0 - exp(-Beta))
123 WLineFactor = (1.0 + params$B * exp(-RelEffectTime)) / Gamma
124 # 5) calculate the interference free functional response
125 FRs=fCockleEnsis(SpotDataSelect$CockleNDensity.pred,SpotDataSelect$CockleLength.pred,
      params$K_Cockle,SpotDataSelect$EnsisNDensity.pred,SpotDataSelect$EnsisLength.pred)
126 # 6) calculate the effective interference constant in each patch
127 q=WeighByIFIR(SpotDataSelect$CockleNDensity.pred,SpotDataSelect$CockleLength.pred,params$
      K_Cockle,params$q,SpotDataSelect$EnsisNDensity.pred,SpotDataSelect$EnsisLength.pred,
      params$qEnsis)
128 # 7) determine the index of the gps fix
129 chosen=which(SpotDataSelect[, "GridIndex"]==GPSData[idxGPS,"SpotName"])
130 # 8) calculate the IFD
131 if(length(choicset)>1 & ReducedNbirds>0) distrib=(IFD(WLineFactor*(FRs+params$FR0),
      SpotDataSelect[, "Area"],ReducedNbirds,q,params$frandom))
132 else distrib=ReducedNbirds/SpotDataSelect[chosen,"Area"]
133 # 9) return the fraction of the total number of birds in the area that was present in the
      patch of the gps-fix:
134 out=(SpotDataSelect[chosen,"Area"]*distrib[chosen]/ReducedNbirds)
135 out
136 }
137
138 # Log-likelihood given a parameter vector theta and modelID
139 LogLik<-function(theta,ModelID=1,Nbirds=5000,GetIndivLiks=FALSE){
140 t1=Sys.time()
141 print(paste("Started LogLik calculation on",t1,"..."))
142 # convert theta array to model parameters
143 params=Theta2Param(theta,ModelID)
144 # apply informative priors
145 if(params$q<=0 | params$qEnsis<=0) return(-Inf)
146 if(params$Tau>=24 | params$Tau<0) return(-Inf)
147 if(params$B>=100 | params$B<0) return(-Inf)
148 if(params$TauEnsis<0) return(-Inf)
149 if(params$K_Cockle<0) return(-Inf)
150 # calculate partial likelihoods for each GPS fix
151 PartialLiks=mclapply(1:nrow(GPSData), function(i) {PartialLik(i,params,Nbirds)}, mc.cores
      = numWorkers)
152 # sum the partial likelihoods to a log-likelihood
153 #if(is.na(loglik)) warning("NA values produced in LogLik for theta=",paste(theta,collapse
      ="","))
154 t2=Sys.time()
155 print(paste("Finished LogLik calculation on",t2,"in",round(difftime(t2,t1,unit="secs"),
      digits=2),"sec..."))
156 # output the joint log-likelihood (default) or individual likelihoods (when GetIndivLiks=
      TRUE)
157 if(GetIndivLiks) unlist(PartialLiks) else sum(log(unlist(PartialLiks)))

```

```

158 }
159
160 # calculate bird distribution for a certain date-time and model parameter set
161 GetDistrib<-function(date,params,Nbirds=5000,StandardLowtidePeriod = 6.2105){
162   DateTimeGPS=AbsoluteTime(date)
163   idxMatrix=which.min(abs(TidalCycles["DateTime"]-DateTimeGPS))
164   idxTide=which.min(abs(ReferenceTide$DateTime-DateTimeGPS))
165   # 1) define the choicset by determining which patches are exposed
166   TimeSinceWaterGone=DateTimeGPS-MatrixExpose[idxMatrix,]
167   TimeToWaterUp=MatrixFlood[idxMatrix,]-DateTimeGPS
168   choicset=((TimeSinceWaterGone>0) & (TimeToWaterUp>0))
169   choicset=which(choicset)
170   SpotDataSelect=SpotData[choicset,]
171   # 2) reduce the number of birds according to the tidal variation in presence in the
         patches
172   ReducedNbirds=BirdFraction(ReferenceTide[idxTide,"TidalHeight"],ReferenceTide[idxTide,"
         FallingTide"])*Nbirds
173   # 3) calculate the effective prey response time NB PUT ENSIS SIZE IN SPOTDATA
174   Tau=WeighByIFIR(SpotDataSelect$CockleNDensity.pred,SpotDataSelect$CockleLength.pred,params
         $KCockle,params$Tau,SpotDataSelect$EnsisNDensity.pred,SpotDataSelect$EnsisLength.pred,
         params$TauEnsis)
175   # 4) calculate the prey response effect (WLineFactor) in each patch
176   RelEffectTime = abs(TimeSinceWaterGone[choicset]/(3600*Tau))
177   Beta = (StandardLowtidePeriod) / Tau
178   Gamma = 1.0 + (params$B / Beta) * (1.0 - exp(-Beta))
179   WLineFactor = (1.0 + params$B * exp(-RelEffectTime)) / Gamma
180   # 5) calculate the interference free functional response
181   FRs=fCockleEnsis(SpotDataSelect$CockleNDensity.pred,SpotDataSelect$CockleLength.pred,
         params$KCockle,SpotDataSelect$EnsisNDensity.pred,SpotDataSelect$EnsisLength.pred)
182   # 6) calculate the effective interference constant in each patch
183   q=WeighByIFIR(SpotDataSelect$CockleNDensity.pred,SpotDataSelect$CockleLength.pred,params$
         KCockle,params$q,SpotDataSelect$EnsisNDensity.pred,SpotDataSelect$EnsisLength.pred,
         params$qEnsis)
184   # 7) calculate the IFD
185   if(length(choicset)>1 & ReducedNbirds>0) distrib=(IFD(WLineFactor*(FRs+params$FR0),
         SpotDataSelect[, "Area"],ReducedNbirds,q,params$frandom))
186   else distrib=rep(0,length(choicset))
187   # 8) return the bird densities
188   dropset=setdiff(1:nrow(SpotData),choicset)
189   # absolute bird density [birds/ha]
190   BirdDensity=c(10000*as.numeric(distrib),rep(0,length(dropset)))
191   # proportional bird density
192   BirdProportion=c(SpotDataSelect[, "Area"]*as.numeric(distrib)/ReducedNbirds,rep(0,length(
         dropset)))
193   # bird numbers [# birds in patch]
194   BirdNumbers=c(SpotDataSelect[, "Area"]*as.numeric(distrib),rep(0,length(dropset)))
195   # flooded T/F
196   FloodedQ=c(rep(FALSE,length(choicset)),rep(TRUE,length(dropset)))
197   out=rbind(SpotDataSelect,SpotData[dropset,])
198   out$FloodedQ=FloodedQ; out$BirdDensity=BirdDensity; out$BirdProportion=BirdProportion; out
         $BirdNumbers=BirdNumbers
199   out
200 }
201
202 # convert parameter vector (as used in MCMC chain) to corresponding model parameters
203 Theta2Param<-function(theta,ModelID){
204   switch(ModelID,
205     "1"=list(frando=invlogit(theta[2]),KCockle=theta[5],Tau=theta[3],TauEnsis=theta
         [3],B=theta[4],q=theta[1],qEnsis=theta[1],FR0=0),
206     "2"=list(frando=invlogit(theta[2]),KCockle=theta[3],Tau=1, TauEnsis=1
         ,B=0, q=theta[1],qEnsis=theta[1],FR0=0),
207     "3"=list(frando=invlogit(theta[3]),KCockle=1, Tau=theta[4],TauEnsis=theta
         [4],B=theta[5],q=theta[1],qEnsis=theta[2],FR0=0),
208     "4"=list(frando=invlogit(theta[3]),KCockle=1, Tau=1, TauEnsis=1
         ,B=0, q=theta[1],qEnsis=theta[2],FR0=0),
209     "5"=list(frando=invlogit(theta[2]),KCockle=1, Tau=theta[3],TauEnsis=theta
         [5],B=theta[4],q=theta[1],qEnsis=theta[1],FR0=0),
210     "6"=list(frando=invlogit(theta[2]),KCockle=1, Tau=theta[3],TauEnsis=theta

```

```

211     [3],B=theta[4],q=theta[1],qEnsis=theta[1],FR0=0),
    "7"=list(frandom=invlogit(theta[2]),K Cockle=1, Tau=1, TauEnsis=1
    ,B=0, q=theta[1],qEnsis=theta[1],FR0=0),
212     "8"=list(frandom=invlogit(theta[1]),K Cockle=1, Tau=1, TauEnsis=1
    ,B=0, q=5, qEnsis=5, FR0=0),
213     "9"=list(frandom=1, K Cockle=1, Tau=1, TauEnsis=1
    ,B=0, q=5, qEnsis=5, FR0=0)
214 )
215 }
216
217 # get the corresponding model parameter name for a given theta vector index and ModelID
218 GetVarname<-function(index,ModelID) names(which(is.na(unlist(Theta2Param(
    replace(rep(1,10),
    index,NA),ModelID))))[1])
219
220 # import a previously run MCMC chain
221 # burnin sets number of burn-in samples to discard
222 GetMCMClist<-function(model,burnin=1){
223   searchdir=paste(MCMCDIR,"mcmc",sprintf("%02d", model),sep="")
224   fnames=dir(searchdir, pattern="mcmcIFD*")
225   if (length(fnames)==0) stop(paste("no mcmc run in directory",searchdir,"for model",model))
226   mcmclist=c()
227   for(i in fnames){
228     load(file=paste(MCMCDIR, "mcmc",sprintf("%02d", model),"/",i,sep=""))
229     mcmclist=rbind(mcmclist,mcmcout)
230   }
231   out=mcmc(mcmclist[burnin:nrow(mcmclist),])
232   if(nvar(out)>1) varnames(out)=mapply(GetVarname,i=1:nvar(out),ModelID=model)
233   out
234 }
235
236 # make a panel plot with 6 ModelPlots
237 MakePanelPlot<-function(dates,params,fname,layout=list(c(1,1,3,2),c(2,1,3,2),c(3,1,3,2),c
    (1,2,3,2),c(2,2,3,2),c(3,2,3,2))){
238   pdf(file = fname,
239       width = 4.80, height = 2.88, pointsize = 8,bg = "white")
240   trellis.par.set(sp.theme(set = FALSE,frame.plot=F,regions = list(col = rev(bpy.colors(n
    =102,cutoff.tails=0)))) # sets bpy.colors() ramp
241   print(levelplot(z~x*y,data=data.frame(x=0,y=0,z=0),par.settings=list(axis.line=list(col='
    transparent'),xlim=c(1,2),cuts=50,scales=list(draw=F,col=1),colorkey=list(width=.4,
    axis.line=list(col=1),labels=list(cex=.5,at=seq(5,75,10))),at=c(seq(0,80,80/50)),xlab=
    NULL,ylab=NULL),position=c(0.0,0.0,.86,1),panel.width = list(x=4.8,units="inches"),
    panel.height = list(x=2.79,units="inches"), more=T)
242   for (i in 1:min(6,length(pdates))) print(ModelPlot(pdates[i],params), panel.height=list(x
    =1.35,units="inches"), panel.width=list(x=1.35,units="inches"), position=c
    (0.02,0,.92,1), split = layout[[i]],more=T)
243   dev.off()
244 }
245
246 # plot model bird density given for a certain date and model parameter vector
247 ModelPlot <- function(date,params,zcol="BirdDensity",Nbirds=5000,bbox=NA,at=c(seq(0,80,0.8)
    ,1000),gpsidx=NA){
248   MapData=GetDistrib(date,params,Nbirds=Nbirds)
249   coordinates(MapData) <- ~ RDX+RDY
250   suppressWarnings(grided(MapData) <- TRUE)
251   if (!is(bbox,"matrix")) bbox=MapData@bbox
252   pts <- list("sp.points", MapData[which(MapData$FloodedQ),], pch = 15, col = "lightblue",
    cex=0.1)
253   if (!is.na(gpsidx)) pts=list(pts,list("sp.points", MapData[which(MapData$GridIndex==
    GPSData[gpsidx],"SpotName"]),], pch = 15, col = "red", cex=1))
254   spplot(MapData,zcol=zcol,sp.layout=pts,xlim=bbox["RDX",],ylim=bbox["RDY",],at=at,colorkey=
    F,aspect="fill")
255 }
256
257 # The variance-covariance matrix for the Gaussian proposal distribution
258 # (jumping covariance matrix) used in the Metropolis Hasting algorithm for each model
259 # See MCMCmetrop1R documentation for further references
260 V1=diag(5)*c(40,.0002,.0005,.05,.00005)
261 V2=diag(3)*c(25,.001,.000025)

```



```

262 V3=diag(5)*c(50000,75,.001,.01,12)
263 V4=diag(3)*c(200000,120,.02)
264 V5=diag(5)*c(2000,.002,.0001,.1,.002)
265 V6=diag(4)*c(2000,.0005,.00005,2)
266 V7=diag(2)*c(.5,.5)
267 V8=diag(1)*c(2)
268
269 # optimized model parameter vectors for each models (for reference):
270 theta1=c(237.4,-0.429,0.239,1.08,0.0691)
271 theta2=c(233.6,-0.37,.048)
272 theta3=c(7176,195,-1.602,0.698,51.3)
273 theta4=c(10132,195,-1.828)
274 theta5=c(528,-0.0286,0.223,99.7,2.04)
275 theta6=c(1545,-0.493,0.614,99.2)
276 theta7=c(3.6,5.4)
277 theta8=c(5.4)
278 theta9=c()
279
280 # set parameters for performing an MCMC run
281 # starting values are according to above defined theta vectors when ContinueChain=F
282 # when ContinueChain=T parameters are set to continue an already started chain, using the
    last sample of the chain as starting point
283 SetMCMCParameters<-function(ModelID,ContinueChain=F){
284   if (ContinueChain) thetaguess <- as.vector(tail(GetMCMClist(ModelID),0))
285   else thetaguess<-switch(ModelID,"1"=theta1,"2"=theta2,"3"=theta3,"4"=theta4,"5"=theta5,"6
    "=theta6,"7"=theta7,"8"=theta8,"9"=theta9,"10"=theta10)
286   V<-switch(ModelID,"1"=V1,"2"=V2,"3"=V3,"4"=V4,"5"=V5,"6"=V6,"7"=V7,"8"=V8,"9"=V9,"10"=V10
    )
287   MCMCSUBDIR<-paste(MCMCDIR, "mcmc",sprintf("%02d", ModelID),sep="")
288   dir.create(MCMCSUBDIR,showWarnings=FALSE)
289 }
290
291 # run the MCMCs for the models
292 # takes long! 17s/sample using 3 parallel cores on a 2.3GHz Intel Core i5
293 ModelsToRun=c(1,2,3,4,5,6,7,8)
294 SamplesPerFile=100 # write results to file after collecting this number of mcmc samples
    repeatedly
295 NumberOfSamples=2000 # total number of samples to collect
296 for(ModelID in ModelsToRun){
297   SetMCMCParameters(ModelID,ContinueChain=F)
298   for(i in 1:round(NumberOfSamples/SamplesPerFile)){
299     mcmcout=MCMCmetrop1R(LogLik,ModelID=ModelID,theta.init=thetageuess,burnin=0,mcmc=
    SamplesPerFile,verbose=1,V=V)
300     thetaguess=mcmcout[nrow(mcmcout),]
301     save(mcmcout,file=paste(MCMCSUBDIR,"/mcmcIFD",sprintf("%04d.", i),format(Sys.time()), "%Y
    %m%d"),".RData",sep="")
302   }
303 } # for
304
305 # inspect a MCMC run
306 ModelID=1 # pick a model/run
307 # import the mcmc samples:
308 mcmclist=GetMCMClist(ModelID,burnin=1)
309 # inspect the mcmc auto/crosscorrelation and parameter distributions:
310 plot(mcmclist) # trace and density estimate for each sampled parameter in the
    chain
311 acfplot(mcmclist) # autocorrelation plot (using Trellis graphics)
312 autocorr.plot(mcmclist) # autocorrelation plot
313 crosscorr.plot(mcmclist) # cross-correlation plot
314 summary(mcmclist) # empirical mean and standard deviation for each parameter
315
316 # Get mean theta vector, discarding NBURNIN burn-in samples
317 # (overwrites the earlier defined theta vectors)
318 NBURNIN=200
319 theta1=summary(GetMCMClist(1,burnin=NBURNIN))$statistics[,"Mean"]
320 theta2=summary(GetMCMClist(2,burnin=NBURNIN))$statistics[,"Mean"]
321 theta3=summary(GetMCMClist(3,burnin=NBURNIN))$statistics[,"Mean"]
322 theta4=summary(GetMCMClist(4,burnin=NBURNIN))$statistics[,"Mean"]

```

```

323 theta5=summary(GetMCMClist(5,burnin=NBURNIN))$statistics[, "Mean"]
324 theta6=summary(GetMCMClist(6,burnin=NBURNIN))$statistics[, "Mean"]
325 theta7=summary(GetMCMClist(7,burnin=NBURNIN))$statistics[, "Mean"]
326 theta8=summary(GetMCMClist(8,burnin=NBURNIN))$statistics[, "Mean"]
327
328 # print MCMC parameter estimates for model ModelID, discarding NBURNIN burn-in samples
329 ModelID=1; NBURNIN=1
330 tmp=GetMCMClist(ModelID,burnin=NBURNIN); tmp[, "frandom"]=invlogit(tmp[, "frandom"]); summary(
    tmp)$statistics
331
332 # Calculate the joint log-likelihoods
333 LogLik(theta1,1) # -22004
334 LogLik(theta2,2) # -22047
335 LogLik(theta3,3) # -22117
336 LogLik(theta4,4) # -22210
337 LogLik(theta5,5) # -22921
338 LogLik(theta6,6) # -23368
339 LogLik(theta7,7) # -23714
340 LogLik(theta8,8) # -23714
341 LogLik(theta9,9) # -23727
342
343 # calculate the individual likelihoods for the optimised models:
344 IFDLiks1=LogLik(theta1,1,GetIndivLiks=TRUE)
345 IFDLiks2=LogLik(theta2,2,GetIndivLiks=TRUE)
346 IFDLiks3=LogLik(theta3,3,GetIndivLiks=TRUE)
347 IFDLiks4=LogLik(theta4,4,GetIndivLiks=TRUE)
348 IFDLiks5=LogLik(theta5,5,GetIndivLiks=TRUE)
349 IFDLiks6=LogLik(theta6,6,GetIndivLiks=TRUE)
350 IFDLiks7=LogLik(theta7,7,GetIndivLiks=TRUE)
351 IFDLiks8=LogLik(theta8,8,GetIndivLiks=TRUE)
352 IFDLiks9=LogLik(theta9,9,GetIndivLiks=TRUE)
353
354 # do model comparison using Vuong's likelihood ratio test (using the individual likelihoods)
355 TestVuong<-function(lik1,lik2,theta1,theta2) Vuongtest(list(l1=as.matrix(log(lik1))),list(l1
    =as.matrix(log(lik2))),p=length(theta1),q=length(theta2),correction=TRUE)
356 TestVuong(IFDLiks1,IFDLiks2,theta1,theta2) # model 1 vs 2 ***
357 TestVuong(IFDLiks2,IFDLiks3,theta2,theta3) # model 2 vs 3 ***
358 TestVuong(IFDLiks3,IFDLiks4,theta3,theta4) # model 3 vs 4 ***
359 TestVuong(IFDLiks4,IFDLiks5,theta4,theta5) # model 4 vs 5 ***
360 TestVuong(IFDLiks5,IFDLiks6,theta5,theta6) # model 5 vs 6 ***
361 TestVuong(IFDLiks8,IFDLiks9,theta8,theta9) # model 8 vs 9 ns
362
363 # select six datetimes for plotting
364 pdates=as.POSIXct(c("2011-10-29 10:50:00 UTC","2011-10-29 11:10:00 UTC","2011-10-29 12:00:00
    UTC","2011-10-29 12:50:00 UTC","2011-10-29 13:40:00 UTC","2011-10-29 15:10:00 UTC"),tz=
    'UTC')
365 # print associated tidal heights:
366 for (i in 1:length(pdates)) print(ReferenceTide[which(ReferenceTide$DateTime==AbsoluteTime(
    pdates)[i]),"TidalHeight"])
367 # make the plots (included in supplementary material):
368 MakePanelPlot(pdates,Theta2Param(theta1,1),"figmodel/PanelModel1.pdf")
369 MakePanelPlot(pdates,Theta2Param(theta2,2),"figmodel/PanelModel2.pdf")
370 MakePanelPlot(pdates,Theta2Param(theta3,3),"figmodel/PanelModel3.pdf")
371 MakePanelPlot(pdates,Theta2Param(theta4,4),"figmodel/PanelModel4.pdf")
372 MakePanelPlot(pdates,Theta2Param(theta5,5),"figmodel/PanelModel5.pdf")
373 MakePanelPlot(pdates,Theta2Param(theta6,6),"figmodel/PanelModel6.pdf")
374 MakePanelPlot(pdates,Theta2Param(theta7,7),"figmodel/PanelModel7.pdf")
375 MakePanelPlot(pdates,Theta2Param(theta8,8),"figmodel/PanelModel8.pdf")
376 MakePanelPlot(pdates,Theta2Param(theta9,9),"figmodel/PanelModel9.pdf")
377 MakePanelPlot(pdates,Theta2Param(-100,8),"figmodel/PanelModelMaxIntake.pdf")

```

Listing 1: R code for MCMC sampling of the parameters of ideal-free distribution models

```

1  /*
2  *   IFD-R.c: solving the ideal-free distribution for a generalised functional
3  *           response with exponential interference function
4  *
5  *
6  *   Created by Adriaan Dokter on 12/10/2013.
7  *   last modified: 11-04-2014
8  *
9  */
10
11 #include <stdlib.h>
12 #include <stdio.h>
13 #include <string.h>
14 #include <math.h>
15 #include <float.h>
16
17 #include <gsl/gsl_errno.h>
18 #include <gsl/gsl_math.h>
19 #include <gsl/gsl_roots.h>
20
21 #define MAX(a,b) (((a)>(b))?a:(b))
22
23 struct f_params
24 {
25     int size;
26     float *areas;
27     float *ks;
28     float *FRs;
29     int Nbirds;
30     float p0;
31 };
32
33
34 /*****
35 /* Prototypes of local functions: */
36 /*****
37
38 double f_ifd (double x, void *params);
39 void IFDgsl(float *FRs,float *areas,int *Nbirds,float *kk,float *frandom,int *Ndata, float *
    distrib,float *maxw, double *logival, int *maxiter, int *type);
40
41 /*****
42 /* local functions */
43 /*****
44
45 double f_ifd (double x, void *params){
46     struct f_params *p = (struct f_params *) params;
47     double output = 0;
48     int i;
49     int size = p->size;
50     float *areas = p->areas;
51     float *ks = p->ks;
52     float *FRs = p->FRs;
53     int Nbirds = p->Nbirds;
54     float p0 = p->p0;
55     output=-Nbirds;
56     for (i=0; i<size; i++) {
57         output+=MAX(0,(areas[i]/ks[i])*(log(FRs[i]-x)-areas[i]*p0));
58     }
59     return output;
60 }
61
62 /* calculates an ideal free distribution for a generalised functional response with an
    exponential interference function.
63     FRs: array of interference-free gain rates
64     areas: array of patch areas
65     Nbirds: number of birds to be distributed

```

```

66         kk: array of interference-constants
67         frandom: fraction of birds distributed randomly over patches
68         Ndata: array-length of the arrays FRs, areas, kk, distrib
69         distrib: array to hold the calculated bird-densities
70         maxw: logarithm of the maximised gain rate
71         logival: array of length 2. Exp(logival) gives the interval in which
72                 the maximised gain rates should be found
73         maxiter: the maximum number of iterations of Brent's root finding
74                 algorithm
75         type: determines whether the randomly distributed birds (given by the fraction
                frandom)
76               do (type=1) or do not (type=0) interfere with the ideal-free distributed birds.
77 */
78 void IFDgsl(float *FRs,float *areas,int *Nbirds,float *kk,float *frandom,int *Ndata, float *
        distrib,float *maxw, double *logival, int *maxiter, int *type){
79     int status;
80     int iter = 0, max_iter = maxiter[0];
81
82     int imax = Ndata[0]-1;
83     float fran=frandom[0];
84     int Nbird=(1-frandom[0])*Nbirds[0];
85     float k = kk[0];
86     int i = 0;
87     float areasum=0;
88     for (i=0; i<=imax; i++) areasum=areasum+areas[i];
89
90     const gsl_root_fsolver_type *T;
91     gsl_root_fsolver *s;
92     double r = 0;
93     double x_lo = logival[0], x_hi = logival[1];
94     gsl_function F;
95     struct f_params params;
96     params.size=Ndata[0];
97     params.areas=areas;
98     params.ks=kk;
99     params.FRs=FRs;
100    params.Nbirds=Nbird;
101    if (type[0]==0) {
102        params.p0=0;
103    }
104    else {
105        params.p0=fran*Nbirds[0]/areasum;
106    }
107    F.function = &f_ifd;
108    F.params = &params;
109
110    T = gsl_root_fsolver_brent;
111    s = gsl_root_fsolver_alloc (T);
112    gsl_root_fsolver_set (s, &F, x_lo, x_hi);
113
114    /*maximise the gain rate r */
115    do
116    {
117        iter++;
118        status = gsl_root_fsolver_iterate (s);
119        r = gsl_root_fsolver_root (s);
120        x_lo = gsl_root_fsolver_x_lower (s);
121        x_hi = gsl_root_fsolver_x_upper (s);
122        status = gsl_root_test_interval (x_lo, x_hi,
123                                       0, 0.001);
124    }
125    while (status == GSL_CONTINUE && iter < max_iter);
126
127    gsl_root_fsolver_free (s);
128
129    //calculate the ideal free density, given the maximised gain rate r
130    if(r>logival[0]){
131        for (i=0; i<=imax; i++) {

```

```
132     distrib[i]=MAX(0,(log(FRs[i])-r)/kk[i]-params.p0);
133   }
134 }
135 else{
136   //no food available, so distribute all birds evenly
137   fran=1.0;
138 }
139 //add the non-foraging randomly distributed birds
140 for (i=0; i<=imax; i++) distrib[i]=distrib[i]+fran*Nbirds[0]/areasum;
141 maxw[0]=r;
142 }
```

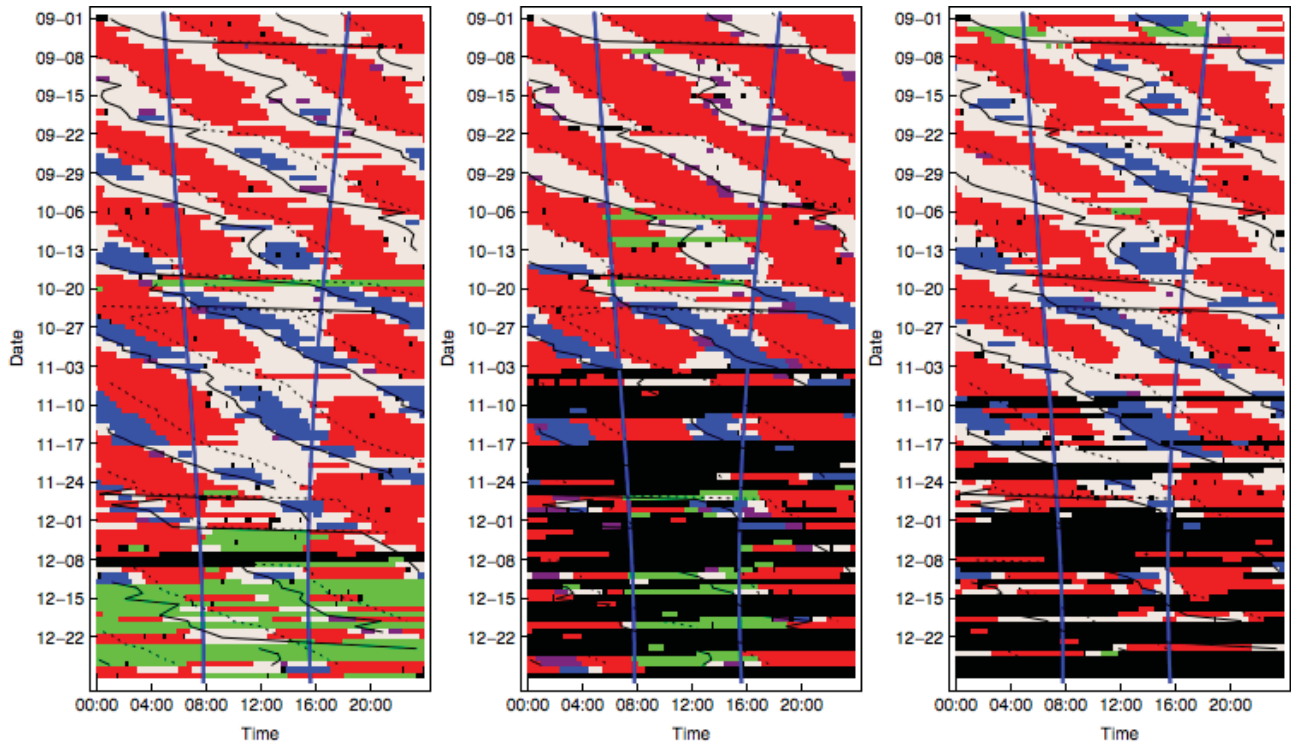
Listing 2: C code for solving the ideal-free distribution for a generalised functional response with exponential interference function

Bijlage C

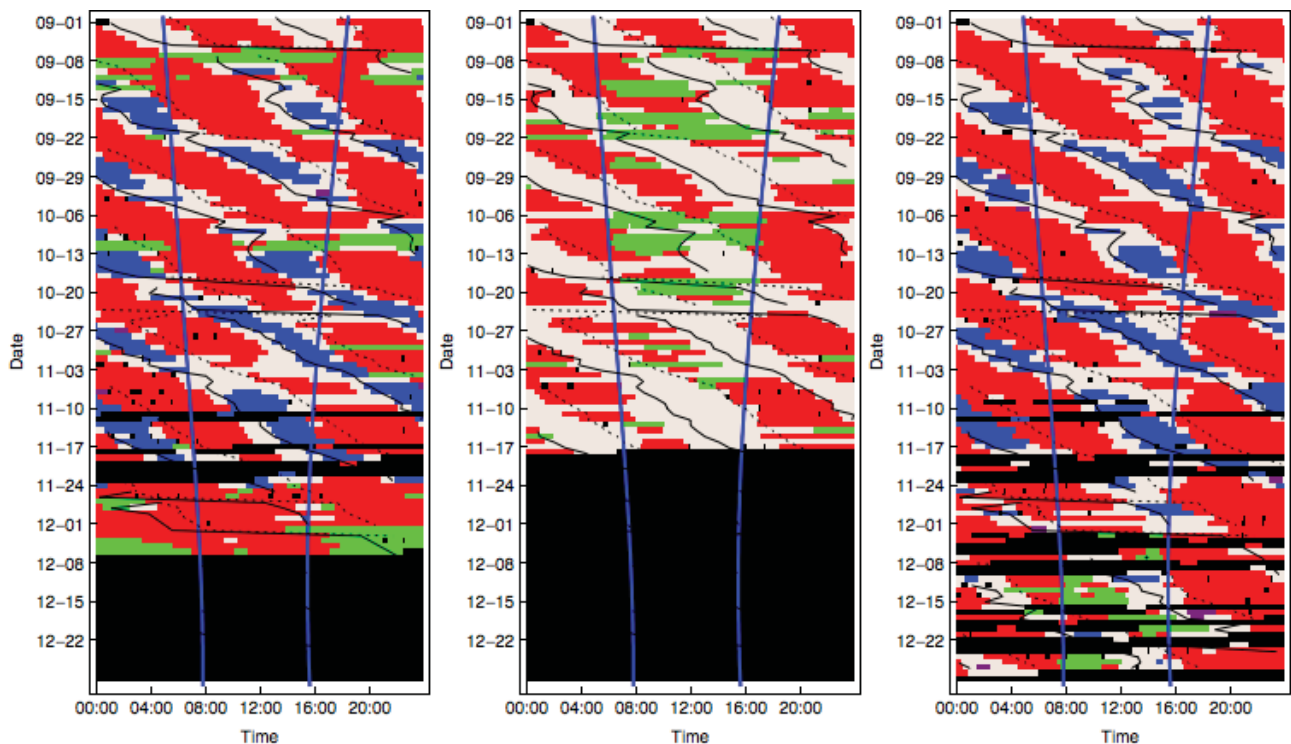
In deze bijlage zijn alle habitatkeuze grafieken opgenomen die niet in de hoofdttekst zijn opgenomen. Habitatkeuze is weergegeven voor de periode september t/m december 2011 op het Balgzand als functie van de tijd van de dag en de dag in het seizoen. Blauwe lijnen zijn de momenten van zonsopkomst

en zonsondergang. De gestippelde lijn is het moment van hoogwater en de doorgetrokken lijn is het moment van laagwater.

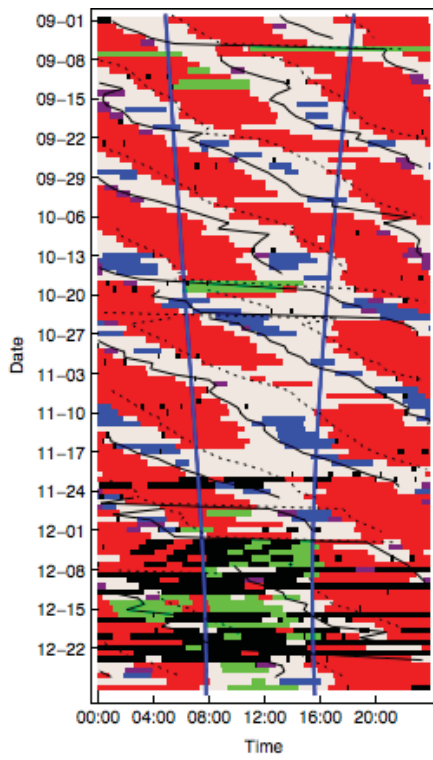
De kleur van de horizontale balken representeert het habitat waar de vogel zich bevindt:



Figuur 37. Habitatkeuze voor zendervogel #403 (links), #417 (midden) en #430 (rechts).



Figuur 38. Habitatkeuze van zendervogel #431 (links), #432 (midden) en #441 (rechts).



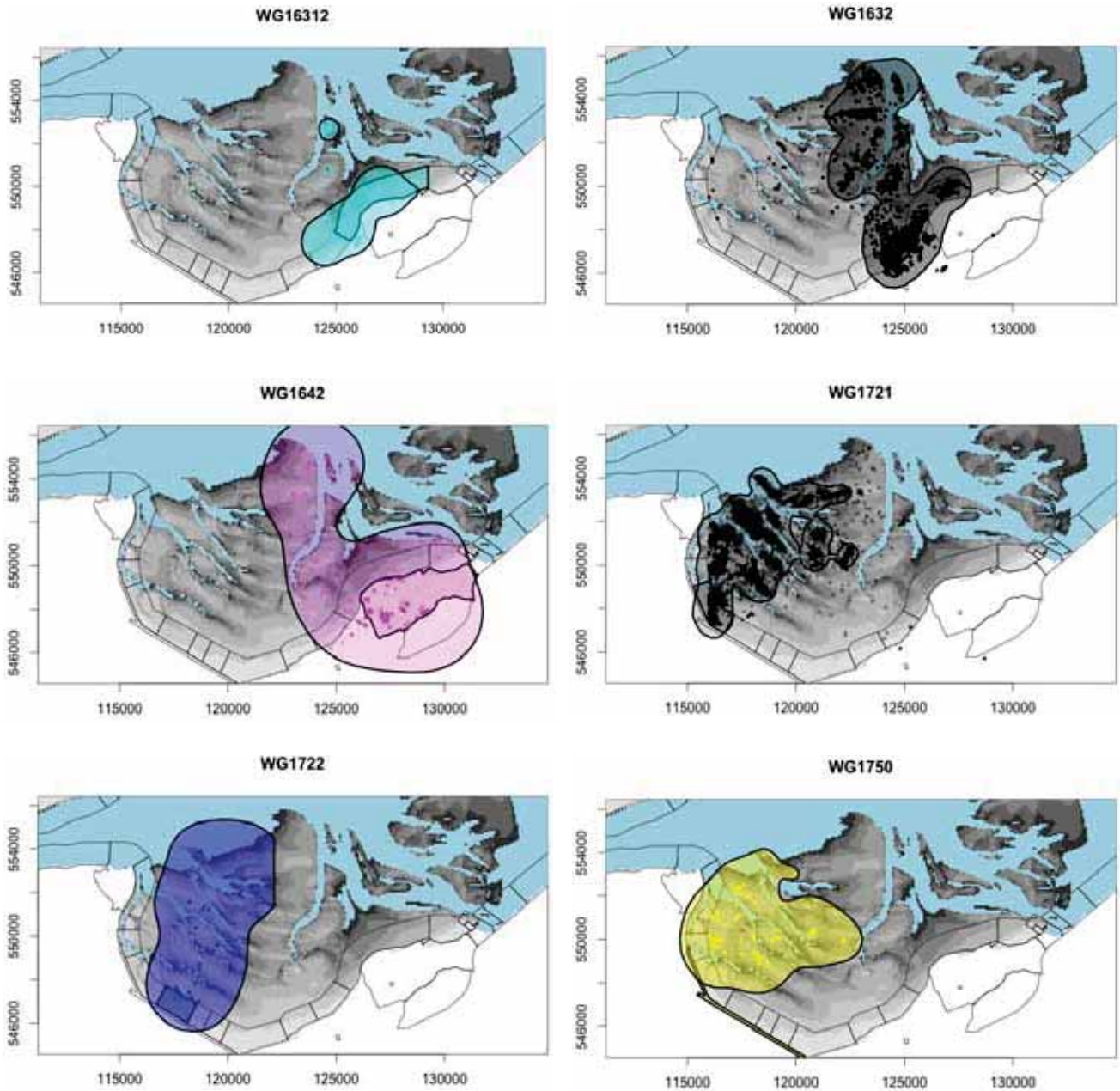
Figuur 39. Habitatkeuze van zendervogel #443.

Bijlage D

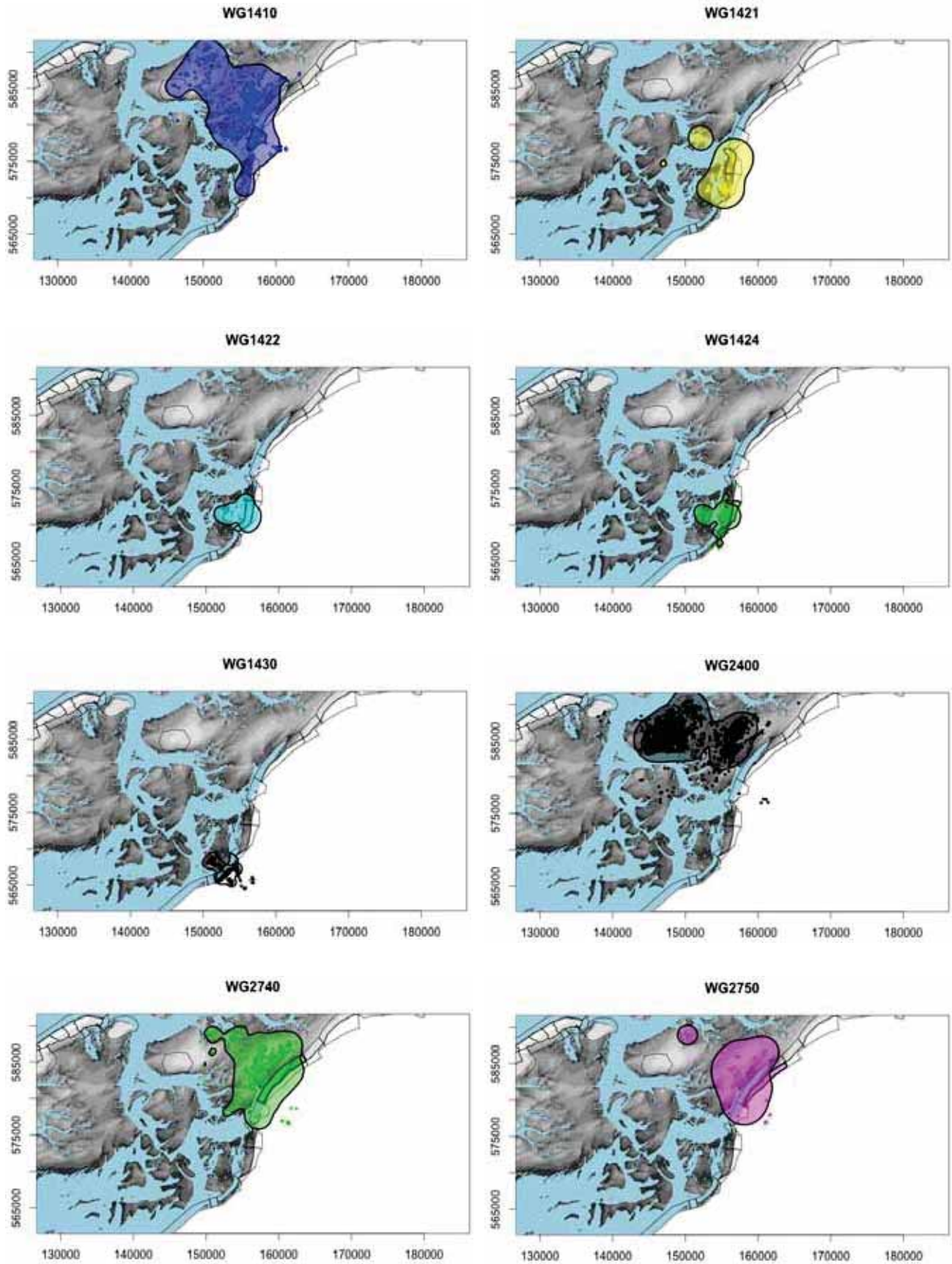
Relatie tussen hoogwatervluchtplaatsen en laagwaterfoerageergebieden voor alle Sovon telgebieden waar voldoende gegevens beschikbaar waren om een 95% contour te berekenen over het terreingebruik.

De telgebieden zijn gegroepeerd naar gebied en boven elk kaartje staat de code voor het betreffende Sovon hoogwatertelgebied.

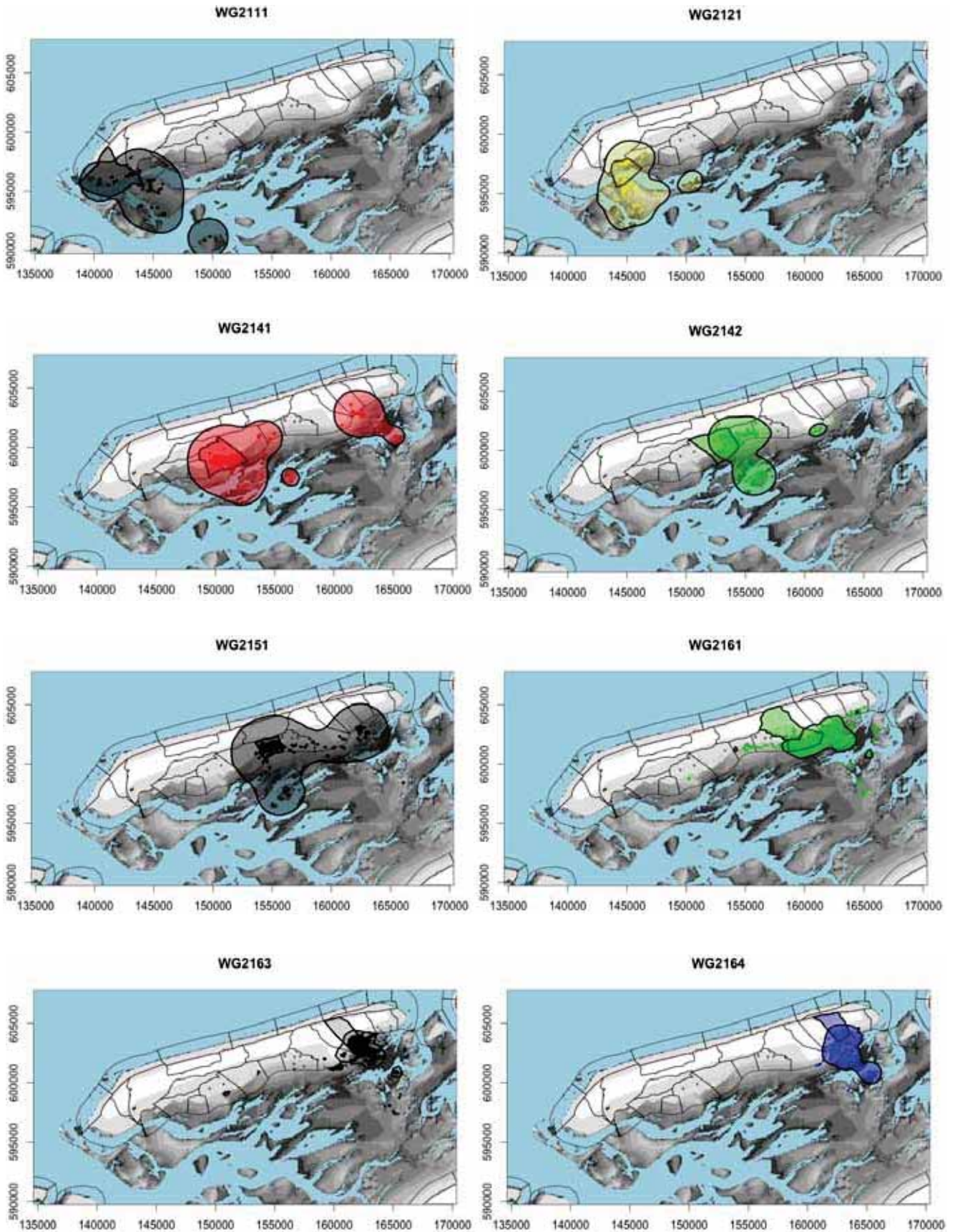
Balgzand



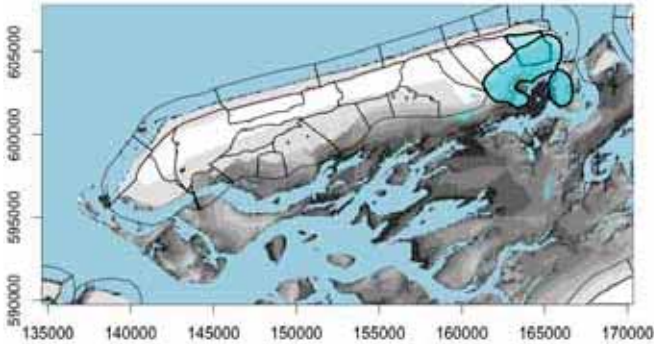
Friesland & Griend



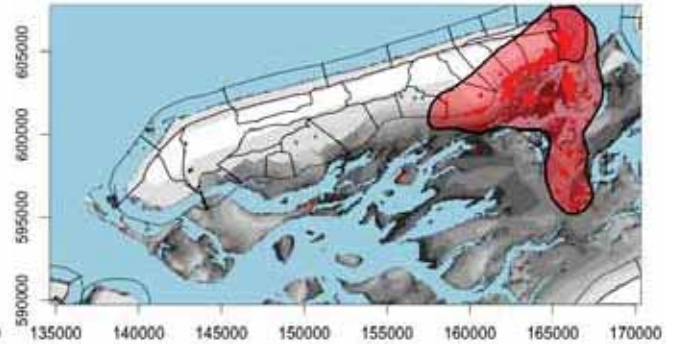
Terschelling



WG2165

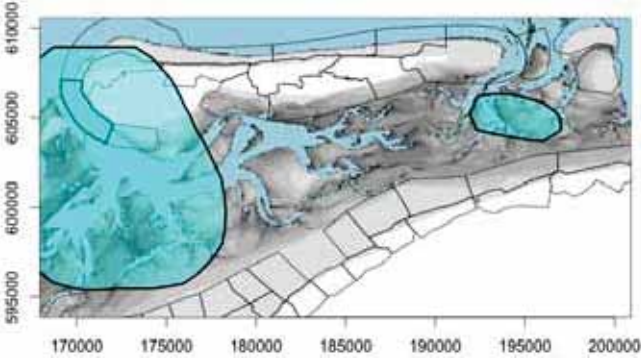


WG2166

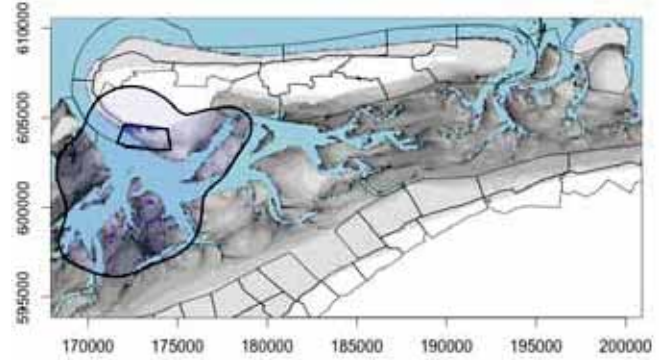


Ameland en Friese kust

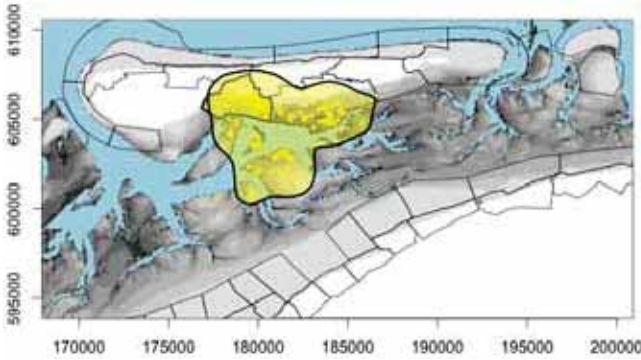
WG2211



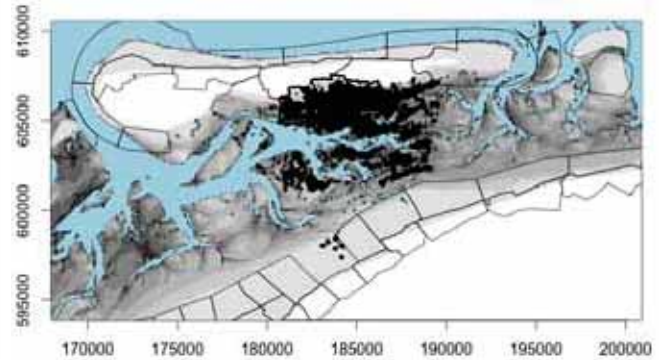
WG2212



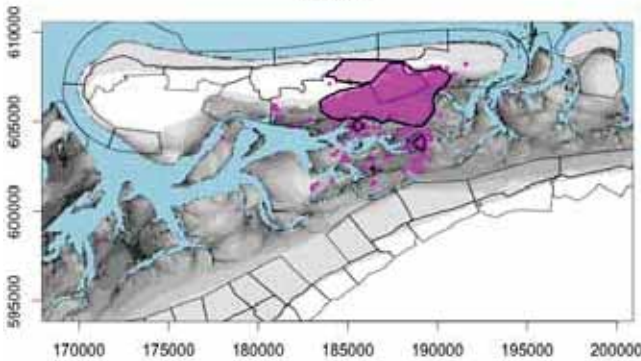
WG2214



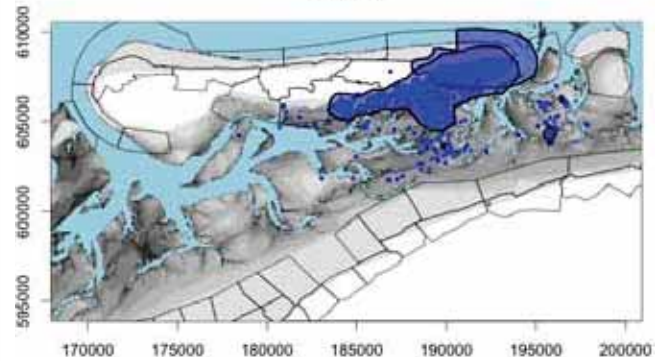
WG2221

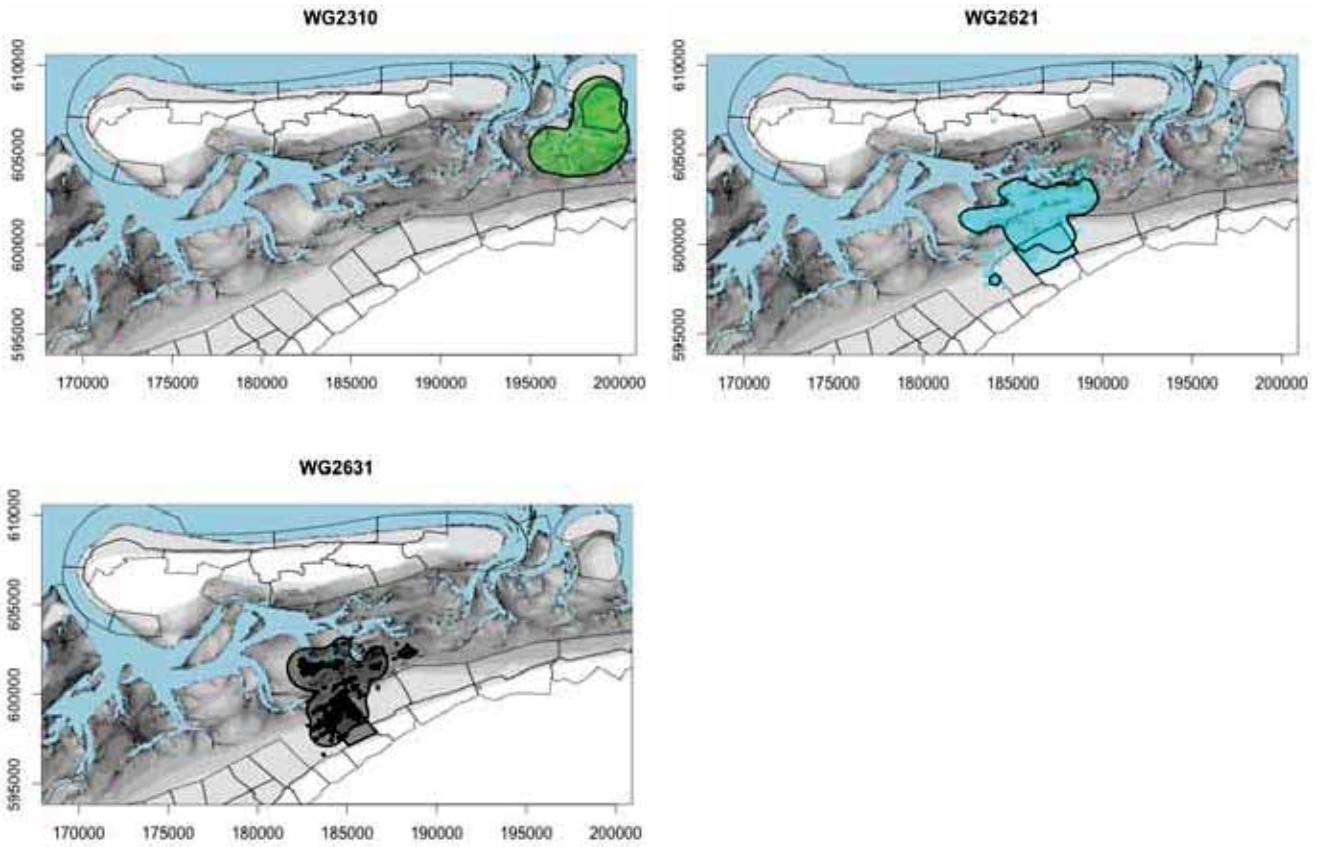


WG2222

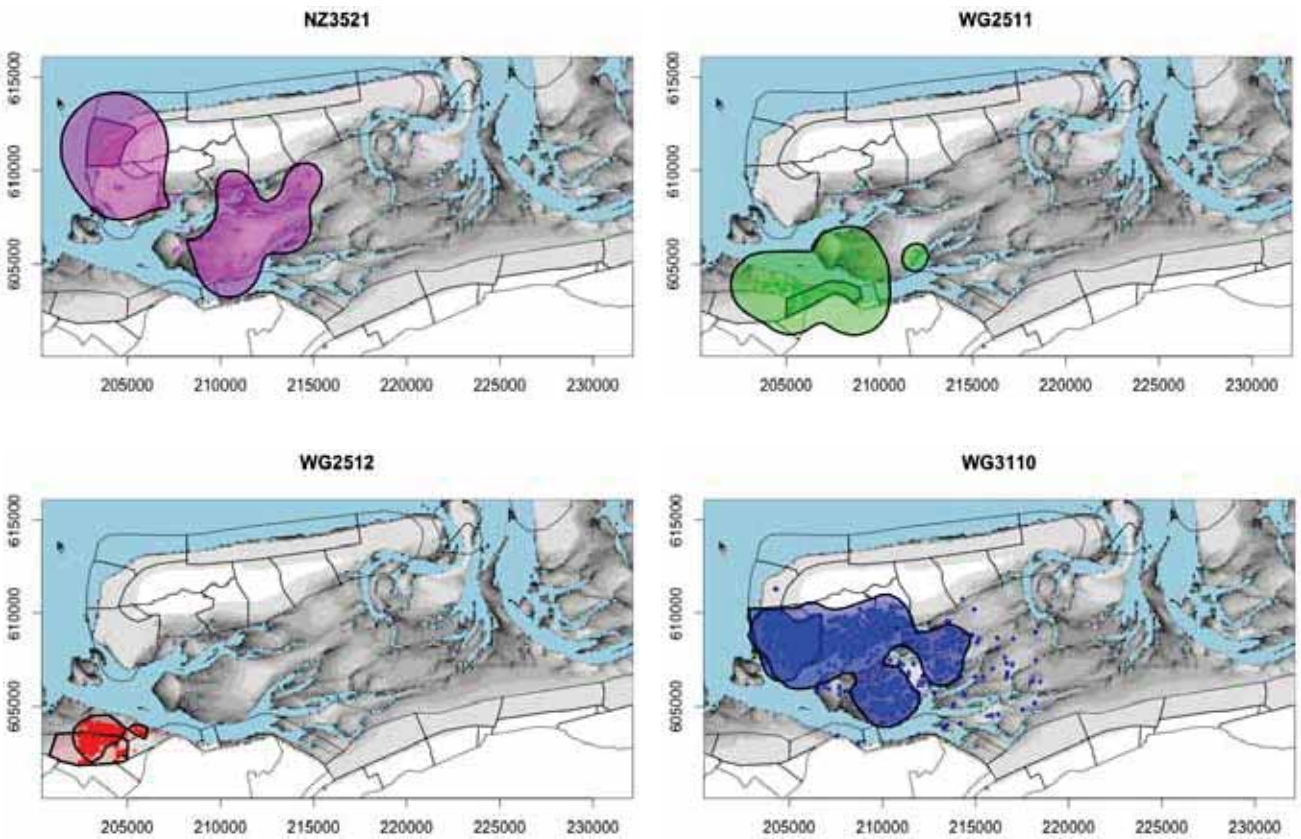


WG2223

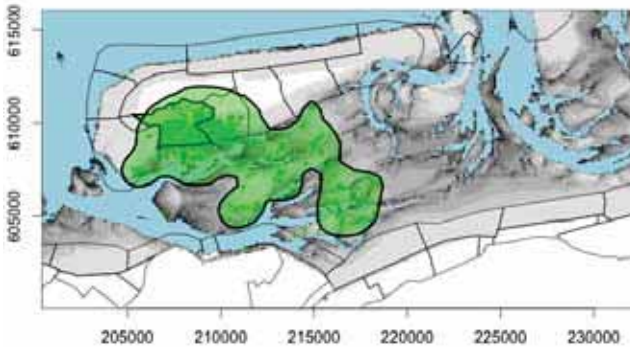




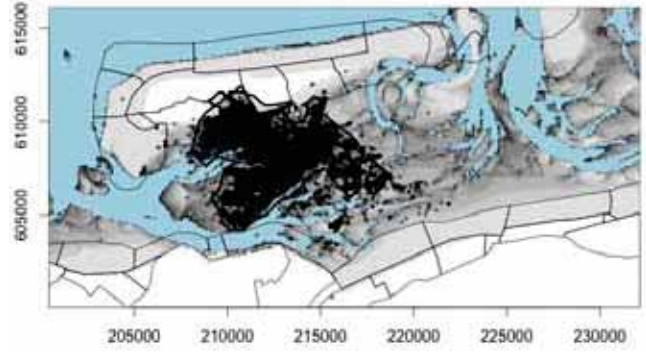
Schiermonnikoog en Groningse kust



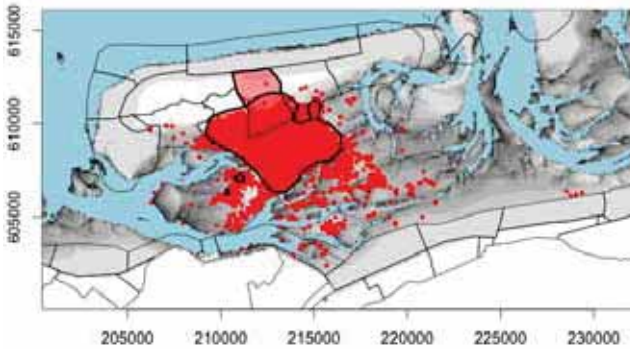
WG3122



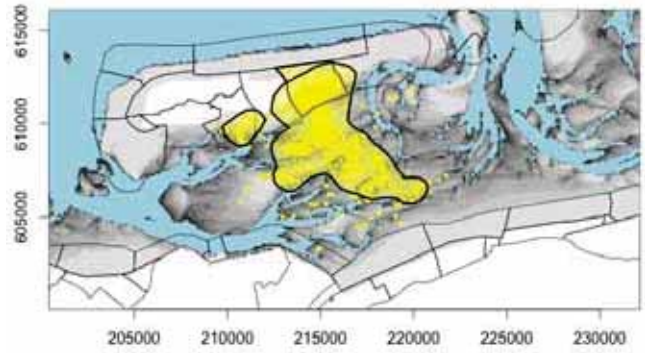
WG3131



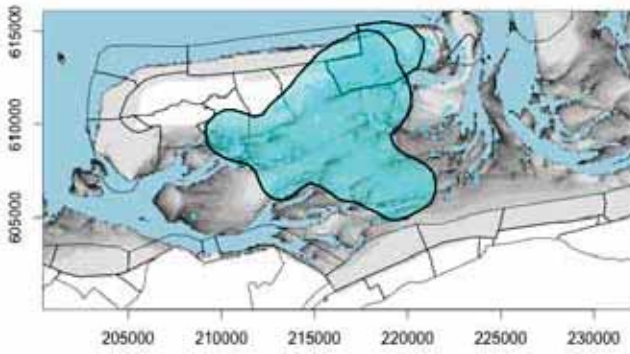
WG3132



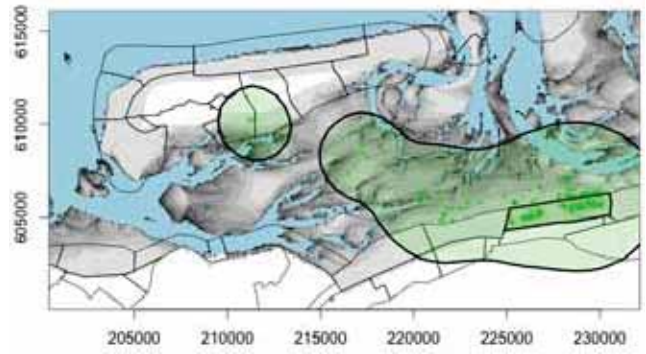
WG3133



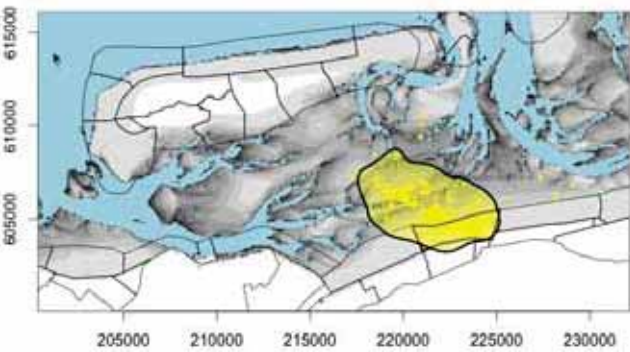
WG3134



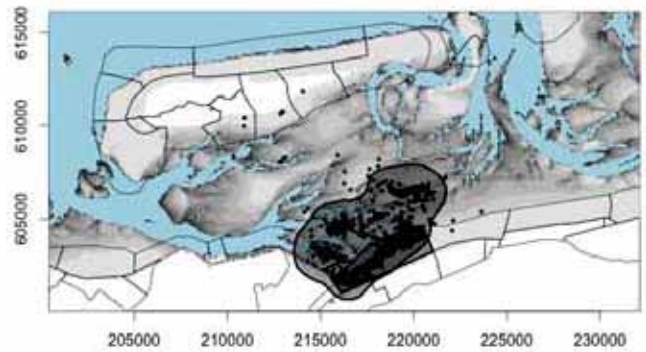
WG3541



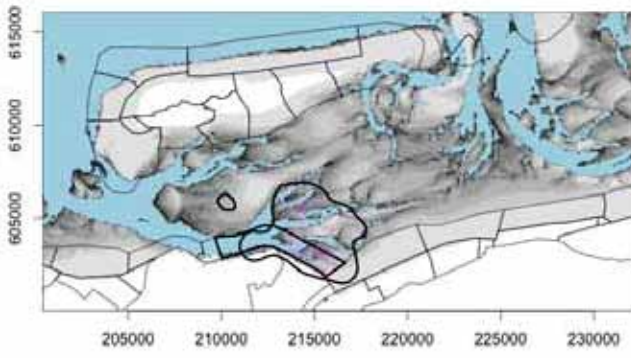
WG3551



WG3561



WG3571





Dit rapport is samengesteld
in opdracht van de NAM



Sovon Vogelonderzoek Nederland

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

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

